АКАДЕМИЯ НАУК СССР

НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ
И ОХРАНЫ ПРИРОДЫ

ПРОГРАММА И МЕТОДИКА БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
МОСКВА 1974

УДК 577.486

Программа и методика биогеоценологических исследований. 1974 г.

В книге рассматриваются программные и методические вопросы полевых биогеоценологических исследований. Сообщается методика и программа изучения связей между биогеоценозами, их структурно-функциональная организация как целостных систем.

Книга рассчитана на биогеоценологов, лесоводов, геоботаников.

Ответственный редактор
Н. В. ДЫЛИС

Programme and Methods of Biogeocoenological Investigations. 1974 J.

The book is written by group of authors and dedicated to programme and methodic questions of natural biogeocoenological investigations. Trends of investigations and methods of solution of problems bound up with investigation of atmosphere, animals, microorganisms, soil as material participants of biogeocoenotic systems are pointed out. Peculiarities of investigation of tundra biogeocoenoses, swamps, forests, meadows, deserts and freshwater reservoirs are elucidated. Programme and method of investigation of intrabiogeocoenotic relations as well as structural-functional organization of biogeocoenoses as integral systems are reported.

The book is meant for the general public: biologists, geographers, foresters, soil scientists, physicists of atmosphere.

Edited by N. DYLIS

40502—0488
П ——————785—74
055(02)—74

© Издательство «Наука», 1974 г.

ПРЕДИСЛОВИЕ

В настоящее время биогеоценологическое изучение живой природы становится одним из основных направлений биологических наук. Идеи биогеоценологии находят отклик в эволюционном учении, физической географии, геоботанике, зоологии, микробиологии, лесоводстве, почвоведении, океанологии и др. Постепенно развертываются значительные натурные исследования биогеоценозов тундры, лесов, лугов, болот, степей, пустынь, а также создаваемых человеком сельскохозяйственных угодий. К исследованиям подключаются специалисты различных научно-исследовательских институтов, высших учебных заведений, научные сотрудники заповедников и опытных станций. Значительного разворота биогеоценологических исследований следует ожидать в связи с началом работ по Международной программе «Человек и биосфера», поскольку все связанные с этой программой исследования по рациональному использованию и охране ресурсов биосферы, увеличению биологической продуктивности Земли и сохранению благоприятной экологической среды в условиях ее мощных изменений современной индустрией возможны лишь на широкой биогеоценологической основе.

Поэтому возникает естественная необходимость в разработке для такого рода исследований программно-методического руководства, в котором исследователи, приступая к биогеоценологическому изучению лесов, тундр, степей и пр., могли бы найти полноценные ответы на вопрос, что, в каком направлении, в какой последовательности и какими методами надлежит исследовать.

Первый опыт такого программно-методического пособия по биогеоценологическому изучению живой природы был опубликован в 1966 г. издательством «Наука» под названием «Программа и методика биогеоценологических исследований». Секция химико-технологических и биологических наук Президиума АН СССР в своем решении от 7 января 1971 г. постановила издать названное пособие, переработав и дополнив его в соответствии с накопленными новыми материалами программно-методического характера.

Научный совет по проблемам биогеоценологии и охраны природы принял на себя выполнение этого решения Секции химико-технологических и биологических наук и с помощью коллектива авторов подготовил настоящее издание книги. По сравнению с прежним изданием оно содержит ряд новых разделов, посвященных программам и методам биогеоценологического изучения почвенных водорослей, грибов, простейших животных, особенностям изучения лесов, пресноводных биогеоценозов, биогеоценозов полей. В книгу включены новые разделы, касающиеся изучения межбиогеоценозных связей и структурно-функциональной организации биогеоценозов. Существенно дополнены и переработаны разделы книги, касающиеся биогеоценотического изучения атмосферы, животного населения и микроорганизмов.

Труд по составлению этого издания книги был распределен следующим образом: Глава I. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения — В. Н. Сукачев. Глава II. Структурно-функциональная организация биогеоценотических систем и ее изучение — Н. В. Дылис. Глава III. Изучение атмосферы как компонента биогеоце-

ноза.— Ю. Л. Раунер. Глава IV. Изучение воды как компонента биогеоценоза. — А. А. Молчанов. Глава V. Изучение высшей растительности как компонента биогеоценоза.— Н. В. Дылис, В. Г. Карпов, Ю. Л. Цельникер. Глава VI. Изучение водорослей как компонента биогеоценоза. — Э. А. Штина, М. М. Голлербах. Глава VII. Изучение грибов как компонента биогеоценоза. — Л. Г. Бурова, Б. А. Томилин. Глава VIII. Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза. — Л. Г. Динесман, К. С. Ходашева. Глава IX. Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза. — М. С. Гиляров, Т. С. Перель, Ю. Б. Бызова. Глава X. Изучение почвенных простейших (Protozoa) как компонента биогеоценоза. — Ю. Г. Гельцер, В. Ф. Николюк. Глава XI. Изучение микроорганизмов как компонента биогеоценоза. — Д. Г. Звягинцев, Т. Г. Мирчинк. Глава XII. Изучение почвы как компонента биогеоценоза. — С. В. Зонн. Глава XIII. Изучение обменных процессов в биогеоценозах. — Н. И. Базилевич, А. А. Титлянова. Глава XIV. Изучение тундровых биогеоценозов. — Б. А. Тихомиров, В. Ф. Шамурин, Б. Н. Норин. Глава XV. Изучение болотных биогеоценозов. — Н. И. Пьявченко, Л. С. Козловская. Глава XVI. Изучение лесных биогеоценозов. — А. И. Уткин. Глава XVII. Изучение луговых биогеоценозов.— К. А. Малиновский, Т. А. Работнов. Глава XVIII. Изучение пустынных биогеоценозов.— Л. Е. Родин, Н. Т. Нечаева. Глава XIX. Изучение пресноводных биогеоценозов.— Ф. Д. Мордухай-Болтовской. Глава XX. Изучение агробиогеоценозов.— М. В. Марков. Глава XXI. Межбиогеоценозные связи и их изучение.— Н. В. Дылис.

ГЛАВА I

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ О БИОГЕОЦЕНОЗАХ И ОБЩЕЕ НАПРАВЛЕНИЕ ИХ ИЗУЧЕНИЯ

По мере того как развивались науки, изучающие природу, основное общее положение материалистической диалектики, что все явления природы находятся во взаимодействии, взаимообусловленности, получало все более конкретное содержание и выявлялось в самых различных формах. Теперь же, когда наука стала производительной силой и связь ее со всеми отраслями народного хозяйства все более крепнет, делается более ясным, что, в силу указанных взаимосвязей, использование одних сторон природы не может не отражаться в той или иной мере и в том или ином направлении на других сторонах природы, подчас во вред интересам человека. Поэтому изучение взаимосвязей явлений природы приобретало особо актуальное значение. Это привело к появлению новых научных дисциплин, возникших как бы на стыке различных, ранее существовавших наук. К числу таких новых наук относится и биогеоценология, изучающая взаимосвязи, взаимообусловленность природных явлений, наблюдаемых на земной поверхности.

Идея о взаимосвязи всех явлений на земной поверхности далеко не нова, впервые особенно четко она была выражена в последние годы прошлого столетия основоположником современного почвоведения проф. В. В. Докучаевым. Затем она получила существенное развитие в трудах лесоводов, ботаников и географов, особенно в последнее десятилетие. К ней пришли в разных странах независимо друг от друга разные ученые, поэтому природные единства получили различные наименования. В СССР, а также и в некоторых зарубежных странах, как указано выше, пользуются выражением биогеоценоз [1], которое близко, хотя и не тождественно, термину «экосистема», более неопределенному. Но он за рубежом значительно распространен.

Не останавливаясь подробно на формах взаимодействия компонентов, слагающих биогеоценоз, остановимся лишь на главнейших из них.

В состав биогеоценоза входят следующие его компоненты: атмосфера, горная порода, вода, животный и растительный мир и микроорганизмы.

Горная порода под влиянием атмосферных факторов (нагрева, колебаний температур, действия осадков, движения воздуха и пр.) изменяется физически и химически, как говорят, выветривается. С другой стороны, и слои атмосферы, входя в контакт с горной породой, изменяют свою температуру, состав и влажность. Уже первое поселение микроорганизмов, находя для себя на этой горной породе средства для существования и ассимилируя воду и минеральные вещества, вызывает новые химические реакции в этой породе и ее, а также и воду изменяет в той или другой мере. Далее под влиянием приноса ветром, водой и животными семян высших растений на поверхности уже измененной, выветревшейся горной породы развивается растительность, которая своими корнями и их выделениями, а также разлагающимися под влиянием микроорганизмов продуктами своего отмирания еще более изменяет горную породу,

[1] О других наименованиях этого единства и вообще более подробно о биогеоценозах см. книгу: «Основы лесной биогеоценологии» под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса, 1964.

обогащает ее гумусом и вообще меняет ее химические и физические свойства. Если растительность при первоначальном поселении имела в своем распоряжении одни условия существования, то с течением времени, изменив свойства горной породы и приземного слоя атмосферы (его состав, влажность, движение воздуха и т. д.), она сама меняется. Животный мир, заселяя этот участок территории, будучи сам зависим от растительности и других особенностей своего местообитания, вносит своей деятельностью изменение и в поверхностные, как мы видели уже, в значительной степени измененные, верхние слои горной породы. На ее поверхности создается новое, как говорил академик В. И. Вернадский, биокосное вещество — почва. Если падающие на поверхность почвы остатки растений и животных значительны и не успевают быстро разложиться, то эти остатки накапливаются, в них создаются особые условия для существования микроорганизмов (бактерий, грибов, водорослей) и низших животных, которые участвуют также в переработке этих остатков. Такой напочвенный слой в лесных биогеоценозах получил название лесной подстилки, играющей большую прямую или косвенную роль в образовании почвы и в существовании всего органического мира. При этом надо иметь в виду, что растительность перекачивает минеральные вещества из различных горизонтов почвы в надземные части растений, а затем их возвращает в верхние слои почвы в виде растительного опада. Таким образом происходит перераспределение минеральных веществ почвы по горизонтам. В этом процессе известную, но значительно меньшую роль играет и животный мир. Этот процесс часто называют биологическим круговоротом вещества, который связан и с изменением самих веществ.

Вместе с тем весь органический мир, завися в своем существовании от свойств атмосферы данного участка земли, в свою очередь ее сильно изменяет выделениями растениями кислорода и углекислоты, животными — углекислоты, а в совокупности ими — разнообразных газообразных и жидких веществ, а также воздействует на движение воздуха.

Уже этих примеров взаимодействия компонентов биогеоценозов между собой достаточно, чтобы видеть, как велики и разнообразны эти взаимодействия. Их противоречивость выражается в том, что под влиянием взаимодействия их между собой направление изменений каждого компонента часто меняется, например если воздействие на горную породу органического мира, на ней развившегося, вначале для него будет благоприятно, то дальнейшее изменение им среды его существования, так называемого экотопа, становится для данного состава организмов или по крайней мере для многих из них вредным, во всяком случае влекущим изменение их состава. К этому надо добавить, что обычно развивающееся обильное население биогеоценоза в процессе использования средств жизни вступает в конкурентные как межвидовые, так и внутривидовые взаимоотношения между собой. А так как в процессе эволюции выработались известные приспособления разных видов организмов друг к другу, то из совместного существования они извлекают в то же время известную выгоду для себя. Поэтому органический мир биогеоценоза, получивший название биоценоза, состоящий из фитоценоза (растительности), зооценоза (животного мира) и микробоценоза, характеризуется сложными противоречивыми полезными и вредными взаимоотношениями, взаимосвязями, в том числе и так называемыми цепями питания, в которые входят как автотрофные, так и гетеротрофные организмы. Оказалось, что в биоценозе потребляемые организмы обладают большей биомассой, чем их потребители. Без такого соотношения биоценоз не мог бы устойчиво существовать.

Названные выше, как и многие другие взаимовлияния компонентов и составляющих их частей между собой связаны с обменом энергией, а часто и веществом. Основным источником энергии в биогеоценозе является солнечная радиация, аккумулируемая зелеными растениями в про-

цессе фотосинтеза. Через растения эта энергия поступает в другие организмы и в почву. Кроме того, тепловая энергия солнечной радиации непосредственно или косвенно влияет на процессы как в живых, так и в абиотических компонентах.

Если зеленые растения служат в основном тем аппаратом, через который биогеоценоз получает энергию, то эти же растения, а также животные и незеленые растения ее освобождают или передают другим компонентам биогеоценоза. Однако эти основные энергетические процессы, чаще всего связанные и с обменом веществом, сопровождаются различными другими процессами превращения вещества и энергии и обменом ими между компонентами биогеоценоза.

Из компонентов биогеоценоза атмосфера, материнская горная порода и вода атмосферы, почвы и подпочвы являются как бы первичным материалом данного биогеоценоза, а растения, животные и микроорганизмы по преимуществу служат трансформаторами и аппаратами обмена веществом и энергией. По роли организмов в биогеоценотическом процессе их можно разделить на три категории: 1) автотрофы, живущие за счет неорганических веществ и создающие органические вещества, 2) гетеротрофы, питающиеся как неорганическими, так и органическими веществами и 3) сапрофиты и сапрофаги, живущие только за счет разлагающихся органических веществ. Совершенно особое значение имеет почва, а также и лесная подстилка. Они суммируют в себе, как было показано выше, результаты сложного биогеоценотического процесса и представляют собой наглядное и наиболее полное выражение результата действия этих процессов.

Из сказанного можно видеть, какую большую роль в биогеоценозе играет органический мир. В зависимости от характера этой роли различают: 1) продуценты (зеленые растения), создающие органическое вещество, 2) консументы (главным образом животные), потребляющие органическое вещество, и 3) редуценты (в основном микроорганизмы), разрушающие и минерализующие органическое вещество.

Вся совокупность этих взаимодействий может быть биогеоценотическим процессом. Здесь рассмотрена лишь схема его, отражающая основные функции компонентов биогеоценозов. В действительности каждый из этих компонентов (атмосфера, живые организмы, почва, лесная подстилка, а часто и подстилающая их горная порода) в той или иной мере является и материалом для биогеоценотического процесса, и трансформатором, и обменным аппаратом, и суммарным выразителем этого процесса.

Показателем интенсивности биогеоценотического процесса, а в известном смысле и его итогом является также биомасса биогеоценоза, в которой часто бывает особенно заинтересован человек. Хотя учет всей биомассы биоценоза, которая слагается из фито-, зоо- и микробомассы и очень меняется в разное вермя года и в разные годы, нелегок и определений его пока сделано еще немного, все же имеющиеся уже цифры биомассы показывают, насколько лес превосходит другие типы растительности в накоплении органической массы и энергии, в мощности своего воздействия на биологический круговорот вещества и энергии в биогеоценозе. В эти цифры биомассы часто не включают массу подземных частей растений, массу животных в почве и массу микроорганизмов, обитающих в этих биогеоценозах. Если масса микроорганизмов по сравнению с растительной массой очень невелика, то включение в эти цифры подземной части растений, которая бывает значительной, относительно еще больше увеличило бы общую массу живого вещества в биогеоценозах.

Каждый биогеоценоз так или иначе влияет на другие биогеоценозы и вообще на явления природы, соседние с ним или в той или иной мере удаленные от него, т. е обмен веществом и энергией происходит не только

между компонентами данного биогеоценоза, но и между ними и другими явлениями природы.

Если же принять во внимание, что лес представляет собой наиболее мощную «пленку жизни» (выражение В. И. Вернадского), что ни в каких других биогеоценозах воздействие живого вещества на косную природу не бывает столь велико и разнообразно, как в лесу, то станет ясным исключительно большая роль леса в существовании нашей планеты и в жизни человечества и необходимость всемерной его охраны.

Чтобы управлять жизнью биогеоценозов и изменять их в интересах человека, а также создавать новые более ценные биогеоценозы, надо знать закономерности, которым подчинены взаимодействия их компонентов, и движущие силы изменения этих природных диалектических единств.

Каждый биогеоценоз имеет определенную структуру, которая прежде всего зависит от того, что атмосфера, горная порода, почва и вода почвы располагаются ярусно. Уже это накладывает отпечаток и на распределение в биогеоценозе организмов при первоначальном заселении ими биотопа в соответствии с их экологическими особенностями.

При этом в результате соответствующего подбора организмов и их фенотипической изменчивости под влиянием абиотических и биотических факторов организмы так пространственно распределяются в данном биогеоценозе, что начинают все меньше мешать друг другу. Вырабатывается более выгодное для них распределение в биогеоценозе. Все это вместе приводит не только к обычно ярусной структуре биогеоценоза, но и к определенной структуре их в горизонтальном направлении. Структурные части биогеоценозов получили название синузий. Ярусное сложение биогеоценозов выражается еще в том, что на почве часто образуется особый компонент из разлагающихся и полуразложившихся растительных и животных остатков, который называют в лесах лесной подстилкой, а в травяных биогеоценозах ветошью или калданом.

В горизонтальном направлении могут образоваться синузии благодаря тому, что растения неравномерно распределены и образуют то большие, то меньшие сгущения или растительный покров носит мозаичный характер, слагаясь из куртин, состоящих из зарослей различных растений. В лесу неравномерность древесного полога особенно сильно отражается на нижележащих ярусах, на животном их населении, на почве, на лесной подстилке и на микробном их заселении, а также и на атмосферных условиях. В этом случае синузии получили наименование парцелл.

Вообще синузии, являясь структурными частями биогеоценозов, характеризуются особыми свойствами абиотических компонентов биогеоценозов и особым видовым, экологическим и биоценотическим характером органического мира их, имея при этом пространственную обособленность.

Так как взаимодействие компонентов, а также их составных частей, их элементов никогда не прекращается, то биогеоценотический процесс всегда существует, пока существует биогеоценоз. Противоречивость этого процесса выражается в том, что каждое воздействие одного компонента биогеоценоза на другой нарушает установившийся тип взаимоотношений компонентов и создает новый тип взаимоотношений. Все время идет процесс разрушения одних взаимоотношений и созидания других взаимоотношений. Это в конечном счете выливается в непрерывную перестройку биогеоценозов, в разрушение одних биогеоценозов и в созидание новых биогеоценозов. Этот внутренне противоречивый биогеоценотический процесс приводит к непрерывному изменению биогеоценозов, к развитию биогеоценотического покрова Земли.

Надо иметь в виду, что непрерывное изменение любого биогеоценоза зависит не только от непрекращающегося взаимодействия и взаимоизменения компонентов биогеоценоза, но и от вноса ветром, животными и другими агентами зачатков новых организмов, которые, если позволяют им

условия существования, внедряются в фитоценоз и могут произвести изменения в биогеоценозе.

Непрерывное изменение каждого отдельного биогеоценоза, если не меняются общие условия его существования, имеет тенденцию к замедлению своего темпа, что связано главным образом с тем, что процесс вселения новых организмов с течением времени ослабевает по двум причинам. С одной стороны, иссякает источник заноса зачатков или целых организмов новых видов растений, животных или микроорганизмов, с другой стороны, все время формируются биоценозы с более приспособленными друг к другу организмами, с более слаженной структурой, более устойчивые и относительно более непроницаемые для внедрения новых пришельцев. Общая тенденция к замедлению биогеоценотического процесса, от которого зависит и замедление смен фитоценозов, привела ряд зарубежных ученых к представлению о том, что с течением времени растительный покров приобретает устойчивость и, если не меняется климат, он может в этой фазе развития существовать неопределенно долгое время.

Так создалось учение о заключительной фазе развития растительного покрова любой местности, о так называемом климаксе. Хотя учение о климаксе растительности относится, в сущности, к ботанике, но так как растительность все время находится во взаимодействии с другими компонентами биогеоценоза, то данное учение не безразлично и для биогеоценологии.

Необходимо отметить, что учение о климаксовой растительности могло возникнуть лишь именно при недооценке того большого влияния, которое оказывает растительный и животный мир, а также и микроорганизмы на другие компоненты биогеоценоза. А так как это влияние, как уже говорилось, не может никогда прекратиться, то биогеоценотический процесс, как сказано выше, никогда не останавливается. Он все время приводит к смене, к сукцессии одних биогеоценозов другими, что исключает возможность существования настоящего климаксового биогеоценоза. Можно лишь говорить о том, что биогеоценотический процесс с течением времени замедляется, а растительный покров и вместе с ним и животный мир приобретают лишь некоторую относительную устойчивость, но и только. Поэтому если и пользоваться термином «климакс», то лишь в смысле приобретения растительностью или биогеоценозом в целом относительно большей замедленности в развитии, памятуя, что даже в том случае, когда отсутствуют все внешние факторы, могущие его изменять, а биогеоценоз может казаться нам существующим неизменно очень долгое время, в действительности в нем все время идут процессы, подготовляющие его к смене, сукцессии другим.

Так как в природе, как уже подчеркивалось нами, все явления подвержены взаимодействию и в той или иной мере взаимосвязаны, то любое единство, в частности и биогеоценотический покров Земли, входит в состав других единств, которые, развиваясь по своим законам, изменяются, а тем самым и влияют на ход развития входящих в него более частных единств. Наконец, есть единства, которые существуют параллельно с данным единством, включаясь вместе с ним в более крупные единства. Эти параллельные единства находятся во взаимодействии между собой и в своем развитии изменяются и этим изменяют друг друга.

Таким образом, внутренние, эндогенные процессы, определяющие саморазвитие биогеоценотического покрова и сукцессии (смены) биогеоценозов, время от времени нарушаются внешними экзогенными влияниями, проистекающими от изменения других единств как существующих параллельно с данными единствами, так и единством более высшего порядка, в которые они входят.

К числу единств, которые, развиваясь параллельно с растительным покровом, оказывают влияние на его развитие, надо отнести и человеческое общество. Однако надо иметь в виду, что человек не входит в чис-

ло компонентов биогеоценозов. Он является лишь мощнейшим экзогенным фактором их изменения, а также и создания новых биогеоценозов, культурбиогеоценозов.

Экзогенные влияния, как было сказано выше, нарушают процесс саморазвития биогеоценотического покрова и вызывают появление новых сукцессионных рядов биогеоценозов. А так как эти разнообразные экзогенные воздействия почти всегда происходят одновременно, то в действительности все конкретные смены биогеоценозов происходят обычно под влиянием эндогенных и различных экзогенных процессов.

Эти процессы, действуя одновременно и накладываясь один на другой, чрезвычайно разнообразят и усложняют сукцессии биогеоценозов. Чтобы разобраться в них, чтобы понять их движущие силы и пути развития и чтобы управлять ими в интересах человека, необходимо при анализе смен биогеоценозов вычленять влияние различных процессов и выяснять в отдельности их взаимодействие и относительную величину их роли.

Резюмируя все то, что было сказано о биогеоценозах, можно дать следующее определение этого понятия: биогеоценоз — это совокупность на известном протяжении земной поверхности однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, гидрологических условий, растительности, животного мира, мира микроорганизмов и почвы). Эта совокупность имеет свою особую специфику взаимодействий слагающих ее компонентов, свою особую структуру и определенный тип обмена веществом и энергией их между собой и с другими явлениями природы. Это приводит к тому, что каждый тип биогеоценоза имеет свой особый баланс световой и тепловой энергии и неорганического и органического вещества. В то же время биогеоценоз представляет собой внутреннее противоречивое диалектическое единство, находящееся в постоянном движении, развитии, изменении.

Очень важно отметить, что рельеф местности не входит в число компонентов биогеоценоза, так как последние представляют собой природные тела, а рельеф есть лишь форма существования поверхности Земли. Он является, однако, важнейшим фактором, определяющим пространственное распределение биогеоценозов и влияющим на характер взаимодействия их компонентов, а также разных биогеоценозов между собой.

Надо иметь в виду, что основным специфическим свойством биогеоценоза является характер взаимоотношений, взаимодействий между его компонентами. Определенный обмен вещества и энергии, определенный их баланс свойствен каждому организму и вообще каждому явлению природы, но взаимодействие организмов между собой и биоценоза в целом с другими компонентами есть специфическая черта биогеоценоза. Это взаимодействие определяет в основном режим превращения вещества и энергии и их балансы в нем. Весь биогеоценотический процесс в целом — следствие, результат взаимодействия всех компонентов биогеоценоза как между собой, так и с другими биогеоценозами. Поэтому неотъемлемое содержание всякого биогеоценотического исследования природы есть изучение указанных взаимодействий. Результатом такого исследования и должно явиться в конечном итоге выяснение режима превращения вещества и энергии и их баланса в биогеоценозах. От взаимодействия компонентов их и от режима превращения вещества и энергии в них зависит в значительной степени и биологическая их продуктивность.

Как известно, не только познание каких-либо явлений природы, но и рациональное практическое использование их требует классификации, системы их. Это целиком относится и к биогеоценозам. Поэтому конкретно существующие в природе биогеоценозы, однородные по составу растительности, фауны и микробного населения, по климатическим, почвенным и гидрологическим условиям, по взаимоотношениям между расте-

ниями и средой, по внутрибиогеоценотическому и межбиогеоценотическому обмену веществом и энергией и по направлению смен в них, объединяются в типы биогеоценозов. Эти типы являются первой таксономической единицей в классификации биогеоценозов. К ним обыкновенно требуется и применение одинаковых хозяйственных мероприятий.

Не останавливаясь здесь более подробно на проблеме классификации биогеоценозов (см. об этом книгу «Основы лесной биогеоценологии» под редакцией В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса, 1964), можно отметить лишь, что, применяя отмеченные выше критерии установления основной таксономической единицы в биогеоценологии, типа биогеоценоза, мы во многих случаях будем наблюдать, что тип биогеоценоза совпадает с растительной ассоциацией, как ее понимают обычно в СССР (Сукачев, 1950, 1956; Лавренко, 1959; Сукачев, Зонн, 1961). Однако могут быть случаи, когда такого совпадения и не будет. Это обычно наблюдается тогда, когда растительный покров сохраняет свою однородность, хотя некоторые другие компоненты биогеоценоза могут в известной степени изменяться, что приводит к изменению типа обмена веществом и энергией.

На основании указанного общего классификационного принципа типы биогеоценозов могут объединяться в таксономические единицы более высокого ранга: группы типов, подклассы, классы и т. п.

Конкретно существующие в природе биогеоценозы, однако, далеко не всегда бывают резко разграничены между собой, между ними нередко имеются постепенные переходы. В отношении растительного покрова в последние годы за границей, а иногда и у нас стали говорить о его континууме, т. е. о его непрерывности, о постепенных переходах одного характера его в другой. Исходя из этого, некоторые делают даже вывод о невозможности выделения таксономических единиц растительного покрова, т. е. установление растительных ассоциаций и других его классификационных единиц.

С этой точкой зрения решительно нельзя согласиться. Ведь при классификации вообще каких-либо природных объектов, например климатов, горных пород, почв, растений, животных и т. п., мы имеем дело сплошь и рядом с постепенностью переходов от одного характера этих объектов к другим. В известном смысле мы можем говорить о континууме и в этих случаях. Однако это не исключает необходимости классифицировать рассматриваемые объекты и устанавливать те или иные таксономические единицы. Без классификации их мы в практической жизни, как сказано, не можем обойтись. Но при классификации участков растительного покрова, как и при классификации растений и животных, мы встречаемся относительно чаще с более резкими границами основных классификационных единиц, чем при классификации других природных объектов. Это связано с тем, что хотя изменения растительности обычно отвечают изменениям условий ее произрастания, которые, как правило, в природе постепенно изменяются, распределение растений по сообществам не только зависит от условий среды, но и от конкурентных отношений разных видов растений между собой. А конкурентные отношения между растениями, как и между животными, приводят не только к естественному отбору и выработке определенных таксономических единиц (видов и других), но и к более резкому обособлению растительных сообществ и связанных с ними зооценозов. А так как в природе указателем границ биогеоценозов чаще всего является растительность и ее различным сообществам отвечают обычно и различные биогеоценозы, то и последние нередко резче разграничены в природе, чем условия, их определяющие. Но это не исключает того, что постепенные переходы между биогеоценозами и изменения при этом его компонентов должны тщательно изучаться. Такое изучение уточняет и углубляет наше понимание не только взаимосвязей между компонентами биогеоценоза, но и соотношения контактирующих

между собой разных биогеоценозов, но и их динамику, т. е. вытеснение, смену одних биогеоценозов другими.

Из всего указанного выше, а также из последующего содержания этой книги ясно, что для глубокого познания биогеоценозов и закономерностей их жизни требуется длительное, стационарное их изучение с применением во многих случаях эксперимента, проводимого как в непосредственно природных биогеоценозах, так и в питомниках, вегетационных домиках и в лабораториях.

В природе каждое изучение биогеоценозов должно быть приурочено к определенному типу биогеоценозов. Поэтому, естественно, всякому биогеоценотическому изучению должно предшествовать выделение в природе типов биогеоценозов. Предварительно оно производится при маршрутном способе работы, когда, основываясь на рельефе местности, ее почве и растительном покрове, выделяются типы биогеоценозов (о методике выделения типов лесных биогеоценозов см. книгу В. А. Сукачева и С. В. Зонна, 1961). В дальнейшем при более подробном изучении выделение типов уточняется.

Так как типов биогеоценозов обычно устанавливается значительное число и все их подробно изучить не представляется практически возможным, то обстоятельному биогеоценологическому изучению обычно возможно бывает подвергнуть лишь основные и более распространенные типы.

Но иногда в силу какого-либо интереса необходимо бывает подробно изучить и типы, занимающие второстепенное и даже третьестепенное место в биогеоценотическом покрове. Например, в каком-либо из мало распространенных типов особенно резко выражен какой-либо фактор. Изучение его роли в данном биогеоценозе поможет уяснить его место и в других более распространенных типах.

Крайне важно всегда изучать параллельно несколько (не менее двух) типов, так как сравнительное изучение двух или нескольких типов позволяет гораздо лучше уяснить особенности жизни каждого из них.

Помимо выбора типов, которые решено подвергнуть стационарно-экспериментальному изучению, очень ответственной задачей является выбор в них пунктов, где будут проведены все эти исследования. Принято называть такие пункты пробными площадями, характеризующими избранные типы. Размер каждой из них должен быть не менее площади выявления данного типа, т. е. эта площадь должна быть такой величины, чтобы, изучая ее, можно было охарактеризовать все типичные черты данного типа. Так как на такой площади приходится устанавливать различные приборы, копать почвенные шурфы и закладывать хотя и неглубокие буровые скважины, то чем больше будет размер такой пробной площади, тем лучше. Однако совершенно необходимо, чтобы на данной пробной площади на всем ее протяжении сохранялся бы однородный характер изучаемого типа.

Размер такой пробной площади обычно сильно варьирует в зависимости от характера самого типа. Как правило, пробные площади в лесных биогеоценозах приходится закладывать более крупные, а в травяных, пустынных или болотных биогеоценозах более мелкие, что обусловлено соответствующим изменением в них площади выявления.

Очень важно хорошо продумать расположение на пробной площади всех приборов и точек наблюдений (скважин для наблюдений над уровнем грунтовых вод, стоковых площадок, метеорологических приборов, точек наблюдений над влажностью почвы, лотков для сбора опада, снегомерных линий, приборов для изучения физиологических процессов у растений, экспериментов по изучению взаимоотношений растений и т. п.). Подробнее об этом говорится в соответствующих главах.

Надо иметь в виду также то, что для выяснения гидрологических условий выбранной пробной площади часто бывает недостаточным изуче-

ние их только на данной площадке. Гидрологические наблюдения бывает необходимым расширить на значительную площадь: в частности, захватить верхнюю, головную часть водосбора, чтобы иметь возможность подсчета полного баланса влаги и других веществ, не осложненного явлениями транзита.

Проведение комплексных биогеоценологических исследований, естественно, связано с организацией биогеоценотических станций, которые должны быть обеспечены соответственно задачам этих исследований специальным оборудованием, а главное, хорошо подготовленным научным персоналом.

Чтобы исследователи могли вскрывать то новое, что создается взаимодействием компонентов биогеоценоза, они, конечно, должны хорошо знать свойства компонентов, и их квалификация должна быть на уровне современного состояния учения об атмосфере, литологии и петрологии, гидрологии, ботаники, зоологии, микробиологии и почвоведения. Но этого мало. Мысль исследователя должна быть все время направлена на поиски разных форм взаимодействия компонентов. Исследователь должен стремиться выработать в себе привычку находить их и видеть последствия взаимодействий в изменении свойств компонентов, в появлении новых свойств их и новых свойств биогеоценозов в целом. Отсюда вытекает, что биогеоценолог должен обладать, во-первых, высокой квалификацией в пределах по крайней мере одной области знания, занимающейся изучением определенного компонента биогеоценоза и, во-вторых, должен быть способен развить в себе способность видеть взаимодействия компонентов и новое, что ими создается.

Так как при современной дифференциации и состоянии наук ученому трудно быть вполне компетентным в нескольких из них, то нормально биогеоценотические исследования должны быть обеспечены крупными специалистами разного профиля. Кроме того, они должны быть, как указано выше, правильно ориентированы в своей работе. Они не должны забывать, что, будучи климатологами, гидрологами, биологами, почвоведами и т. п., они в то же время являются биогеоценологами.

Хотя, как указано выше, нормально полные биогеоценотические исследования должны быть обеспечены разными специалистами и охватывать все компоненты, однако и частичные изучения биогеоценозов могут дать ценный материал и позволить в той или иной степени ответить и на некоторые запросы народного хозяйства. В настоящее время в разного рода изданиях накоплен большой фактический материал по познанию отдельных биогеоценозов и даже по взаимоотношению некоторых из них. Такой материал, осмысленный с биогеоценотической точки зрения, мог бы быть очень полезен для развития биогеоценологии. Работа по сводке такого материала очень трудоемкая и пока, к сожалению, еще не выполнена.

В последние годы в зарубежных странах много делается по изучению экосистем. Знание соответствующей литературы обязательно и для биогеоценолога.

Итак, биогеоценотический покров Земли, составляющий наиболее активную часть биосферы, если понимать ее в широком смысле В. И. Вернадского, представляет ту лабораторию, где синтезируется органическое вещество, происходят сложнейшие процессы возникновения новых веществ, идет накопление энергии и превращение ее в вещества из одних форм в другие и обмен ими как внутри биогеоценозов, так между ними и другими явлениями природы. В биогеоценотическом покрове осуществляется не только земная, но и космическая роль живых организмов. Вместе с тем вся хозяйственная деятельность человека прямо или косвенно зависит от процессов, происходящих в биогеоценозах. Этим в общей форме определяется большое практическое значение биогеоценологии как новой научной дисциплины.

ГЛАВА II

СТРУКТУРНО-ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКИХ СИСТЕМ И ЕЕ ИЗУЧЕНИЕ

Как любая функционирующая физическая система биогеоценоз обладает определенной степенью организации или упорядоченности в связях и работе своих материальных компонентов. Эта организация проявляется в виде определенного порядка в размещении и группировке взаимосвязанных своей работой масс живых и косвенных тел, который обеспечивает возможность всей системе биогеоценоза осуществлять свою генеральную функцию — материально-энергетический обмен между составляющими биогеоценоза и между биогеоценозом и окружающей его средой.

Организация современных естественных биогеоценозов является результатом длительного исторического процесса, в ходе которого происходила взаимная подгонка частей биогеоценотических систем и отбраковывались состояния и связи, в том или ином отношении неудачные для их функционирования. По этой причине природные (климаксовые) биогеоценозы сравнительно устойчивы во времени и способны восстанавливаться по тому же типу организации при разного рода разрушениях — они являются системами самоорганизующимися. Искусственные, создаваемые человеком биогеоценозы имеют сравнительно короткую историю, по отношению к природным биогеоценозам являются чужеродными образованиями, неустойчивы и без поддержки со стороны человека легко разрушаются под напором своих живых компонентов.

Можно различать три аспекта в организации биогеоценотических систем — структурно-физический, характеризующий пространственную группировку и размещение масс живых и косных тел, функциональный, отражающий их взаимоотношение и работу, и временной, фиксирующий динамику сложения и работы их. Само собой разумеется, что все аспекты между собой органически связаны и в биогеоценотических системах проявляются как разные стороны одного явления.

При исследовании структурно-функциональной организации биогеоценозов прежде всего необходим анализ их компонентной, или элементной структуры, отражающей членение системы на подсистемы или блоки, подчиненные ей с определенной степенью свободы. Как указывал В. Н. Сукачев, компонентами биогеоценоза могут быть только материальные тела — растения, животные, микроорганизмы, горные породы, вода, почва, воздушные массы. В наиболее сложных биогеоценозах суши Сукачевым различались пять таких компонентов: растительность, животный мир, микроорганизмы, почва и атмосфера с ее газовыми ресурсами, водой и солнечной радиацией. В настоящее время представляется целесообразным компонентный состав биогеоценозов дифференцировать более детально и с несколько иной группировкой в связи с необходимостью для системно-биогеоценологического изучения природы учета не столько субстратного характера или систематической принадлежности компонента, сколько его функциональных действий в общей системе биогеоценоза. Ни одна составляющая биогеоценоза не может быть понята или описана вне ее функциональной характеристики, вне ее работы.

С этой точки зрения растительность, например, к которой Сукачев относил все растения, входящие в состав фитоценоза, очень неинтегральна и включает в себя, помимо господствующих в биогеоценотических

системах по массе фототрофов, различные гетеротрофные формы — полупаразиты, паразиты и особенно сапрофиты. Эти формы выполняют в биогеоценотических системах функции, аналогичные функциям животного населения, а не автотрофной растительности, и смешивать их в едином компоненте нельзя.

Не менее разнообразен в функциональном плане, в плане биогеоценотической работы и животный компонент биогеоценозов. Из всех существующих делений животного мира в биогеоценотических целях наиболее информативно деление, построенное в соответствии с особенностями источников пищи, сообразно месту отдельных видов в процессах превращения веществ и энергии. Это будут фитофаги, зоофаги, сапрофаги и т. п. В совокупности с зелеными растениями или их мертвыми телами они образуют сложные консортные системы. Эти группы в биогеоценозах служат разным целям, осуществляют специфическую трансформацию веществ и энергии, однако они еще очень грубы и далеко не вскрывают действительного разнообразия действий животных в биогеоценостических системах. Возьмем к примеру фитофагов. Ведь среди них одни виды поедают листья, другие корни, цветки, плоды и нет животных, которые пожирали бы все растение целиком. Поэтому значение фитофагов в биогеоценотических системах далеко не одинаково, и если «корнееды» контролируют водно-минеральное обеспечение растений, листоеды — газообмен, то «плодоеды» воздействуют уже на устойчивость состава автотрофного блока биогеоценозов.

Еще более дифференцирован по выполняемым в биогеоценозах функциям мир микроорганизмов. Обособленный в биологической науке от мира растений и животных на основании микроскопических размеров тела своих представителей, он крайне разнообразен по составу жизненных форм и по направлению их работы в биогеоценозах Земли. Как указывает Т. В. Аристовская, нет ни одного биогеохимического процесса, осуществляемого высшими растениями или животными, который был бы недоступен для микроорганизмов. Напротив, «микроорганизмы способны осуществлять химические реакции совершенно недоступные ни высшим растениям, ни животным», например фиксация свободного азота атмосферы, минерализация органических материалов, разрушение и синтез минералов земной коры. Хотя многие микроорганизмы полифункциональны и в зависимости от условий внешней среды способны к коренной перестройке своего материально-энергетического обмена, однако это не исключает существования определенного ряда групп с ограниченными биохимическими свойствами, выполняющих в биогеоценотических системах определенные специфические функции и занимающих свое достаточно обособленное место в процессах превращения веществ. Таких групп много, и далеко не все еще могут быть установлены. С биогеоценотической точки зрения особенную важность представляет выделение групп фототрофных водорослей, азотфиксаторов, микоризообразователей, сапротрофов — разрушителей органических веществ, а также микроорганизмов, окисляющих и восстанавливающих минеральные соединения.

С биогеоценотической точки зрения очень разнокачественным в своих частях представляется и такой компонент биогеоценоза, как почва. По существу, любой генетический горизонт почвы является образованием, существенно отличающимся от других горизонтов как по физическим, химическим и биологическим свойствам, так и по характеру своих связей и взаимодействий с другими компонентами биогеоценоза. Строго говоря, каждый генетический горизонт имеет известное основание рассматриваться в качестве особого участника биогеоценотических систем. Особенно резко выделяется слой подстилки (в лесу) или ветоши (на лугах, в степях). В отличие от собственно почвенной толщи этот слой целиком сложен из отмерших, главным образом растительных остатков, подвер-

гающихся первоначальному разложению и минерализации со стороны населяющих его специфических форм животных и микроорганизмов. Он очень динамичен по мощности, запасам и составу отлагающихся растительных остатков, влажности, сложению и структуре. Напомним, что В. Н. Сукачев (1965 и др.) не раз склонялся к мысли рассматривать слой подстилки в лесу в качестве особого компонента биогеоценоза, а не в качестве составной части почвы.

Еще больше оснований выделять в качестве особого компонента биогеоценозов слой торфа, формирующийся на болотах и в заболоченных лесах. От своего минерального ложа торф резко отличается по физическим и химическим свойствам, величине аккумулированной энергии и накопленной воды, составу и обилию животных и микроорганизмов, по газообмену с атмосферой, взаимодействию с растительностью и т. д. Это целиком органогенное тело с непрерывно нарастающей массой вещества и энергии не может быть аналогом настоящих почв биокосной природы. Торф, несомненно, особый компонент заболоченных биогеоценозов, и для его исследования нужна иная программа работ.

Можно обособить еще два слоя почвенной толщи: слой, на который воздействуют грунтовые воды, и верхний, гумусовый горизонт. Водоносный слой часто выделяется легким механическим составом, постоянно бóльшим или меньшим оглеением и при неглубоком залегании в биогеоценозах суши выполняет роль поставщика воды и различных растворенных минеральных веществ, используемых растительностью. При недостатке атмосферного увлажнения неглубоко залегающий слой грунтовой воды создает в одном и том же биогеоценозе экологически настолько противоположные режимы увлажнения, что дает возможность уживаться бок о бок таким ксерофильным и гигрофильным растениям, как тростник и ковыль (Келлер, 1914), тростник, хвощи, полыни и другие ксеромезофиты (Дылис, Виппер, 1953). Водоносный слой с биогеоценотической точки зрения интересен еще тем, что является каналом связи между биогеоценозами, расположенными по вектору стока грунтовых вод.

Гумусовый слой почв — физически типичное биокосное тело, максимально насыщенное корнями растений, животными, микроорганизмами и продуктами их жизнедеятельности. В нем совершаются специфические химические превращения, образуется гумус, накапливаются многие элементы минерального питания растений, выносимые корнями и животными из глубоких слоев почвы, интенсивно выделяется углекислота. Гумусовый слой — главная кладовая элементов минерального питания высших растений, особенно азота, фосфора, калия и кальция, и потому одной из главных задач биогеоценотического анализа этой части почвы является количественная оценка запасов, сезонной и погодичной динамики физиологически доступных соединений.

По данным К. И. Кобак (1964, 1965), атмосфера внутри лесных биогеоценозов тоже далеко не однородна во всей своей толще. В частности, в высокопроизводительных древостоях тайги очень отчетливо может быть выделен приземный слой воздуха с концентрацией углекислоты, в полтора-два раза превышающей содержание ее на открытом месте и на других уровнях лесных насаждений, что, естественно, ставит растения нижних ярусов леса в совершенно иные условия газообмена, чем в зоне крон первого яруса, где концентрация углекислоты не только ниже, но и подвержена бóльшим колебаниям во времени.

В наиболее сложном виде компонентная структура биогеоценотических систем проявляется на суше. Именно здесь, в лесах, на лугах, в степях, тундрах, развиваются биогеоценозы, в состав которых включаются все отмеченные выше компоненты живой и косной природы. Их относят к полночленным биогеоценозам (Дылис, 1964).

Структура водных биогеоценозов проще. В глубоководных системах нет, в частности, ни атмосферы, ни почвы и все взаимодействия биоты

осуществляются с одним общим компонентом — жидкой водой. В прибрежно-водных биогеоценозах, в составе которых участвуют плавающие или в той или иной мере выставляющиеся из воды растения (аэрогидатофиты и укореняющиеся гидрофиты), структура сложнее — в число компонентов входит воздушная среда, но почвы еще нет. Донные или другие грунты, в которых укореняется часть водных растений, нецелесообразно смешивать с почвой, поскольку в них нет признаков, присущих последней, а связи с ними водных растений носят преимущественно механический характер.

В биогеоценозах суши компонентная структура тоже не всегда полно развита. Так, неполночленными системами надо считать лишенные почвы болотные биогеоценозы, биогеоценозы птичьих базаров, где нет растительности, почвы и где нет сбалансированного обмена органических веществ, а идет мощное накопление экскретов и других отходов птиц в виде залежей гуано. Сюда же относятся системы различных зарастающих отмелей и осыпей, скалы и россыпи с накипными лишайниками и ряд других. Особо надо отметить биогеоценозы, компонентный состав которых изменяется в годичном или суточном ритме. Таковы заливные участки пойменных террас или участки морских побережий, ежесуточно заливаемых морскими водами. Периодически эти системы приобретают черты строения то водных биогеоценозов, то биогеоценозов суши, отчего исследование их требует разработки особой программы и методики.

Изучение компонентной структуры биогеоценотических систем должно сопровождаться выяснением природы и количественной оценкой тесноты связей всех компонентов биогеоценоза. Эти связи возникают в первую очередь через пищевые взаимодействия живых участников систем. Они могут быть как прямыми, так и разнообразно и сложно опосредованными, полное раскрытие их, особенно с материально-энергетической стороны, далеко не всегда просто и возможно. Изучение связей затрудняется их крайним непостоянством. Они могут возникать или исчезать на бо́льшие или меньшие сроки, могут колебаться вокруг некоторых средних значений, могут изменяться направленно, нарастая или убывая в своем напряжении при необратимых сменах систем. Выявление и количественная оценка связей между компонентами биогеоценозов сопряжены с получением массовых материалов, анализ которых невозможен без использования математического аппарата и вычислительной техники.

Особый раздел в изучении структурно-функциональной организации биогеоценотических систем составляет выяснение пространственного размещения компонентов биогеоценоза. Оно является необходимой предпосылкой как для изучения и оценки потоков вещества и энергии через систему биогеоценоза, так и для определения роли, доли и формы участия отдельных компонентов в материально-энергетическом метаболизме всей системы. Естественно, что любая система может функционировать только в том случае, если ее рабочие части будут расположены по отношению друг к другу в определенном порядке. В биогеоценозах размещение материальных участников развернуто в двух направлениях: горизонтальном и вертикальном. Первое отражает закономерности горизонтального сложения биогеоценоза и связано с обособлением биогеоценотических парцелл, второе — вертикальную стратификацию биогеоценотической толщи и связано с выделением биогеоценотических горизонтов.

Биогеоценотическими парцеллами называются структурные части горизонтального расчленения биогеоценозов, отличающиеся друг от друга составом, структурой, свойствами своих компонентов, спецификой их связей и материально-энергетического обмена (Дылис, 1969). Как и биогеоценоз в целом, парцеллы — понятие комплексное и включают в себя на правах материальных участников обмена веществ и энергии растительность, животное население, микроорганизмы, почву и слой атмосферы, пронизывающий надземные части растений. Обособлены парцеллы

друг от друга в пространстве на всю вертикальную толщу биогеоценоза. Как показывают наблюдения, различия между парцеллами одного биогеоценоза как по внешним признакам, так и по характеру материального обмена могут быть исключительно глубокими, сопоставимыми с уровнем различий даже таких контрастных систем, как, например, биогеоценозы березового и елового леса или леса и луга. Изучение парцеллярного строения биогеоценотических систем должно по возможности включать определение следующих параметров: размер отдельных участков парцелл и доля их в общем сложении биогеоценоза, характер границ (резкие, размытые), происхождение (коренные, производные), тенденции развития, состав и строение растительности, животного населения, микроорганизмов, особенности радиационного режима, первичная и вторичная продуктивность, масштаб и направление обменных процессов, особенно между растительностью и почвой, накопление и скорость разложения подстилки и ряд других, в зависимости от особенностей изучаемых систем и возможностей организации соответствующих исследований. Наиболее отчетливо и технически просто дифференциация и границы парцелл в натуре прослеживаются по структурным особенностям их фитоэлемента: по числу, высоте или густоте ярусов, видовому составу растений, особенно доминирующих видов, их жизненности, обилию, форме роста и др.

Наряду с обособлением парцелл необходимо исследование и той глубокой органической связи между ними, которые создают и поддерживают единство и целостность биогеоценозов и которые обеспечивают существование и обособленность самих парцелл. Дело в том, что природа каждой парцеллы — результат не только специфических особенностей и метаболизма составляющих ее компонентов, но не в меньшей степени и ее непосредственного окружения. Последнее влияет на парцеллу через горизонтально направленный теплообмен, изменение освещения, разброс растительного опада (особенно существенный канал влияния), семян, спор, через поверхностный сток осадков и талых вод, перемещение животных и др. Каждая парцелла может существовать и сохранять свои особенности только в определенном окружении и разрушается или глубоко изменяется при изменении этого окружения.

Парцеллярный анализ биогеоценотических систем требует гораздо больше труда и времени, чем метод интеграции всех сведений о растительности и среде в виде разнообразных усредненных показателей, зато он дает неизмеримо больше сведений о природе изучаемых биогеоценозов в ее подлинном разнообразии и сложности. Очень важно выделение и изучение парцеллярного строя биогеоценозов для правильной организации научной работы: для выбора точек для закладки опытов, для фенологических и метеорологических наблюдений, буровых скважин, почвенных разрезов, для изучения первичной и вторичной продуктивности и т. п. Парцеллярный анализ может дать важные материалы для решения классификационной проблемы в биогеоценологии, поскольку один тип биогеоценоза не может объединять участки, различающиеся набором коренных парцелл или их соотношением в сложении биогеоценозов, и, наоборот, наличие сходных парцелл в разных типах биогеоценозов не может не свидетельствовать об их близости в классификационной системе, и чем больше в составе разных типов будет обнаружено сходных парцелл, тем ближе они будут друг к другу в классификационном отношении (Дылис, 1969; Уткин, 1970).

Представление о биогеоценотических горизонтах, отражающих вертикальную неоднородность строения и метаболизма биогеоценотических систем, теоретически разработано Ю. П. Бялловичем (1960). Под ними понимаются слои биогеоценотической толщи, обособленные по составу и структуре входящих в них биогеоценотических компонентов и специфике обмена и превращения веществ и энергии между ними. Бяллович

считает биогеогоризонты элементарными и по вертикали далее нерасчлененными структурами биогеоценоза.

В дифференциации биогеогоризонтов основное значение придается растительному компоненту. Как показывает опыт изучения стратификации биогеоценотических систем, дифференциация растительности по вертикали почти всегда влечет за собой соответственное расслоение атмосферы, почвы, животного мира и микроорганизмов. Поэтому границы биогеоценотических горизонтов в принципе могут быть прослежены на любом из составляющих биогеоценоза, но наиболее отчетливо они выявляются на различиях в вертикальной структуре растительности.

Теоретически количество биогеогоризонтов в биогеоценозах может быть, как это считает Бяллович, очень большим, однако эмпирическое обоснование объективного характера каждого из них — операция не простая, поскольку между отдельными биогеогоризонтами нет резких качественных границ. Для выявления действительных переходов одних биогеогоризонтов в соседние необходим прежде всего подробный анализ вертикально-фракционного строения фитомассы растений разных ярусов, как это было, например, сделано в Подмосковном стационаре Лаборатории биогеоценологии Ботанического института АН СССР при изучении широколиственно-еловых лесов (Уткин, Дылис, 1966; Дылис, 1969; Уткин и др., 1969). Большое значение в изучении стратификации биогеоценозов имеет выбор признаков, которые бы прямо или косвенно были связаны с функционированием биогеогоризонтов, так как биогеогоризонт не просто геометрическое образование, а рабочая часть биогеоценоза. Хорошую опору дают, например, для дифференциации биогеогоризонтов в кроновой части лесных биогеоценозов такие показатели, как распределение массы световых и теневых листьев, их размеров, годичного прироста, генеративных органов, отмерших побегов, сучьев. Увязанные с особенностями вертикального распределения света, влажности воздуха и его движений, концентрации углекислоты, размещением фитофагов и наносимых ими повреждений листьям, плодам, эти показатели позволяют расшифровывать каждый биогеогоризонт как специфическую рабочую структуру.

Следует подчеркнуть, что хотя вертикальная неоднородность биогеоценотических систем — явление всеобщее, но в расслоении биогеоценозов на биогеогоризонты нет какой-либо одинаковой схемы. Наоборот, в природе наблюдается в этом отношении значительное разнообразие, обусловленное разнообразием жизненных форм растений, структурой и размещением их фитомассы, особенно акцепторных частей ее, густотой стояния растений, возрастом и экологическими особенностями эдификаторов. Для иллюстрации сошлемся на опубликованные результаты изучения стратификации биогеоценозов елового и соснового леса в Подмосковье (Дылис, 1969). Во взрослом еловом лесу в кроновой зоне первого яруса протяженностью около 18 *м* было установлено три хорошо выраженных биогеогоризонта фотосинтеза. Верхний, протяжением по вертикали 3—4 *м*, образован короткими веточками с сильными молодыми побегами, массой шишек, крупной световой хвоей, работающей в условиях полного освещения, усиленной транспирации и очень контрастного хода тепла, влажности воздуха и сильных ветров. Средний, горизонт фотосинтеза, протяжением 7—8 *м*, образован длинными и густо расположенными ветвями, несущими, наряду со световой хвоей, значительную массу теневой и хвои переходного типа; образует основную массу скелетной и рабочей части кроны и служит зоной тесного смыкания крон деревьев, благодаря чему играет важнейшую роль в преобразовании внутреннего климата лесного биогеоценоза; находится в условиях существенно сниженной освещенности, но более равномерного режима тепла, влажности воздуха, концентрации CO_2 и ослабленного ветра; играет главную роль в связях надземной части биогеоценоза с почвой, поскольку из него по-

ступает в подстилку основная масса отмирающей хвои и тонких ветвей и с него смывается и вымывается основное количество органических и минеральных веществ с дождевыми водами. Нижний, биогеогоризонт фотосинтеза, протяжением 4—5 *м*, находится в условиях резко ослабленного освещения, ассимиляционная часть кроны состоит исключительно из теневой хвои, причем масса ее очень незначительная и, скорее всего, работает с отрицательным балансом, особенно в самой нижней части горизонта, где процесс отмирания частей растений уже явно преобладает над их новообразованием и которую можно обособить в четвертый биогеогоризонт фотосинтеза первого яруса.

В сосновом насаждении в условиях, аналогичных ельнику и примерно того же возраста, кроновая часть протяжением всего 7—8 *м* дифференцирована только на два биогеогоризонта — верхний, протяжением около 5 *м*, с массой молодых побегов и хвои, вдвое превышающих массу их в нижнем горизонте кроны (на погонном метре слоя кроны), и нижний, протяжением около 3 *м*, со значительной массой сухих крупных сучьев и сильно уменьшенным количеством хвои и молодых побегов.

Изучение стратификации биогеоценозов и выявление и анализ особенностей биогеоценотических горизонтов имеет разностороннее значение. Оно позволяет вскрыть: сложность вертикального размещения и взаимодействия масс живых и косных тел биогеоценоза; закономерности вертикального строения, нарастания и фракционного состава фитомассы и ее связей с режимами света, тепла, влажности, работой фауны; закономерности изменения интенсивности физиологических процессов на разных высотных уровнях; место и роль отдельных слоев биогеоценотической толщи в обменных процессах с другими частями биогеоценоза, например в обмене отдельных биогеогоризонтов фотосинтеза с почвой и ряд др.

Выявление биогеогоризонтов существенно и для решения научно-организационных вопросов изучения биогеоценотических систем, например для обоснованного размещения аппаратуры, регистрирующей ход различных метеоров, физических свойств почв, концентрации углекислого газа и др.

Специального внимания требует учет и изучение структурных образований биогеоценоза, не входящих в представления о биогеоценотических парцеллах и биогеогоризонтах. В лесных биогеоценозах, например, очень большое значение имеют лежащие на земле мертвые стволы древесных пород и пни. Они являются непременными и специфическими участниками материально-энергетического обмена между лесным фитоценозом и почвой, но, в отличие от более или менее равномерно распределенного по площади мелкого материала лесных подстилок, они значительно приподнимаются над общей поверхностью мертвого покрова, разрушаются гораздо медленнее мелкого опада, существенно разнообразят микросреду и распределение живых организмов. На них формируются специфические группировки из подроста древесных пород, трав, мхов, лишайников, колоний дереворазрушающих грибов, разнообразных насекомых и других беспозвоночных. Эти микроструктуры лесных биогеоценозов весьма разнообразны, поскольку стволы, на которых они развиты, принадлежат к разным древесным породам, имеют разный размер, разный возраст, различную степень разложения древесины, очень неоднородны по влажности, химизму и др. Крайне желателен точный учет количества и состояния таких структурных образований во всех исследуемых лесных биогеоценозах. В структурной организации лесных биогеоценозов наблюдается еще одно интересное и важное явление, обусловленное дифференцирующим действием древесных растений,— анизотропность подстилок и верхних слоев почвы по мере удаления от стволов деревьев. Явление это изучалось многими исследователями и в той или иной выраженности свойственно любому лесу. Оно обнаруживается че-

рез изменение запасов подстилок, мощности верхних генетических горизонтов почвы, содержания гумуса, азота, обменных оснований, величины pH и ряда других свойств (Травникова, 1961; Соболев, 1963; Мина, 1965; Карпачевский, Киселева, 1968; Карпачевский и др., 1971). По мере удаления от стволов деревьев обнаруживаются четкие изменения и в животном населении почв (Чернова, 1972), и в биологической активности почвенных микроорганизмов (Носова, Дылис, 1972). В связи с отмеченным необходимо методику изучения лесных биогеоценозов строить с учетом обнаруженной анизотропности почвенного покрова, в частности почвенные разрезы лучше всего делать в виде траншей от ствола к стволу, по радиусу, в этом же направлении надо размещать и площадки по учету опада, подстилок, животного населения почв и т. п.

Очень существенно исследование структур, связанных с группировками эпифитной растительности на стволах и ветвях древесных растений. Вместе с массой топически и трофически связанных с ними консументов и деструкторов и поверхностным слоем коры, удовлетворяющим потребности зеленых растений в минеральном и водном питании, эти структуры значительно усложняют общую организацию лесных биогеоценозов и во многих случаях играют весьма заметную роль в общем строении и функционировании биогеоценотических систем (например, в лесах юга Дальнего Востока). Учет таких структур с количественной оценкой их участия в материально-энергетическом обмене биогеоценоза тоже должен быть включен в программу исследований.

Большой интерес представляют и некоторые зоогенные структуры, наподобие земляных выбросов крота в лесах и на лугах, или муравьиных куч, нор зверей и гнезд птиц (особенно колониального характера). Как показали исследования Б. Д. Абатурова (1966 и др.) в Малинском стационаре Лаборатории биогеоценологии Ботанического института АН СССР, количество земли, выбрасываемой кротами на поверхность почвы в виде кучек, достигает 13 т/га в год, а в некоторых типах лиственных лесов выбросы крота разных лет занимают до 50% поверхности почвы. Выбросы являются очень своеобразными микрозонами жизни и биогеоценотического обмена между некоторыми группами растений (мхи) и почвой и существенно разнообразят и усложняют строение биогеогоризонтов почвенной толщи. Учет количества подобных образований, их размеров и массы в сопровождении анализа физико-химических свойств выброшенной на поверхность земли, хода ее зарастания и развития на ней нового почвенного профиля тоже должны найти себе место в программе изучения структурной организации биогеоценотических систем.

Как уже говорилось выше, все структуры биогеоценоза — явления динамичные как в физическом, так и в функциональном плане. Они возникают, развиваются и могут разрушаться на разных стадиях под влиянием как внешних, так и внутренних причин. Например, часть кроны деревьев в лесу, в определенный момент образующая верхний биогеогоризонт фотосинтеза, через 10—15 лет будет формировать уже один из нижних биогеогоризонтов ослабленного фотосинтеза или превратится просто в зону мертвых сучьев и стволовой аккумуляции. Свалившийся на землю в лесу ствол погибшего дерева тоже пройдет под действием физико-химических и биологических агентов ряд этапов превращения прочной древесины в трухлявую массу с соответствующей сменой на ней животных, грибов, бактерий и синузий высших растений.

В связи с этим при изучении структуры и функционирования биогеоценотических систем необходимо обеспечить такой подбор возрастных состояний отмеченных выше структурных образований биогеоценозов, чтобы любую выделенную при изучении структуру можно было охарактеризовать в ее изменениях и развитии.

Говоря о структурно-функциональной организации биогеоценотических систем, нельзя не остановиться еще на изучении так называемых

консорций. Под последними, согласно Е. М. Лавренко (1959), В. В. Мазингу (1966) и Т. А. Работнову (1969), понимаются объединения популяций самостоятельно существующих автотрофных растений со всеми организмами других видов, с которыми они в пределах одного биогеоценоза связаны пищевой связью или топически.

Проблема консорций — проблема многоплановая и эмпирически еще слабо разработанная, несмотря на всю свою важность для экологии, эволюционного учения, геоботаники, зоологии и др. С биогеоценотической точки зрения консорции привлекают внимание как системы, отражающие разнообразие путей перемещения и трансформации вещества и энергии от первичных продуцентов биогеоценоза ко всем в нем участвующим консументам и деструкторам. К сожалению, натурное исследование консорций до сих пор еще носит отрывочный характер и фактические данные о них чрезвычайно ограниченны. Изучаются не консорции во всем разнообразии их прямых и опосредованных связей, а отдельные звенья, ограниченные двумя-тремя непосредственно связанными консортами (цветки — насекомые опылители, дерево — насекомые ксилофаги, животное — внутренние паразиты и т. д.). В биогеоценологическом плане исследование консорций должно состоять из установления разнообразия консорций и определения значимости каждой из них в общей структурно-функциональной организации изучаемых биогеоценозов. Совершенно необходима также расшифровка внутренней структуры консорций, в частности их консортного состава, порядка в размещении консортов в пищевых цепях, масштаба, формы и продолжительности действия отдельных консортов, а также последствий их деятельности на других членов консорции и консорцию в целом. Важным моментом работы надо считать еще выявление групп консортов, функционально связанных не с растением в целом, а с определенными его органами — цветками, плодами, листьями, корнями, стеблем. Значение таких групп очень неодинаково не только для центрального вида консорции — зеленого растения, но и для общей структурно-функциональной организации биогеоценозов, поскольку участники одних групп воздействуют преимущественно на ход газообмена, другие — на миграцию минеральных веществ, третьи (через образование или разрушение диаспор) — на сохранение или изменение видовой структуры растительного компонента и т. п. Большой интерес представляет исследование пространственного размещения отдельных консортов и консортных групп в увязке с дифференциацией биогеоценотических горизонтов и общей стратификацией биогеоценозов. Это может решаться или прямой фиксацией консортов в пространстве биогеоценоза, или косвенно, через учет их «работы», например через учет повреждений, наносимых фитофагами или паразитами центральному виду консорции, как это было показано, например, на анализе повреждений листьев на разных высотных уровнях в кронах древесных пород (Dylis, 1971). Наряду с констатацией состава и структуры консорций в биогеоценотических системах очень важно раскрытие механизмов, регулирующих взаимоотношение различных консортов друг с другом, как это, например, сделано в работах А. С. Исаева и Г. И. Гирс (1965) и А. С. Исаева и Е. С. Петренко (1968), посвященных биохимическим основам взаимоотношений деревьев с насекомыми-ксилофагами. Исключительное значение представляет исследование консорций в плане их сезонной погодичной и сукцессионной динамики, обусловленной изменениями во времени свойств как консортов, так и внутренней экологической обстановки биогеоценоза.

Изучение консорций в указанных направлениях возможно только при условии совместной, одновременно и на одних объектах осуществляемой работы различных специалистов — геоботаников, микологов, физиологов растений, зоологов (по всем важнейшим группам животных), микробиологов, протистологов, биохимиков и др. Для отдельных исследователей изучение консорций — непосильная задача.

В связи с тем что число консорций в биогеоценозах, как правило, очень велико и все их разнообразие сразу исследовано быть не может, рационально изучение консорционной структуры биогеоценозов начинать с выявления и анализа консорций, основу которых образуют растения эдификаторных синузий и растения синузий, специфичных (дифференциальных) для изучаемых типов биогеоценозов. Но и при таком ограничении исследование консорций остается процессом очень трудоемким, поскольку консортный состав любой видовой ценопопуляции, а особенно его количественное выражение, нередко сильно варьирует от растения к растению. Кроме того, надо помнить, что в идеале изучение консорций в биогеоценотических целях должно сопровождаться энергетической оценкой потоков веществ, идущих по пищевым цепям от консорта к консорту.

Среди механизмов, регулирующих структурно-функциональную организацию биогеоценотических систем, наряду с консортивными зависимостями и периодическими или направленными изменениями внешнего материально-энергетического фона, надо отметить еще огромное значение в этом отношении взаимоотношений организмов, обусловленных не кормовыми зависимостями, а трансформацией условий жизни одними организмами для других. Они могут быть как между особями одного вида, так и разных, т. е. иметь характер внутривидовых и межвидовых отношений. Особенно важны для функционирования и структуры биогеоценозов внутривидовые и межвидовые отношения растений, поскольку растительность во всей системе компонентов биогеоценоза, их связях и работе занимает узловое положение и изменения в ее составе, строении и свойствах, возникающие под влиянием взаимных отношений видов, синузий, ярусов, влекут за собой более или менее адекватное изменение свойств, структуры и функционирования остальных компонентов биогеоценоза. Подробно значение этих взаимоотношений и методы их изучения освещаются ниже в специальной главе.

Структурно-функциональная организация биогеоценотических систем определяется и контролируется не только внутренними взаимодействиями их материальных компонентов, но и окружающей физико-географической средой. Особенно важное организационное значение имеют гидротермические режимы. Вся ритмика внутреннего метаболизма биогеоценозов адекватна ритмике тепла и увлажнения. В связи с этим любой анализ структуры и функционирования биогеоценотических систем должен начинаться с установления ритмики и количественного выражения режимов тепла и влаги в районе исследований. Конечно, не могут быть забыты воздействия на организацию исследуемых биогеоценозов и таких факторов внешней среды, как понижение базиса эрозии (особенно для долинных биогеоценозов), молодые эпейрогенетические поднятия или опускания участков суши, сильные ветры постоянных румбов (особенно на побережьях морей и в высокогорьях), характер почвообразующих горных пород и др.

Немного найдется сейчас систем (как на суше, так и водных), структурно-функциональная организация которых не испытывала бы того или иного (прямого или косвенного) воздействия со стороны человеческого общества. Очень часто это воздействие значительно перекрывает влияние факторов физико-географической среды и сплошь и рядом сопровождается коренной перестройкой всей структуры, всех связей и метаболизма биогеоценозов. Определение формы этих воздействий, их направленности, глубины, продолжительности, масштаба — естественная и непременная задача при изучении структуры и работы биогеоценотических систем.

ГЛАВА III

ИЗУЧЕНИЕ АТМОСФЕРЫ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

НЕКОТОРЫЕ ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ И ПОСТАНОВКА ЗАДАЧИ

Рассмотрим прежде всего некоторые представления о деятельном слое БГЦ[1]. Известно, что понятие «деятельный слой» впервые ввел в метеорологию А. И. Воейков (1904), который имел в виду зону теплооборота в верхних слоях земной коры. Он обратил внимание также на то, что при наличии растительного покрова на земной поверхности условия прихода и расхода тепла в деятельном слое весьма сложны и в случае достаточно сомкнутого растительного полога поверхность фитомассы (главным образом листвы) выступает в качестве некоей «внешней деятельной поверхности». Эти положения Воейкова без принципиальных изменений принимаются и в настоящее время. Деятельный слой БГЦ включает в себя весь полог растительности, а также верхний горизонт почвы. Верхней границей этого слоя является средняя высота растительного покрова, а положение нижней границы в значительной мере условно. Так, например, если мы изучаем закономерности водно-теплового режима во всей системе «почва — растение — атмосфера», то целесообразно за нижнюю границу деятельного слоя принимать гипотетическую границу распространения корневой системы растений. Последняя, как известно, может колебаться в достаточно широких пределах. При рассмотрении задачи о радиационно-тепловом режиме самого полога РП[2] или верхнего слоя почвы нижнюю границу деятельного слоя можно определить глубиной затухания суточной температурной волны в почве, т. е. глубиной 20÷40 *см*. Внутри деятельного слоя БГЦ естественно выделить два подслоя — собственно растительный полог и верхний горизонт почвы, причем в верхнем (растительном) подслое, в свою очередь, можно наметить отдельные генетические уровни, обусловленные биогеоценотической стратификацией растительного полога.

Внутри деятельного слоя, особенно растительного подслоя БГЦ, складывается своеобразный физический режим приземной атмосферы, который резко отличен от такового на открытых пространствах. Главная черта деятельного слоя БГЦ в этом смысле состоит в том, что потоки субстанций (тепла, количества движения, влаги и других примесей) внутри этого слоя не остаются постоянными, а резко меняются по вертикали из-за взаимодействия энергетических потоков с фитоэлементами. При этом, как показывают микрометеорологические и актинометрические исследования, обнаруживается известная универсальность в законах ослабления осредненных потоков радиационной и турбулентной энергии в слое РП.

Физические параметры деятельного слоя БГЦ обусловливают формирование микроклиматического режима внутри полога растений. Хорошо известно, что если растительный компонент БГЦ данного региона является в значительной мере функцией макро- и мезоклиматических условий, то, наоборот, микроклимат данного фитоценоза является тесной функцией его типа и структуры. Микроклимат растительного полога —

[1] БГЦ — биогеоценоз.
[2] РП — растительный покров.

фитоклимат — представляет собой своеобразный режим метеорологических элементов той части приземного слоя атмосферы, которая расположена внутри растительного сообщества. Фитоклимат слагается под воздействием двух факторов — общих метеорологических условий данной местности, а также особенностей геометрической структуры (архитектуры) данного ценоза. Оба эти фактора обусловливают характер взаимодействия энергетических потоков с элементами фитомассы, в результате чего формируются разные типы фитоклимата.

Таким образом, изучение механизмов этого взаимодействия, т. е. механизмов прямой и обратной связи в системе «приземный слой атмосферы — фитоценоз», от которых зависят динамика и продуктивность РП, можно рассматривать как одну из главных задач изучения климатического звена БГЦ. Такая постановка проблемы одновременно весьма актуальна для современной физической климатологии и ее важного раздела — физической фитоклиматологии, который получил интенсивное развитие за последнее время в теоретическом и экспериментальном отношении (Раунер, 1972; Менжулин, 1973).

Весьма важная задача изучения энергетики биогеоценоза с позиций современной физической климатологии заключается также в количественной оценке закономерных различий компонентов радиационно-теплового баланса и характеристик микроклимата между отдельными БГЦ в данной природной зоне и получение соответствующих обобщений для различных ландшафтных зон на земной поверхности. В применении к лесным БГЦ речь может идти, в частности, о широко известной проблеме гидроклиматического и водорегулирующего влияния лесов. Известный прогресс, достигнутый за последние годы в решении этой проблемы благодаря применению теории и эксперимента, базирующихся на использовании концепций энергетического баланса, требует дальнейшего развития исследований в этом направлении, которое имеет большое практическое значение. Весьма важны и актуальны такие исследования в области пространственной изменчивости компонентов радиационно-теплового баланса естественных травостоев и агробиогеоценозов, особенно для природных зон с интенсивным развитием сельскохозяйственного производства.

ТЕОРЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ МЕТОДА ЭНЕРГЕТИЧЕСКОГО БАЛАНСА

Успех комплексных биогеоценотических исследований по всем слагающим компонентам биогеоценоза зависит от выбора метода, его совершенства, возможности широкого применения в различных условиях природной среды при обязательном сохранении строгости и корректности постановки и проведения экспериментов. Современные метеорологические исследования в естественных условиях базируются на применении уравнений радиационного и теплового балансов, которые являются частными формулировками всеобщего закона сохранения и превращения энергии применительно к системе земная поверхность — атмосфера. Спецификой таких исследований в случае растительного покрова должны быть анализ и решение указанных уравнений, отражающих баланс лучистых и тепловых потоков для различных поверхностей и ярусов внутри растительного покрова, а также поверхности почвы под его пологом.

Уравнение радиационного баланса

Уравнение радиационного баланса отражает приходо-расход лучистой энергии Солнца и теплового излучения Земли и атмосферы. В общем виде для всего деятельного слоя на уровне H оно может быть запи-

сано следующим образом:

$$S + q + \varepsilon_a - (r_к + r_д + \varepsilon_з) = R, \quad (1)$$

где: S — прямая радиация от Солнца; q — рассеянная радиация небесного свода и облаков ($S+q=Q$ — суммарная радиация), ε_a — тепловое излучение атмосферы, $r_к$ и $r_д$ соответственно коротковолновая солнечная радиация и длинноволновое излучение, отраженное от подстилающей поверхности, $\varepsilon_з$ — собственное излучение земной поверхности. Сумма первых трех членов в левой части представляет приход энергии, сумма вторых трех членов — ее расход. Разность прихода — расхода R называется радиационным балансом, что не вполне точно. Иногда величина R называется остаточной (эффективной) радиацией.

Если ввести некоторый параметр — коэффициент отражения — альбедо — для коротковолновой $A_к$ и длинноволновой $A_д$ радиации, то можно представить уравнение (1) в другом, часто употребляемом виде:

$$Q(1 - A_к) - \varepsilon_{эф} = R, \quad (2)$$

где $A_к = \frac{r_к}{Q}$; $\varepsilon_{эф} = \varepsilon_з - (1 - A_д)\varepsilon_a$; $A_д = \frac{r_D}{\varepsilon_a}$.

Величина $Q(1-A_к)$ является так называемой поглощенной радиацией ($1-A_к$ — коэффициент поглощения) или балансом коротковолновой радиации $R_к$; $\varepsilon_{эф}$ — эффективное излучение равно с обратным знаком балансу длинноволновой радиации $R_д$. Таким образом, величина радиационного баланса R может рассматриваться так же, как сумма величин $R_к$ и $R_д$:

$$R = R_к + R_д. \quad (3)$$

Коэффициенты $A_к$ и $A_д$ меняются в естественных условиях по-разному: — альбедо $A_к$ изменяется в весьма широких пределах: 0,05—0,90 в зависимости от типа поверхности и метеорологических условий. Величина $A_д = 1 - \alpha_д$ ($\alpha_д$ — поглощательная способность для теплового излучения) изменяется в довольно узких пределах 0,0÷0,10), так как коэффициент $\alpha_д$, равный по закону Кирхгофа относительной излучательной способности, мало отклоняется от единицы для большинства природных объектов.

В случае многоярусного растительного покрова целесообразно составлять уравнения для основных генетических уровней, в первую очередь для поверхности почвы (снега) под пологом растительности:

$$R_п = R_{кп} + R_{дп}. \quad (4)$$

Беря разность (3) и (4), можно получить уравнение радиационного баланса всего слоя растительности [1]:

$$R = \overline{R}_к + \overline{R}_д, \quad (5)$$

которое может быть также записано в более развернутом виде, согласно общему уравнению (1). Аналогичные соотношения можно составить и для других генетических слоев растительного полога (Раунер, 1965; Руднев, 1970).

Уравнение теплового баланса

Для внешней границы деятельного слоя можно записать следующее уравнение, которое обусловливает баланс тепловых потоков на уровне H:

$$R = P + LE_\Sigma + B_\Sigma + lF, \quad (6)$$

[1] Здесь и далее черта сверху означает осреднение.

здесь P — явный турбулентный теплообмен всего деятельного слоя с атмосферой; LE_Σ — затраты и выделение тепла, связанные с фазовыми превращениями (испарение — возгонка, конденсация — сублимация), т. е. — поток «скрытой теплоты»; B_Σ — теплообмен в почве и в фитомассе; lF — затраты и выделения тепла при фотохимических процессах; L — скрытая теплота фазовых переходов ($L=600$ *кал/г* при испарении — конденсации; $L=680$ *кал/г* при возгонке и сублимации); l — константа ассимиляции — дыхания (см. ниже). В уравнении (6) не учтены затраты и выделения тепла при таянии — замерзании, которые за отдельные периоды могут достигать значительных величин, а также некоторые другие второстепенные компоненты. Уравнение (6) показывает, что величина остаточной радиации R расходуется на процессы скрытого и явного теплообмена между деятельным слоем и атмосферой.

По аналогии с изложенным можно составить уравнение теплового баланса на поверхности почвы (снега) под пологом растительности:

$$R_п = P_п + LE_п + B_п, \tag{7}$$

здесь $P_п$ — турбулентный теплообмен между поверхностью почвы и воздухом; $E_п$ — испарение с поверхности почвы (снега); $B_п$ — тепловой поток через поверхность почвы (снега).

Беря разность соотношений (7) и (6), получаем уравнение теплового баланса для слоя растительности:

$$R = P - P_п + L(E_\Sigma - E_п) + B_д + lF_д, \tag{8}$$

где $L(E_\Sigma - E_п)$ — затраты тепла на транспирацию $E_т$ и испарение осадков, перехваченных растительным пологом; $B_д$ — изменение теплосодержания всего слоя растительной массы; $lF_д$ — затраты и выделения тепла при фотохимических процессах в слое растительного полога. В уравнении (8) не учитываются члены, определяющие изменение тепло- и влагосодержания слоя воздуха внутри растительного полога, так как они весьма невелики.

Уравнение баланса углекислоты

Уравнение баланса потоков углекислоты для системы почва — растительный полог — приземный слой атмосферы может быть представлено в следующем виде:

$$F_а - (F_п + F_н) = \Phi_\Sigma \tag{9}$$

(принят знак „—“ для потоков, направленных вверх).

Здесь $F_а$ — поток CO_2 из воздуха к растительному пологу; $F_п$ — поток CO_2 из почвы (включая поток за счет дыхания подземной части фитомассы); $F_н$ — поток CO_2 за счет дыхания надземной части фитомассы; Φ_Σ — суммарный фотосинтез всего слоя РП, так называемый брутто-фотосинтез, который равен алгебраической сумме всех потоков CO_2, входящих в РП; из уравнения (9) можно получить также

$$\Phi_\Sigma + F_а = \Phi_{ист} = F_а - F_п, \tag{10}$$

где $\Phi_{ист}$ — чистый (истинный) фотосинтез, для оценки которого необходимо знать тот поток углекислоты, который выделяется растениями одновременно с фотосинтезом за счет фотодыхания и должен принимать участие в процессе ассимиляции.

Коэффициент обмена и вертикальные потоки субстанций

Рассмотрим подробнее величины коэффициентов турбулентности и потоки количества движения, тепла, влаги и CO_2.

Коэффициент турбулентности. Величина коэффициента турбулентного обмена $A[г/см \cdot сек]$ и коэффициента турбулентности $k=A/\rho$ $[см^2/сек]$ является важнейшей характеристикой турбулентного режима атмосферы. Он непосредственно связан с величинами пульсации скорости ветра. В свою очередь, пульсации определяют величину, так называемые пути смешения $\bar{l}$, которая, как нетрудно показать на основании достаточно строгих физических рассуждений, зависит от высоты над поверхностью земли и от характеристик ее неровностей:

$$\bar{l} = \varkappa(z + z_0), \tag{11}$$

где $\varkappa$ — константа Кармана (0,38÷0,45); z_0 — параметр шероховатости. В свою очередь, величина коэффициента турбулентности для количества движения $k_м$ определяется из следующего выражения:

$$k_м = \bar{l}^2 \frac{du}{dz}, \tag{12}$$

где $\frac{du}{dz}$ — вертикальный градиент средней скорости горизонтального потока (ветра).

Из общих представлений полуэмпирической теории турбулентности известно, что величина коэффициента турбулентности зависит от условий термической стратификации (устойчивости) атмосферы:

$$k = k_0 \sqrt{1 + a\mathrm{Ri}}, \tag{13}$$

где Ri — число Ричардсона, которое имеет два значения — так называемое динамическое $\mathrm{Ri}_д$ и градиентное $\mathrm{Ri}_г$ (Зилитинкевич, 1970); k_0 — коэффициент турбулентности при нейтральной стратификации

В свою очередь:

$$\mathrm{Ri}_г = \frac{k_р}{k_м} \cdot \mathrm{Ri}_д = \frac{g}{\theta} \cdot \frac{\frac{dT}{dz}}{\left(\frac{du}{dz}\right)^2}, \tag{14}$$

где g — ускорение силы тяжести; θ — потенциальная температура; $k_р$, $k_м$ — коэффициенты турбулентности соответственно для потока тепла и количества движения; в случае, когда $k_р = k_м$, $\mathrm{Ri}_г = \mathrm{Ri}_д$. Специальные исследования режима турбулентности в приземном и приводном слое атмосферы показывают, однако, что соотношение $k_р/k_м$ не является постоянным и равным единице и зависит от условий термической устойчивости. По данным Зубковского (1967), величина $k_р/k_м$ менялась от 0,8 при безразличной стратификации до 1,4 при сильной термической неустойчивости, т. е. перенос количества тепла в этом случае происходит более интенсивно, чем количества движения.

Д. Л. Лайхтман и С. М. Пономарева (1969) произвели тщательное обобщение наиболее надежных экспериментальных данных по определению коэффициентов $k_р$ и $k_м$ за последние 10—12 лет в нашей стране и за рубежом. Было показано, что существует довольно четкая зависимость между соотношением $k_р/k_м$ и температурной стратификацией приземного слоя атмосферы. Приближенная аппроксимация этой зависимости выражается следующими простыми соотношениями:

$$\frac{k_р}{k_м} \approx \begin{cases} 0{,}8 & -0{,}03 < \frac{z}{L} < 0{,}10 \\ 3{,}2\left(\frac{z}{L}\right)^{0{,}35} & -0{,}08 < \frac{z}{L} < -0{,}03, \\ 3{,}0 & \frac{z}{L} < -0{,}08, \end{cases} \tag{15}$$

где z/L — аналог числа Ричардсона; L — масштаб длины Монина — Обухова (Монин, Обухов, 1954). Формула (15) отображает основные закономерности изменения соотношения коэффициентов турбулентности для потоков тепла и количества движения (обратное турбулентное число Прандтля) и термической стратификации в приземном слое. В устойчиво стратифицированном воздухе, в условиях безразличного равновесия и при слабой неустойчивости отношение $k_р/k_м$ практически не зависит от числа Ричардсона, причем величина $k_р$ составляет 0,8 от $k_м$. По-видимому, можно считать, что в этой области оба коэффициента практически одинаковы. В области резко выраженной неустойчивой стратификации отношение $k_р/k_м$ существенно возрастает, приближаясь к 3,0, после чего остается постоянным при значениях $z/L < -0{,}8 \div -1{,}0$.

Величину числа Ричардсона, как было показано Д. Л. Лайхтманом и Т. А. Огневой (1953), можно заменить некоторым упрощенным аналогом, удобным для вычисления:

$$\mathrm{Ri} \sim \mu \frac{\Delta T}{u^2}, \tag{16}$$

где μ зависит от высоты и параметра шероховатости; ΔT — разность температур между двумя соседними уровнями; u — скорость ветра на третьем уровне, находящемся между первыми двумя.

Укажем также, что коэффициент турбулентности может быть определен через структурные характеристики скорости ветра на основании следующего соотношения:

$$k \sim \bar{l}_w w', \tag{17}$$

здесь w' — величина вертикальной пульсации скорости ветра, которая заменяет горизонтальную пульсацию скорости ветра в выражении для турбулентной вязкости; $\bar{l}_w$ — путь смещения по вертикали.

С величиной среднего коэффициента турбулентности тесно связана интегральная характеристика турбулентной диффузии D (турбулентная проводимость), которая определяется из следующего выражения:

$$D = \frac{1}{\int_0^z \frac{dz}{k(z)}} \text{ [см/сек]}. \tag{18}$$

В отличие от коэффициента k, характеризующего турбулентный обмен на каком-либо заданном уровне, величина D по смыслу своего определения описывает интенсивность скорости обмена между двумя уровнями, в частности между поверхностью почвы и уровнем измерения. Для тонкого слоя Δz, в котором можно пренебречь изменением коэффициента турбулентности по высоте, т. е. принять $k(z) \sim \mathrm{const}$, из (18) нетрудно получить приближенное соотношение между k и D:

$$D \approx \frac{k}{\Delta z}. \tag{19}$$

Величина турбулентной проводимости обратна так называемому диффузионному сопротивлению данного слоя.

Используя уравнение теплового баланса деятельной поверхности и учитывая, что $P = aD\Delta T$ и $LE = bD\Delta e$, можно найти общее выражение для коэффициента скорости обмена:

$$D = \frac{R - B}{a(T_0 - T) + b(e_0 - e)} \text{ [см/сек]}, \tag{20}$$

здесь $a = 0{,}019$ и $b = 0{,}029$ (для снега: $b = 0{,}033$); T_0 — температура деятельной поверхности; e_0 — соответствующая ей упругость насыщения.

Формула (20) может широко использоваться при исследовании однородных поверхностей, таких, как снег, вода, увлажненная поверхность оголенной почвы. В этом случае величины T_0 и e_0 вполне определенны. Значительно сложнее обстоит дело с определением D для случая растительного покрова, где физический смысл T_0 не всегда вполне ясен.

Турбулентный поток тепла и количества движения. Согласно уравнению турбулентной диффузии, величина вертикального турбулентного потока тепла P описывается следующим соотношением:

$$P = \rho c_p k_p \left(\frac{dT}{dz} + \gamma \right), \tag{21}$$

где k_p — коэффициент турбулентности для потока тепла; dT/dz — производная от температуры по высоте (вертикальный градиент температуры); γ — сухоадиабатический градиент ($\gamma = 1°/100$ *м*); ρ — плотность воздуха ($1{,}29 \cdot 10^{-3}$ *г/см*^{3}); c_p — удельная теплоемкость воздуха при постоянном давлении, $c_p = 0{,}24$ *кал/г·град*.

Переход от производных к конечным разностям при логарифмическом распределении метеоэлементов с высотой осуществляется по общей формуле

$$\frac{di}{dz} = \frac{\Delta i}{\ln \frac{z_2}{z_1}} \cdot \frac{1}{z}, \tag{22}$$

где i — какой-либо метеоэлемент; z_1 и z_2 — уровни измерений; z — уровень, для которого вычисляется производная, причем $z \sim (z_1 + z_2)/2$; для скорости ветра при $z_1 = z_0$ величина разности $\Delta u = u_2$, поскольку принимается, что при $z_1 = z_0$ $u_1 = 0$.

С учетом написанных соотношений формулу для величин P можно преобразовать в удобный для расчетов вид:

$$P = \bar{a} \Delta T u \left(1 + b \frac{\Delta T}{u^2} \right) \left[\frac{кал}{см^2 \cdot мин} \right], \tag{23}$$

где

$$a = \frac{\varkappa^2 \rho c_p}{\ln \frac{z_3'}{z_2'} \cdot \ln \frac{z_1'}{z_0}}; \qquad b = \frac{\left(\ln \frac{z_1'}{z_0} \right)^2}{\ln \frac{z_3'}{z_2'}}, \tag{24}$$

причем в случае растительного покрова $z' = z - d$, где d — величина слоя вытеснения; индексы «2» и «3» относятся к уровням измерения температуры и «1» — к уровню измерения ветра, при этом часто $z_1' \approx (z_2' + z_3')/2$.

Величина вертикального турбулентного потока тепла P может быть получена на основании уравнения теплового баланса (т. е. определена по так называемой формуле теплового баланса):

$$P = \frac{(R - B)\,\Delta T}{\Delta T + 1{,}56\,\Delta e} \left[\frac{кал}{см^2 \cdot мин} \right], \tag{25}$$

где Δe — разность абсолютной влажности на тех же уровнях, что и ΔT. Единственным допущением при выводе соотношения (25) является условие равенства коэффициентов обмена для потоков тепла и влаги.

Вертикальный турбулентный поток тепла P может быть определен по пульсационным характеристикам скорости ветра и температуры:

$$P = \rho c_p \overline{w' T'}, \tag{26}$$

здесь T' — вертикальная пульсация температуры. Формула (26) по своему смыслу является эталоном для определения величины P, так как не содержит каких-либо принципиальных допущений. Следует, однако, учесть, что практическое вычисление пульсаций w' и T' основано на замене трудноопределяемых пространственных характеристик турбулентности временными, с учетом того, что пространственная структурная функция, соответствующая вектору, параллельному среднему ветру, и временна́я структурная функция тесно связаны между собой (принцип так называемой замороженной турбулентности).

Вертикальный поток количества движения M, или напряжение турбулентного трения, определяется через соответствующий коэффициент турбулентности и средний градиент скорости ветра:

$$M = \rho k_м \frac{du}{dz} = \rho V_*^2 \left[\frac{г}{см^2 \cdot сек}\right], \tag{27}$$

здесь V — так называемая динамическая скорость, равная $\varkappa z du/dz$.

На основании структурных измерений ветровых характеристик воздушного потока величина M может быть получена так же, как корреляция вертикальной и горизонтальной пульсации скорости ветра:

$$M = \rho\overline{u'w'}. \tag{28}$$

Причем величины u' и w' связаны между собой простым соотношением $w' = \tilde{a}u'$, где $\tilde{a}$ — коэффициент анизотропности, зависящий от высоты, стратификации и свойств подстилающей поверхности.

Турбулентный влагообмен (затраты тепла на испарение). Величина вертикального потока влаги в атмосферу на основании уравнения турбулентной диффузии выражается соотношением:

$$E = \rho k_E \cdot \frac{dq}{dz}, \tag{29}$$

где dq/dz — вертикальный градиент удельной влажности воздуха. Для практических расчетов по методу турбулентной диффузии применяется соотношение, аналогичное (24), в котором значение удельной влажности q заменено абсолютной:

$$LE = 1{,}56\, a \Delta e_{2-3} \cdot u\left(1 + b\frac{\Delta T}{u^2}\right)\left[\frac{кал}{см^2 \cdot мин}\right] \tag{30}$$

см. обозначения в формуле (24).

Из уравнения теплового баланса величина затраты тепла на испарение находится по следующему соотношению:

$$LE = \frac{(R - B)\,\Delta e}{\Delta e + 0{,}64\,\Delta T}\left[\frac{кал}{см^2 \cdot мин}\right]. \tag{31}$$

Причем значения LE в $[кал/см^2 \cdot мин]$ численно равны E $(мм/час)$; R и B измеряются в $[кал/см^2 \cdot мин]$.

Как показала Т. А. Огнева (1965), относительные ошибки вычисления P по формуле (25) оказываются несколько ниже, чем при вычислении LE по формуле (31) при тех же значениях погрешностей в величинах $R—B$, Δe и ΔT. В связи с этим величину LE целесообразно также находить по замыканию уравнения теплового баланса:

$$LE = R—B—P,$$

в котором величина турбулентного теплообмена P вычислена по формуле (25).

Вертикальный поток влаги E, по аналогии с потоком тепла и количества движения, может быть определен на основании структурных харак-

теристик турбулентного движения:

$$E = \rho\overline{w'q'}, \tag{33}$$

здесь q' — отклонение мгновенной концентрации водяного пара (удельной влажности) от некоторого среднего значения $\bar{q}$.

Теплообмен в деятельном слое. При наличии слоя растительности, над поверхностью почвы (или снега) тепловой поток B_Σ в общем уравнении теплового баланса (8) складывается из двух величин: теплообмена в почве (снежном покрове) $B_п$ и изменения теплосодержания слоя растительной массы $B_д$:

$$B_\Sigma = B_д + B_п. \tag{34}$$

Поток тепла $B_п$ через поверхность почвы за единицу времени выражается следующей формулой:

$$B_п = -\lambda\frac{dT}{dz}, \tag{35}$$

где λ — коэффициент теплопроводности; dT/dz — производная от температуры по глубине z на поверхности почвы при $z \to 0$. Определение величины dT/dz по этому уравнению, как известно, встречает затруднения в связи с необходимостью нахождения $dt/dz|z=0$. Поэтому можно найти поток тепла $B_п$ из решения уравнения теплопроводности:

$$\rho_п \cdot c_п \cdot \frac{dT}{d\tau} = -\frac{dB_п}{dz}, \tag{36}$$

здесь $\rho_п$ — плотность почвы; $c_п$ — удельная теплоемкость почвы; $dT/d\tau$ — производная от температуры по времени.

Интегрируя (36) по z в пределах от $z=0$ до $z=h$, получим:

$$B_п = B_h + \int_0^h \rho_п c_п \frac{dT}{d\tau} \cdot dz, \tag{37}$$

т. е. поток тепла $B_п$ представляет собой поток тепла в глубь почвы B_h на уровне $z=h$ и изменение теплосодержания вышележащего слоя o—h, описываемого вторым слагаемым. Величина B_h может быть найдена по формуле (35), с заменой производной dT/dz конечной разностью $\Delta T/\Delta z$. Удобство определения величины $B_п$ по формуле (37) заключается также в том, что толщина слоя o—h может быть выбрана с таким расчетом, что поток B_h окажется весьма малым по сравнению с $B_п$; последняя величина, таким образом, будет практически равна теплосодержанию слоя почвы, определение которого не встречает затруднений.

Глубина h может быть принята для большинства случаев без большой погрешности равной 20 *см*. Для оголенных поверхностей, при больших величинах радиационного баланса, глубина $h \simeq 20$ *см*, однако, явно недостаточна. Согласно данным А. В. Павлова (1965), в этом случае толщина расчетного слоя o—h должна быть не менее 60 *см*, чтобы ошибка в суточных суммах $B_п$ была незначительной.

Расчет теплоаккумуляции в слое растительности основан на следующих упрощенных соображениях (Baumgartner, 1956; Раунер, 1962). Если разделить весь запас растительной массы V ($м^3$) на площадь ее произрастания ($м^2$), то мы получим некоторый слой толщиной $z_д$, условно принимаемый за слой, в котором происходит теплооборот. Между величиной $z_д$ и запасом биомассы, выражаемой обычно в $м^3/га$, существует очевидное соотношение:

$$z_д\,[см] = 10^{-2} V \left[\frac{м^3}{га}\right]. \tag{38}$$

Для недревесной растительности толщина этого слоя составляет доли сантиметра и поэтому вычисление $z_д$ вообще не имеет смысла. Для древесной растительности, согласно имеющимся данным лесной таксации, значение V может меняться в весьма широких пределах — от 10 до 10^3 *м³/га* в зависимости от показателя продуктивности насаждения. В соответствии с (38) это означает, что $z_д$ меняется от 0,1 до 10 *см*. Для взрослых древостоев среднего бонитета $z_д$ составляет величину порядка 2—3 *см*. Вычисление $B_д$ может быть произведено по изменению теплосодержания слоя $z_д$, т. е. по соотношению:

$$B_д = c_д z_д \cdot \frac{\Delta T}{\Delta \tau}\left[\frac{кал}{см^2 \cdot мин}\right], \tag{39}$$

здесь $\Delta T/\Delta\tau$ — прирост средней температуры слоя $\overline{T}$ за вермя $\Delta\tau$, причем $\overline{T}$ — относится приблизительно к середине слоя $z_д$, $c_д$ — объемная теплоемкость древесины при данной температуре и ее влажности.

Оценка потока $B_д$ по соотношению (40) является приближенной, так как, строго говоря, необходимо определять поток через поверхность древесной массы, имея данные о коэффициенте теплопроводности и температурном режиме в стволах и сучьях. Поскольку распределение этих характеристик в пространстве ценоза практически неизвестно, то нахождение $B_д$ таким способом встречает принципиальные трудности и приходится использовать упрощенную схему расчета, изложенную выше.

Турбулентный поток CO_2. Для потока углекислоты F на основании диффузионной формулы может быть записано по аналогии с (29) следующее выражение:

$$F = \alpha_c k \frac{dc}{dz}, \tag{40}$$

где α_c — некоторый коэффициент размерности, включающий плотность CO_2—ρ_c, c — концентрация CO_2 обычно в единицах *ppm*, причем $1 ppm = 10^{-6}$ [*см³* CO_2/*см³* воздуха]. Если поток CO_2 измеряется в [*г/см²·сек*], то при k, имеющем размерность [*см²/сек*], $\alpha_c = 0{,}18 \cdot 10^{-8}$; если F имеет размерность *мг/дм²·час*, которая весьма часто употребляется в физиологических измерениях, то величина $\alpha_c = 0{,}71$ (Будаговский, Карпушкин, 1969). Иногда бывает полезно оценить затраты скрытой теплоты, обусловленные потоком F за счет газообмена растений. Если принять, что константа ассимиляции $l = 2500$ *кал/г* (т. е. на образование 1 *г* углерода при фотосинтезе затрачивается $\sim 2{,}5$ *кал*), то можно получить следующее расчетное соотношение:

$$lF\,[кал/см^2 \cdot мин] = 0{,}43 \cdot 10^{-3} F\left[\frac{мг}{дм^2 \cdot час}\right]. \tag{41}$$

Следует, однако, иметь в виду, что результаты специальных калориметрических определений свидетельствуют о том, что величина l может довольно сильно варьировать для разных растений и для различных их органов и зависеть от условий их развития. Из формулы (41) вытекает также, что при средних характерных значениях интенсивности суммарного фотосинтеза посева 20 [*мг/дм²·час*] величина $lF \leqslant 0{,}01$ [*кал/см²·мин*], однако при очень высоких интенсивностях фотосинтеза 100 *мг/дм²·час* поток скрытой теплоты $lF \sim 0{,}03 \div 0{,}04$ [*кал/см²·мин*], т. е. становится сравнимым с тепловыми потоками в деятельном слое (Groom, 1968).

Для расчета потока углекислоты может быть использовано уравнение теплового баланса, решая которое совместно с уравнениями диффузии и принимая во внимание отношение Боуэна, можно получить (Гиршович, 1968):

$$F_a = 1{,}8 \frac{(R - B) \cdot \Delta c}{\Delta e + 0{,}48\,\Delta T}\left[\frac{г}{м^2 \cdot час}\right], \tag{42}$$

здесь R, B — тепловые потоки ($кал/см^2 \cdot мин$); Δc — перепад концентрации CO_2 в воздухе на двух высотах (в величинах *ppm* или $10^{-4}\%$); Δe и ΔT — разности абсолютной влажности и температуры. Формула (42), как и другие формулы этого же типа для потоков P, LE, справедлива для достаточно однородной поверхности, при условии равенства коэффициентов турбулентности для разных субстанций и при отсутствии сильно выраженной адвекции от какого-либо источника тепла, влаги или углекислоты. В противном случае необходимо введение соответствующих поправок для учета возникающих погрешностей.

Существует также принципиальная возможность определения величины F_a на основании пульсационных измерений (Inoue, 1963):

$$F_a = \rho_c \overline{w'c'}, \tag{43}$$

здесь c' — пульсации CO_2, т. е. отклонения мгновенных значений концентрации CO_2 от некоторых средних значений. Следует указать, однако, что при измерении вертикальных пульсаций c' встречаются большие технические трудности. Поэтому предлагаются несколько видоизмененные варианты «эталонного» определения потока F_a. В работе японских исследователей (Inoue a. oth., 1969) предлагается следующая расчетная схема. Поток F_a определяется из общего выражения:

$$F_a = \rho_c D (c_1 - c_2) = \rho D \Delta c, \tag{44}$$

где D — интегральный коэффициент переноса в некотором слое и определяемый согласно (18); $\Delta c = c_1 - c_2$ — разность концентрации CO_2 в этом слое. Преимущество в определении F по формуле (44) по сравнению с (40) очевидно, так как в первом случае, строго говоря, необходимо величину dc/dz и k определить для уровня, а не для слоя, что сопряжено с большими погрешностями. Для определения коэффициента D, в свою очередь, используются следующие очевидные соотношения:

$$D_м = \frac{M}{\rho \Delta u}, \tag{45}$$

$$D_р = \frac{P}{\rho \Delta T}, \tag{46}$$

здесь $D_м$ и $D_р$ — коэффициенты скорости обмена для количества движения и тепла, которые, как указывалось выше, в общем случае не равны между собой. Используя структурные соотношения (28) и (26) для потоков M и P и принимая, что $\overline{D \cdot \Delta c} = \overline{D} \cdot \overline{\Delta c}$, можно найти выражение для потока CO_2:

$$F_a = \rho c D_м \Delta c = \rho c \frac{\overline{u'w'} \Delta c}{\Delta u} \tag{47}$$

и

$$F_a = \rho c D_р \Delta c = \rho c \frac{\overline{w'T'} \Delta c}{\Delta T}. \tag{48}$$

Таким образом, вертикальный поток CO_2 определится на основании градиентных измерений CO_2, Δu, ΔT, а также пульсационных характеристик воздушного потока (u', w' и T'). Указанная схема представляет собой удачную комбинацию градиентного и пульсационного метода и обеспечивает достаточно надежное определение вертикального потока CO_2 над растительным пологом.

ОСНОВНЫЕ КОЛИЧЕСТВЕННЫЕ ФИТОМЕТРИЧЕСКИЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОЛОГА

Для анализа закономерностей физического режима атмосферы внутри растительности необходимо прежде всего иметь представление об особенностях фитогеометрии растительного полога, отдельных растений и их органов. К настоящему времени для ряда типов растительного покрова получены данные, характеризующие особенности вертикального распределения элементов фитомассы и их пространственной ориентировки. Основной характеристикой, используемой для оценки оптической плотности ценоза, является величина относительной площади листьев ω_1, представляющая собой отношение односторонней площади листа к единице площади насаждения. К этой величине следует добавить поверхность нелистовой, так называемой скелетной части растения ω_2 (ветви, побеги, ствол), причем в фитоактинометрии часто употребляется площадь их продольного (осевого) сечения (оптически эффективная поверхность), равная $1/\pi$ от общей поверхности неассимилирующих органов, обычно моделируемых цилиндрами (Росс, Нильсон, 1966).

Таким образом, общая относительная поверхность фитомассы $\omega=\omega_1+\omega_2$. Необходимо употребление величины плотности фитомассы, представляющей собой ее площадь, отнесенную к некоторому объему и, следовательно, имеющую размерность [1/*м*] или [1/*см*]. В зарубежной литературе эта характеристика часто именуется величиной Leaf area density (L. A. D.).

Величина оптической плотности растительного полога определяется следующим общим выражением:

$$\omega(z)=\int_0^z (l_1+l_2)\,dz. \tag{49}$$

Здесь $l_1=d\omega_1/dz$; $l_2=d\omega_2/dz$ характеризуют относительную площадь фитомассы в единичном слое соответственно для зеленой массы ω_1 и нелистовой части ω_2. Величина $\omega(z)$ представляет собой, таким образом, всю относительную площадь растительной массы, лежащую выше уровня z. В зарубежной литературе часто обозначается как leaf area index L. A. I. Величина $\tilde{z}$ — вертикальная координата — может быть представлена при этом как безразмерная характеристика:

$$\tilde{z}_1=zH, \tag{50}$$

$$\tilde{z}_2=1-z/\overline{H}, \tag{51}$$

где z — высота отсчета от поверхности почвы в абсолютных единицах (*м*, *см*) и $\overline{H}$ — средняя высота растительности (в тех же единицах).

Согласно (50) и (51), величина $\tilde{z}$ меняется от 0 до 1, причем в первом случае 0 (начало отсчета) лежит на поверхности почвы, а во втором случае — на верхней границе растительности.

Между величинами относительной площади фитомассы и ее плотностью существует очевидное соотношение:

$$LAI=\overline{H}(LAD).$$

Причем величина *LAD* рассматривается в этом случае как среднее арифметическое послойных значений *LAD* во всем слое $\overline{H}$. Например, если значение *LAD* составляли в четырех слоях, имеющих одинаковую толщину, соответственно 0,02 [1/*см*]; 0,03 [1/*см*]; 0,05 [1/*см*] и 0,02 [1/*см*], то при $\overline{H}=200$ *см* величина $LAI=(0{,}02+0{,}03+0{,}05+0{,}02)/4\cdot 200=0{,}03\cdot 200=6{,}0$.

Относительные характеристики фитомассы являются весьма полезным количественным показателем растительного полога. Однако они эффективны главным образом в тех случаях, когда полог растительности

однородный и непрерывный в пространстве. Для многих типов растительного покрова, например садовых плантаций или четко выраженных рядовых посевов древесных культур, целесообразно рассматривать фитометрические характеристики отдельных экземпляров растений. В этом случае, очевидно, величина *LAD* должна рассчитываться на единицу объема, занимаемого конкретным растением. В случае древесной растительности задача сводится к геометрическому моделированию кронового пространства отдельных или усредненных моделей для вычисления его объема. Известно (см. Хильми, 1957, и др.), что для некоторых осредненных условий в древесном ценозе кроновое пространство представляет собой тело вращения, ось которого перпендикулярна плоскости горизонта. Таким образом, предполагается, что ствол дерева строго перпендикулярен горизонтальной поверхности.

В реальных насаждениях такие условия могут выполняться прежде всего, если пренебречь эффектом гелиотропизма и другими факторами и рассматривать так называемую среднюю модель. Как показывают многочисленные наблюдения в естественных условиях, крона многих лиственных пород (дуб, береза, ольха), а также некоторых хвойных (сосна) имеет, как правило, хорошо выраженную веретенообразную форму. Для насаждений молодого возраста или загущенных характерна большая островершинность, а для более поздних стадий жизненного цикла или же для более разреженного ценоза типична округловершинность. Можно считать, что огибающая кроны в вертикальном сечении может быть аппроксимирована кривой второго или более высокого порядков. Весьма характерным видом такой кривой, с нашей точки зрения, является эллипс (Раунер, 1972), эксцентриситет которого может рассматриваться как показатель соотношения глубины $H-h$ и ширины кроны дерева r. Объем кронового пространства в этом случае соответствует эллипсоиду вращения, т. е. вращению эллипса вокруг вертикальной оси z, совпадающей с осью ствола. Расчетное соотношение принимает простой вид:

$$V_{кр} = 2\pi \int_0^{\frac{\overline{H}-h}{2}} r_1^2 \left[1 - \frac{z^2}{(\overline{H}-h)_1^2} \right] dz = \frac{\pi}{6} \cdot r^2 \cdot (\overline{H}-h) \approx 0,5 r^2 \cdot (\overline{H}-h), \quad (53)$$

где $r_1 = r/2$ и $(H-h)_1 = (H-h)/2$.

В случае сложной конфигурации кронового пространства представляется также целесообразным моделирование его верхней половины парабалоидом вращения. Для ели, как показал Г. Ф. Хильми (1957), объем кронового пространства может быть моделирован конусом. При этом для взрослого дерева объем пространства, в котором располагается зеленая масса, может быть получен как разность общего объема и объема внутреннего (малого) конуса, в котором расположены органы, практически лишенные хвои. Легко видеть, что при использовании (53) истинное значение *LAD* для кронового пространства будет в два раза больше, чем при вычислении по формуле (52), а для ели соответственно еще выше.

Интеграл (49) представляет собой нарастающую сумму относительной поверхности по вертикали, однако он не дает представления об особенностях пространственной ориентировки элементов растений. Для этой цели в теоретической фитоактинометрии (Росс, Нильсон, 1966) используется так называемое направление листовой нормали, которое характеризуется двумя координатами — углом наклона нормали θ, отсчитываемым от вертикальной оси, и азимутом нормали (f), отсчитываемым от севера (или юга) по часовой стрелке. В последнее время в целях упрощения вводится характеристика индекса угла наклона листовой поверхности, которая определяет меру отклонения изучаемой ориентации от равномерной, хаотичной. При $\varkappa = 0$ ориентация равномерна, при $\varkappa = -1$

преобладают листья вертикальной ориентации, а при $\varkappa=+1$ — листья горизонтальной ориентации (см. подробнее Росс, 1971).

В работах Куроивы и Монси (Kuroiwa, Monsi, 1963; Kuroiwa, 1968) предлагается использовать угол наклона листа ($0<\alpha<\pi/2$) по отношению к горизонтальной плоскости, а также угол его ориентировки β ($0\leqslant\beta\leqslant\pi$), отсчитываемый от горизонтальной проекции падающего солнечного луча.

Важной фитометрической характеристикой растительного полога является также соотношение поверхности листовой и нелистовой фракций, а именно отношение поверхности зеленой массы к общей поверхности $\nu_1=\omega_1/\omega$, сопряженная с ней величина $\nu_2=1-\nu_1=\omega_2/\omega$, характеризующая относительный вклад поверхности скелетной части ω_2 в общую поверхность, а также отношение $\nu_3=\omega_2/\omega_1$, показывающее доли нелистовой поверхности по отношению к поверхности зеленой массы. Величины ν_1, ν_2 и ν_3 являются важным фактором перераспределения лучистых и тепловых потоков внутри растительного полога.

Из других количественных характеристик геометрии растительного (особенно древесного) полога может применяться показатель относительной сквозистости полога $\bar{S}$ (Цельникер, 1969):

$$\bar{S}=\bar{S}_1+\bar{S}_2, \tag{54}$$

где: $\bar{S}_1$ — относительная площадь просветов между кронами деревьев и $\bar{S}_2$ — относительная площадь просветов между фитоэлементами внутри кроны дерева. Выражение (54), в свою очередь, может быть представлено через сомкнутость полога c ($\bar{S}_1=1-c$) и коэффициент ажурности ($\bar{S}_2=kc$):

$$\bar{S}=1-c+kc. \tag{55}$$

Причем величина k представляет собой по смыслу относительную площадь просветов при $c=1$ ($\bar{S}=k$), т. е. площадь просветов между фитоэлементами при полной сомкнутости. Величина k измеряется в долях единицы. Если представить $\bar{S}$ в виде:

$$\bar{S}=1-(1-k)c, \tag{56}$$

то величину $1-k=\bar{k}$ можно трактовать как коэффициент плотности кронового пространства.

В работе Ю. К. Росса (1972) был предложен также новый показатель — «индекс перекрытия», количественно учитывающий степень сомкнутости растительного полога и неоднородность распределения отдельных растений в некотором объеме.

ХАРАКТЕРИСТИКИ ЭНЕРГЕТИЧЕСКОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА И ТРАНСПИРАЦИИ

Для количественной оценки биогеофизических факторов продукционного процесса БГЦ, которые могут быть использованы при рассмотрении структуры и функционирования БГЦ, для сопоставления их между собой по эффективности использования радиации и влаги и для других целей могут быть рекомендованы следующие характеристики.

1. Фотосинтетический коэффициент полезного действия солнечной радиации (КПД фотосинтеза):

$$\eta_S=\frac{l\Delta m}{Q(\bar{H})\cdot\pi(Q)}100\,\%, \tag{57}$$

здесь l — так называемый энергетический эквивалент фотосинтеза (*кал/г*), т. е. количество энергии солнца в области ФАР, связанное в процессе фотосинтеза, при котором образовалась органическая продукция фитомассы Δm (в сухом весе, *г/см*^{2}).

Величина l, строго говоря, не константа и варьирует в некоторых пределах (см., например, Lieth, 1968, и др.) в первую очередь между травянистыми и древесными типами растительности. Согласно оценкам Лита (Lieth, 1968), характерное значение l для травянистой растительности составляет ≈ 4000 *кал/г*, тогда как для древесной растительности он заметно выше (~ 4700 *кал/г*). $Q(\overline{H})$ — величина суммарной радиации в области ФАР над РП (или на ближайшей метеостанции). Величина $\pi(Q)$ характеризует так называемую функцию поглощения в растительном покрове, которая может быть вычислена по следующему соотношению:

$$\pi(Q) = \left[1 - \frac{Q(z)}{Q(\overline{H})}\right] - A(\overline{H})\left[1 - \frac{r(z)}{r(\overline{H})}\right], \tag{58}$$

здесь $Q(z)$ и $r(z)$ — нисходящий и восходящий потоки ФАР внутри РП на каком-либо уровне z, $A(\overline{H})$ — альбедо ФАР для всего слоя РП. Первая скобка формулы (58) характеризует поглощение нисходящего потока в слое РП, а вторая скобка — поглощение восходящего (отраженного) потока в этом же слое с учетом альбедо для всего РП. При $A(\overline{H}) \to 0$, $\pi(Q) \to 1 - Q(z)/Q(\overline{H})$, т. е. к теоретически возможному (максимальному) поглощению всем слоем РП, а при $r(z) \to 0$ величина $\pi(Q)$ стремится к минимальному значению при данном альбедо: $\pi(Q) \to 1 - Q(z)/Q(\overline{H}) - A(\overline{H})$. Следовательно, учитывая характерные значения альбедо ФАР ($\sim 5\%$), можно с достаточной точностью вычислять $\pi(Q)$ по следующему упрощенному соотношению:

$$\pi(Q) \approx 0{,}95 - Q(z)/Q(\overline{H}).$$

2. Коэффициент полезного действия транспирации (КПД транспирации):

$$\eta_E = \frac{l\Delta m}{LE_T}\,100\,\%, \tag{59}$$

здесь $LE_т$ — затраты тепла на транспирацию слоя РП (*ккал/см*^{2}), которые определяются на основании баланса потоков влаги в системе почва — растительный полог:

$$LE_T = L(E_\Sigma - x_{пер} - E_{почв}), \tag{60}$$

здесь E_Σ — суммарное испарение; $x_{пер}$ — осадки, перехваченные пологом РП и испарившиеся в атмосферу; $E_{почв}$ — испарение с поверхности почвы. Коэффициент η_E представляет собой параметр, характеризующий эффективность использования транспирационной влаги. Применение этого показателя представляется удобным и более логичным, чем использование общепринятой величины транспирационного коэффициента $K_{тр}$, так как увеличение η_E будет означать уменьшение транспирационного расхода влаги при создании единицы массы органического вещества, т. е. повышение эффективности процесса транспирации. Между величиной η_E и $K_т$ существует обратное соотношение:

$$\eta_E = \frac{C}{K_т}\,100\,\%, \tag{61}$$

где $C = \text{const} = l/L$ (при $l = 4000$ *кал/г* и $L = 600$ *кал/г*, $C = 6{,}7$). Величина транспирационного коэффициента $K_т$, в свою очередь, вычисляется по формуле:

$$K_т = \frac{E_т}{10\,\overline{m}}, \tag{62}$$

где $\overline{m}$ — вес фитомассы в (*г*) и E_T — транспирация (в *мм*).

3. Соотношение между КПД фотосинтеза и транспирации фитоценоза:

$$\bar{\eta} = \frac{\eta_s}{\eta_E} = \frac{LE_т}{Q(H)\,\pi(Q)} \qquad (63)$$

характеризует отношение затрат тепла на транспирацию к поглощенной ФАР, которая, в свою очередь, близка к радиационному балансу. Таким образом, $\bar{\eta}$ является некоторой функцией от структуры теплового баланса.

МЕТОДИКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОГО ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИЧЕСКОГО РЕЖИМА АТМОСФЕРЫ БГЦ

Со времени выхода в свет первого издания «Программы и методики биогеоценологических исследований» отмечен дальнейший прогресс в области экспериментальной микрометеорологии растительного покрова (см., например, специальный обзор: Раунер, Тооминг, 1970; «Survey of instruments for micrometeorology», 1972, и др.). Стало возможным проведение комплексных измерений физического режима атмосферы в условиях растительного покрова. Следует при этом отметить, что достаточно четко определились некоторые специфические особенности применяемой методики. К числу их относятся прежде всего существенные различия в постановке экспериментов для высокорослой (лес) и низкорослой (травостой) растительности. Если в первом случае мы имеем дело с чисто механическими трудностями установки вышек или достаточно высоких мачт (20—30 *м*) и эксплуатации приборов на них, то во втором случае, наоборот, возникают трудности в связи с небольшими высотами ценоза или малыми линейными размерами фитоэлементов и соответственно необходимостью применения миниатюрной аппаратуры, обладающей высокой чувствительностью, и др.

Поставленные выше задачи исследований БГЦ требуют достаточно полного изучения радиационного и турбулентного режима именно тех типов местности, которые практически не охвачены системой сетевых метеорологических наблюдений (лес, сельскохозяйственный посев, естественный луг и др.). Здесь уместно отметить, что данные метеостанций по общему метеорологическому и актинометрическому режиму всегда необходимо по возможности использовать при биогеоценотических исследованиях. Вместе с тем следует иметь в виду (особенно при изучении травяных БГЦ), что на метеоплощадках с так называемой стандартной поверхностью постоянно поддерживается такое состояние РП (газон высотой 5—10 *см*), которое не соответствует естественной динамике вегетационного режима травостоев и существующему на них режиму дефолиаций. Это обстоятельство может существенно повлиять на репрезентативность данных по альбедо, радиационному балансу, тепло- и влагообмену, в связи с чем необходимы специальные сравнительные оценки микроклиматических параметров изучаемого БГЦ и данных ближайшей метеостанции для использования последних при изучении атмосферы БГЦ.

Полевые эксперименты по изучению физического режима атмосферы как компонента БГЦ могут рассматриваться как комплексные теплобалансовые измерения, состоящие из самостоятельных, но тесно связанных друг с другом разделов измерений. Методика таких измерений в самых общих чертах излагается ниже[1].

[1] В основе приводимых ниже рекомендаций лежат методические разработки Отдела климатологии Института географии АН СССР, выполненные главным образом в последние годы на Курской полевой экспериментальной базе института (см. Раунер, 1972, и др.). Кроме того, использованы методические исследования других учреждений в СССР и за рубежом.

Актинометрические измерения

Эти измерения включают в себя определение составляющих радиационного баланса в различных спектральных интервалах, по крайней мере в области фотосинтетически активной радиации (ФАР) — 0,38—0,71 *мк*; в области интегральной коротковолновой радиации — 0,38—2,5 *мк*; в области тепловой радиации — 2,5—20 *мк*. Для полученных данных о восходящих и нисходящих потоках радиации в указанных областях спектра можно обходиться без постановки специальных спектрофотометрических измерений.

Для осуществления этих измерений, помимо общепринятых стандартных актинометрических датчиков Янишевского (1957) — пиранометров, альбедометров и балансомеров,— должны быть использованы также специальные актинометрические приборы. Для измерения потоков ФАР и интегральной радиации в последнее время достаточно широкое распространение получили фитопиранометры и пиранометры (интегральные), разработанные в Ленинградском электромеханическом институте проф. Б. П. Козыревым. Их подробное описание и результаты испытаний приводятся в соответствующих работах (Козырев, 1968; Козырев и др., 1968; Фарапонова, 1968). В последнее время Козырев (1970) предложил оригинальную конструкцию пиранометра для измерения ФАР — одинарный трехкупольный фитопиранометр, у которого в качестве приемника использована тонкая пластинка диаметром $\sim$1,5 *см* из двустороннематированного стекла КС-19 (толщиной 0,5 *мм*). Ее характеристика поглощения довольно хорошо соответствует спектральному интервалу ФАР. Таким образом, отпадает небходимость использования сдвоенного датчика или сменных фильтров, как в более ранних конструкциях этой серии приборов. Достоинством пиранометров Козырева является их высокая удельная чувствительность при сохранении малых и даже миниатюрных габаритов. Последнее обстоятельство особенно существенно при постановке актинометрических измерений в низких травостоях с малыми размерами фитоэлементов. В то же время при работе с ними в режиме альбедометра, т. е. при измерении восходящих коротковолновых потоков радиации, обнаруживаются отрицательные ЭДС, которые свидетельствуют о наличии перегрева корпуса (особенно заметные в дневные часы при измерениях на солнце). Ряд других приборов для измерения ФАР, а также вопросы методики этих измерений и их интерпретации приводятся в обстоятельном методическом пособии Х. Г. Тооминга и Б. И. Гуляева (Тооминг, Гуляев, 1967). Целая серия актинометрических приборов для измерения прямой, рассеянной и суммарной ФАР разработана под руководством Ю. Д. Янишевского в Главной геофизической обсерватории (см. например, Шатунов, Янишевский, 1966).

В первом издании настоящей «Программы» мы указывали, что весьма актуальной, но недостаточно изученной проблемой фитоактинометрических экспериментов является режим длинноволнового баланса и его составляющих (восходящих и нисходящих потоков инфракрасной радиации в РП). Ценность этих измерений заключается, в частности, в том, что они позволяют оценивать температуру фитомассы для всего полога РП или по его отдельным слоям, что особенно важно для изучения термодинамики внутри РП, а также процессов газообмена (дыхания), которое существенно зависит от температуры поверхности фитомассы. Для измерения этих характеристик могут быть применены некоторые системы инфракрасных радиометров, разработанных к настоящему времени в нашей стране и за рубежом. Для этих целей можно рекомендовать, в частности, одну из последних конструкций радиометра Ленинградского электротехнического института (Козырев, 1967) типа ИКТЭРЛ-2. Она основана на использовании высококачественной

линзовой оптики из кристалла бромисто-йодистого таллия (KRS-5) и высокочувствительного радиационного термоэлемента с нераспределенной приемной площадью (принцип конструкции датчика указан в авторском свидетельстве Б. П. Козырева № 183432 от 15 апреля 1965 г.). Приемная поверхность термоэлемента имеет белое покрытие, которое поглощает инфракрасную радиацию и отражает ту видимую часть спектра, которая пропускается фильтром KRS-5. Показания прибора таким образом практически нечувствительны к фону коротковолнового потока в области 0,5—1,5 *мк*. Для измерения температуры холодного спая применяется высокоомный термометр сопротивления, включенный в мостовую схему, смонтированную в самом корпусе прибора. Температурная чувствительность датчика весьма велика — порядка 8÷÷15 *мкв/град*. Прибор может работать в паре с зеркальным гальванометром типа М-192 и другими, он имеет ограниченный угол зрения ~9—10°. Недостатком его является чуткое реагирование на режим перегрева, в связи с чем при длительном экспонировании прибора в условиях естественной дневной освещенности необходимо термостатирование корпуса радиометра (хотя бы с помощью простейшей радиационной защиты).

Для раздельного измерения восходящих и нисходящих инфракрасных потоков радиации может быть использован широкоугольный радиометр ГГО конструкции С. П. Малевского-Малевича (Малевский, 1967), у которого в качестве приемного элемента применена термозвездочка от стандартного актинометра АТ-50. В качестве фильтра использовано плоское стекло из германия с пропусканием в интервале 2—20 *мк*, Температура холодного слоя измеряется медным термометром сопротивления, намотанным на корпус радиометра (с помощью обычного моста Витстона). Недостатком его также является перегрев корпуса, для чего необходимо экранирование от прямых лучей солнца.

В Агрофизическом институте ВАСХНИЛ разработаны системы полупроводниковых болометров для актинометрических измерений, в частности пленочных болометров, которые при использовании соответствующих фильтров могут быть применены в качестве приемников теплового излучения — например температурно-компенсированный пленочный болометр ПБК конструкции В. Г. Караманова (Чудновский, Шлимович, 1970). Следует указать при этом, что полупроводниковые болометры представляют собой термисторы и поэтому одновременно реагируют на изменение не только излучения, но и температуры окружающей среды, в связи с чем необходима тщательная компенсация их температурной зависимости. Измерение остаточной радиации — радиационного баланса в таких типах РП, как лес, развитый зерновой посев, проводится обычно с помощью стандартных балансомеров типа М-10. Для измерения внутри низких травостоев могут быть рекомендованы микробалансомеры с незащищенной приемной поверхностью конструкции Б. А. Айзенштата (1969), которые, однако, имеют невысокую чувствительность. Необходима дальнейшая разработка приборов для прямого измерения радиационного баланса R применительно к разным типам РП.

Говоря о постановке и проведении фитоактинометрических исследований в БГЦ, следует вкратце отметить характерные особенности таких измерений. Наблюдения должны проводиться посредством изучения вертикальных и горизонтальных профилей над РП и внутри растительного полога. Число уровней при изучении вертикального профиля радиационного потока должно выбираться на основе следующих соображений. Верхний уровень измерений, который характеризует условия над РП, должен находиться на высоте, равной или близкой значению H (не ниже), затем обязателен уровень измерений в непосредственной близости от верхней границы растительного полога (желательны также один-два промежуточных уровня в слое над РП). Внутри слоя, в котором

расположена основная растительная масса, должно быть не менее четырех-пяти фиксированных уровней измерения, а в слое под пологом древостоя (или травостоя) — два-три уровня. Таким образом, общее число фиксированных уровней при вертикальном радиационном профилировании РП должно быть не менее 8—10.

При проведении горизонтального профилирования внутри РП с целью изучения статистической структуры радиационного поля протяженность профиля и число станций (точек измерения) на нем зависят от типа и характера растительного покрова. Для развитой и достаточно сомкнутой древесной растительности база должна быть не менее 20—30 *м* при среднем расстоянии между станциями 1—2 *м*. Для низкой травянистой растительности с резко выраженной пространственной мозаикой освещенности внутри РП расстояние между точками измерений должно быть сведено до нескольких сантиметров. Монтаж и установка актинометрических датчиков в случае высокой растительности должны осуществляться на специальных вышках с выносными стрелами или на мачтах. В последнем случае необходима компоновка всех приборов в одном узле (например, передвижной каретке, которая должна свободно подниматься внутри полога и над растительностью) (Раунер, Руднев, 1965; Руднев, 1970). Осуществление горизонтальных профилей внутри полога древесной растительности на уровне 1—2 *м* может проводиться с помощью облегченных переносных устройств (штанги с комплектом приборов) и портативного пульта управления с гальванометром (конструкция Института географии АН СССР). Для измерения горизонтального профиля внутри низкого плотного травостоя также может быть использована переноска с комплектом приборов. Для измерения на горизонтальном профиле внутри развитых сельскохозяйственных посевов рекомендуются актинометрические рейки различных конструкций (см. подробнее Тооминг, Гуляев, 1967).

Градиентные измерения метеоэлементов (температура воздуха и почвы, влажность воздуха и скорость ветра)

Как уже указывалось выше, существенные трудности возникают при измерении вертикальных профилей метеоэлементов внутри низкой растительности. Использование стандартных аспирационных психрометров (с принудительной вентиляцией) для этих целей неудобно, так как они вентилируются и отсчитываются вручную, что при длительной эксплуатации будет приводить к резкому нарушению естественного состояния растительности на площадке измерений, необходимости постоянной смены места установок и др. Для этих целей необходимо только дистанционное измерение. В качестве психрометрических комплектов могут быть использованы полупроводниковые устройства конструкции Агрофизического института ВАСХНИЛ (см. подробнее, Чудновский, Шлимович, 1966; Чудновский, Шлимович, 1970, и др.).

В Институте географии АН СССР был модифицирован комплект полупроводниковых термометров сопротивления АФИ (ММТ-4) типа ПТЭТ-56 для измерения характеристик температуры и влажности воздуха внутри травостоев без принудительной вентиляции (Раунер, 1972). Термисторы были заключены в специальную радиационную защиту, причем один из термисторов психрометрической пары постоянно увлажнялся от резервуара с дистиллированной водой. Психрометрические пары (пять пар) были смонтированы на передвижных кронштейнах, и вся психрометрическая установка располагалась внутри травостоя безо всякого нарушения естественного состояния растительности.

Характеристики влажности вычисляли по обычной психрометрической формуле, причем психрометрический коэффициент был принят равным

0,00079·1000 *мб*=0,80 (для штилевых условий). Эксплуатация психрометрического комплекта показала, что отдельные измерения в условиях радиационного перегрева получаются со значительными погрешностями, особенно в верхних слоях РП, где велико влияние прямой радиации. Вместе с тем при большом числе измерений и тщательном отборе профилей (браковка явно ошибочных измерений) получаются достаточно удовлетворительные результаты осредненных профилей температуры и влажности воздуха внутри низкой травянистой растительности (Ананьева, 1970; Раунер, 1972). В экспериментальных исследованиях японских метеорологов (Uchijima, 1970) была предложена общая система постоянной принудительной вентиляции, которая осуществляла всасывание воздуха насосом с разных уровней, на которых находились датчики, через мачту-трубу, расположенную внутри посева кукурузы.

Для измерений вертикальных градиентов температуры и влажности воздуха над лесом и внутри лесного полога могут быть использованы различные варианты дистанционных измерений. Их описание было подробно дано в ряде работ и поэтому отсылаем читателя к оригиналам (Baumgartner, 1956, 1968; Раунер, 1966, 1972; Константинов, Федоров, 1960; Lützke, 1966, 1969; Tajchman, 1967; Smolen, 1970; Stewart. Oliver, 1970, и др.). Следует указать при этом, что при измерениях в молодых лесах (до высоты 10 *м*) с успехом применяются обычные аспирационные психрометры с дистанционной вентиляцией, которые поднимаются в специальной гирлянде (4—6 шт.) на разные уровни, причем отсчеты берутся в астрономическую трубу (40×). Достаточно надежные отсчеты обеспечиваются при известном навыке до высоты 15—17 *м* от поверхности почвы. При бо́льших высотах в качестве датчиков вместо ртутных термометров могут быть использованы термисторы (типа ММТ-4, ММТ-6 или др.), которые будут работать как сухие и смоченные термометры. При этом, однако, необходима доработка узла смачивания (обеспечение надежного, постоянного и оптимального увлажнения одного из термисторов психрометрической пары).

В большинстве проведенных экспериментальных определений влажности воздуха использован в основном психрометрический метод. Вместе с тем весьма перспективным может в ряде случаев оказаться применение дистанционного гигрометрического метода, который следует шире использовать при изучении влажностного режима атмосферы БГЦ (Высоцкий, Золотокрылин, 1972). Для градиентных измерений скорости ветра над низкой растительностью могут быть использованы обычные ручные анемометры (МС-13). Для измерения в высокой растительности необходимо применение дистанционных электроконтактных анемометров (например, контактных анемометров ЦБП-ГГО). Ручные анемометры после некоторой переделки также могут быть использованы в качестве контактных (при этом может быть повышена их пороговая чувствительность до 0,2 *м/сек*). Вместе с тем указанные приборы не годятся для измерений в низких травостоях и необходима разработка специальных малогабаритных дистанционных анемометров с высокой пороговой чувствительностью. Для указанных целей, по-видимому, могут подойти термоанемометры АФИ (Чудновский, Шлимович, 1970). Можно рекомендовать также косвенные методы оценки средней скорости ветра внутри РП на основании данных измерений скорости ветра над растительностью и характеристик ослабления скорости ветра в зависимости от нарастающей суммы фитоплощади и удельной плотности фитомассы во всем слое растительности и др. (Uchijima, Wright, 1964; Раунер, Ананьев, 1971).

Для измерения температуры поверхности растений, почвы или подстилки, а также температуры внутри слоя почвы или в снежном покрове на разных уровнях могут быть использованы как стандартные сетевые метеорологические термометры, так и специальные полупроводни-

ковые или термопарные комплекты. Они достаточно хорошо известны и описаны в руководствах или специальной научной литературе (Стернзат, Сапожников, 1959; Голубев, 1964; Чудновский, Шлимович, 1966, 1970). Несколько слов следует сказать об использовании тепломеров — приборов для непосредственного определения теплопотока в почве. Имеется ряд различных конструкций этих приборов, которые достаточно широко применяются в настоящее время при изучении термического режима и теплового баланса почвогрунтов (Павлов, 1965; Беспалов, 1963). Их преимущества заключаются в возможности быстрого дистанционного определения величин теплообмена в почве на разных глубинах. Следует иметь в виду, что при измерении в самых верхних горизонтах почвы, насыщенной корневой системой, особенно в дернине, т. е. в зоне наиболее активного теплообмена, эти приборы не дают вполне надежных показаний из-за невозможности обеспечить хороший тепловой контакт приемных пластин тепломера с почвой, не нарушая естественного состояния последней.

Градиентные измерения CO_2

За последнее время в СССР и за рубежом все более широкое применение получает аэродинамический метод изучения углекислотного обмена фитоценозов, требующий постановки градиентных измерений концентрации CO_2 над РП и внутри растительного полога (Карпушкин, 1966, 1970; Гиршович, 1967, 1970; Baumgartner, 1968; Sawada, Saeki, Monsi, 1969; Denmead, 1969; Uchijima, 1970).

Принципиальная схема различных установок подобного типа с применением инфракрасных газоанализаторов включает в себя следующие основные блоки: 1) заборник воздуха на разных уровнях над РП и внутри РП; 2) систему подводящих трубок (воздухопровод); 3) воздушные фильтры и осушители; 4) инфракрасный газоанализатор (ИКГ); 5) регистрирующее устройство (самописцы); 6) реометры; 7) систему регулировочных кранов; 8) насос для забора и подачи воздуха в систему проводящих трубок.

Наиболее важным узлом в этом измерительном комплексе является инфракрасный газоанализатор, который может работать по абсолютной и дифференциальной схеме. В настоящее время за рубежом имеется несколько марок этих приборов, позволяющих измерять малые разности концентрации CO_2 т. е. перепады порядка 5 *ppm*, концентрации 0,0005% по объему (URAS II, Bekman, Withely, Infralyt-III и др.).

В СССР промышленностью выпускается, как известно, один тип инфракрасного (оптико-акустического) газоанализатора ОА-5501 с наименьшей областью измерений 0—0,01% CO_2 по объему, который, однако, требует модификаций при его применении для градиентных измерений. Ю. Е. Гиршовичем (1970) в конструкцию этого ИКГ были внесены некоторые изменения, позволившие увеличить чувствительность и повысить стабильность его работы. В результате в дополнение к стандартной шкале прибор получил еще два диапазона измерений: 0—0,005 и 0—±0,0025% (т. е. 50 и 25 *ppm*) по объему. В приборе была предусмотрена также система довольно точной градуировки за счет того, что погрешность последней обеспечивалась в основном точностью анализа контрольной газовой смеси в абсорбционной кювете, которая достаточно высока (1,5—2% от верхнего предела измерений). В результате этих реконструкций удалось исследовать ряд важных характеристик газоанализатора: пороговую чувствительность, линейность шкалы, зависимость чувствительности от абсолютной концентрации.

В японском Национальном институте сельского хозяйства была разработана уникальная автоматическая установка «Ассимитрон», предназначенная для измерений потока углекислоты из воздуха к посеву.

В основу ее реализации была положена расчетная схема, приведенная выше: формулы (47)—(48). Описание принципа работы установки «Ассимитрон» приводится в статье (Inoue a. oth., 1969). Градиентные измерения CO_2 в комплексе с теплобалансовыми исследованиями леса и других типов растительности проводятся ФРГ в районе Мюнхена (Baumgartner, 1968), в Австралии, США и других странах (см. «Manual of methods», 1971).

При постановке и проведении градиентных измерений CO_2 следует иметь в виду, что наиболее надежные результаты можно получить для низкой растительности в период интенсивного фотосинтеза при слабой турбулентности. Для высокой растительности (лес) при высоте измерений $\sim$20—30 *м* и выше перепады концентрации CO_2 в прикроновом слое воздуха будут значительно ниже, так как при одних и тех же значениях потока CO_2 здесь будет существенно возрастать величина коэффициента вертикального турбулентного обмена.

Пульсационные измерения в условиях растительного покрова

Рассмотренные выше разделы микрометеорологических измерений в РП дают возможность получить представление о некотором осредненном радиационно-турбулентном режиме, представляющем собой достаточно сглаженную и весьма упрощенную картину физического состояния атмосферы БГЦ. Для более глубокого понимания статистической структуры турбулентного режима необходимо изучение пульсационных характеристик температуры воздуха, удельного влагосодержания, продольной, поперечной и вертикальной компонент скорости воздушного потока. На основании таких измерений, как известно, можно получить наиболее важные характеристики локальной атмосферной турбулентности — пространственно-временные, структурные и корреляционные функции и спектральные характеристики отдельных компонентов, прежде всего для так называемого конвективно-инерционного интервала. Под последним в статистической теории турбулентности понимается та область турбулентных вихрей, линейные масштабы которых практически обусловливают главный вклад в турбулентный обмен приземного слоя атмосферы. Общие основы теории изложены в фундаментальных курсах физики атмосферы, монографиях и многочисленных специальных научных статьях (Обухов, 1960; Монин, Яглом, 1965; Матвеев, 1965; Панчев, 1967; Ламли, Пановски, 1967; Гурвич, Копров, Цванг, Яглом, 1970; Зилинтикевич, 1970).

Постановка пульсационных измерений в условиях РП должна быть направлена на решение, по крайней мере, двух задач. Одна из них заключается в изучении влияния самого растительного полога и его отдельных элементов на структуру турбулентности воздушного потока, уточнении того специфического влияния, которое оказывает на него сама растительность. В настоящее время есть указание на то, что растительный полог для воздушного потока становится чем-то вроде гибкой решетки, которая под воздействием ветрового потока вызывает дополнительную генерацию турбулентной энергии. Такие выводы впервые были получены на основании специальных экспериментов по определению спектров пульсации u' и w' в посеве кукурузы (Uchijima, Wright, 1964), и они требуют дальнейшего подтверждения. В этом смысле влияние растительности в какой-то мере аналогично влиянию морского волнения, которое также создает определенную полосу частот в спектре турбулентной энергии за счет возмущающего влияния волны на ветровой поток.

Вторая задача структурных измерений в РП заключается в надежной оценке самих характеристик турбулентных потоков явной и скрытой

теплоты, их спектра и средних величин. В этом смысле данные P и E, полученные на основании структурных измерений (при одновременном определении их по градиентно-актинометрическому методу), могут служить контролем тепло- и влагообмена в условиях РП, полученного методом теплового баланса. В связи с этим целесообразно проведение структурных измерений в РП параллельно с комплексом градиентно-актинометрических измерений по методике, описанной выше.

Следует указать в то же время, что методика пульсационных измерений в условиях РП еще только начинает разрабатываться и имеются лишь единичные исследования в указанном аспекте в СССР и за рубежом. Среди методических разработок в этом плане особенно необходимо изучение пульсационных характеристик влажности воздуха. В работах Дмитриева, Каганова, Песчанского, Яккера (1968) и Яккера (1970) для изучения турбулентного влагообмена были исследованы некоторые типы датчиков и показано, что для измерений пульсаций влажности воздуха наиболее перспективны емкостные гигрометры, в которых емкости измерительного воздушного конденсатора зависят от показателей преломления заполняющего его воздуха или от влагосодержания последнего. Для измерения пульсаций ветрового потока указанными авторами был применен также акустический анемометр, датчик которого был выполнен по дифференциальной схеме с двумя излучателями и двумя приемниками ультразвука. В качестве преобразователя ультразвука в датчике анемометра были применены плоские дискообразные пьезокерамические элементы из цирконата-титаната свинца (ЦТС-19).

Частота измеряемых ультразвуковых колебаний соответствует собственной частоте поперечных колебаний пьезоэлементов, равной 300 *кгц*. Методика пульсационных измерений в условиях РП и некоторые результаты содержатся также в отдельных работах, выполненных в СССР и за рубежом (Азимова, Зарубин, Качурин, 1968; Mac Bean, 1968; Allen, 1968; Inoue a. oth., 1969; Iosbe, 1972, и др.). Желательно совместное измерение пульсационного режима ветра и светового потока, так как имеющиеся данные (Desjardins, Sinclair, 1969) показывают, что спектральные кривые их колебаний на разных уровнях внутри полога растений весьма близки между собой.

Дистанционное управление комплексом микрометеорологических измерений

Поскольку перечисленный выше комплекс измерений не стандартен, то практически в каждом конкретном случае постановки таких исследований в БГЦ возникает необходимость специальных конструкторских разработок по созданию и компоновке систем автоматического или полуавтоматического дистанционного управления различными разделами измерительного комплекса в условиях РП. Имеется ряд таких конструкторских разработок как в СССР (Институт физики и астрономии АН Эст.ССР, Агрофизический институт ВАСХНИЛ, Институт географии АН СССР, Лаборатория биогеоценологии БИН АН СССР, Валдайская научно-исследовательская гидрологическая лаборатория ГГИ и др.), так и за рубежом, особенно в Японии, США. Основные требования, предъявляемые к ним, заключаются прежде всего в достаточной надежности эксплуатации их в различных полевых условиях, что, в свою очередь, обусловливает выбор соответствующих типов самописцев, контрольно-измерительных приборов и другого оборудования. Очень важно при этом обеспечить небольшие габариты, компактность и транспортабельность всех установок. Наилучшим принципом работы должна быть возможность, во-первых, обеспечения записи основных элементов энергетического баланса для исследования нестационарности процес-

сов, их колебаний в пространстве и во времени и, во-вторых, интегрирование за различные интервалы времени (час, сутки, пентада, декада, месяц), что даст возможность получить с наименьшей затратой времени суммарные характеристики элементов энергетического баланса. В отделе климатологии Института географии АН СССР Ю. В. Мухиным сконструирован портативный восьмиканальный электронный интегратор, работающий на принципе преобразования малых напряжений в частотно-импульсный код. Прибор предназначен для полевых фитоактинометрических измерений.

Изложенные принципы в той или иной мере осуществляются в настоящее время при постановке соответствующих исследований, причем условно можно разделить указанные установки на стационарные и передвижные. Стационарные пульты управления обычно находятся в специальных помещениях летнего или зимнего типа (павильонах, будках и др.), где осуществляются кабельная подводка и постоянный монтаж. Передвижные автоматические системы управления монтируются в специальных автобусах, что позволяет проводить измерение в разнообразных условиях и набирать за относительно короткий период исследований большое количество объектов. При этом в состав комплекса управления входит блок энергопитания (обычно передвижная электростанция небольшой мощности — 5—50 *кв*). В качестве примера можно назвать передвижную лабораторию (в автобусе) для определения транспирации и фотосинтеза листьев, созданную в Институте физики и астрономии АН Эст.ССР, аналогичную лаборатории в Токийском университете, в Лесном отделе Орегонского университета (США), теплобалансовый стационар в Метеорологическом институте в Мюнхене (ФРГ) и др.

Фитометрические измерения

Фитометрические измерения в РП представляют собой инструментальные определения основных количественных показателей фитогеометрии и прироста фитомассы растительного полога. Являясь по содержанию чисто биологическими измерениями, они в то же время позволяют получить данные, связывающие физический режим атмосферы БГЦ с элементами растений, т. е. состояние атмосферы БГЦ с самим фитоценозом. В этом смысле они представляют собой важную составную часть всего комплекса микрометеорологических измерений в РП. В настоящее время достаточно хорошо разработана методика таких измерений, особенности которых для разных типов растительности вкратце изложены ниже (см. также Ничипорович, 1961 и др.; Уткин, Дылис, 1966; Росс, 1967; Раунер, 1968; Купченко, 1968; Тимошенко, 1970, и др.).

Определение поверхностной плотности фитоэлементов, или пересчетного коэффициента K. Эта величина характеризует отношение площади фитоэлемента к его весу (в $см^2/г$ или $м^2/кг$) и необходима для определения площади фитомассы по известному весу (сырому или сухому). Величину веса фитомассы при массовых измерениях в большинстве случаев получить значительно проще, чем характеристики площадей. Для плоских и тонких листьев с достаточно большими линейными размерами (>5 *см*) величина K_1 проще всего может быть определена методом «высечек». При этом при очень больших листьях (например, кукурузы, сахарной свеклы и др.) следует определить величину K_1 в разных точках листа, так как указанный коэффициент существенно варьирует по поверхности листа. Для нахождения K_1 у хвойных пород (сосны, ели, пихты и др.) необходимо определить полную или эффективную площадь хвоинок по соответствующим формулам и относить величину их веса к этой площади. Для мелких или тонких листьев метод высечек непригоден и необходимо прямое из-

мерение всей площади листа или вычисление площади листа по параметрам (длина×ширина) и определение его веса на точных весах. Для плотных листьев, помимо площади, необходимо также определение их толщины. Определение пересчетного коэффициента K_2 для нефотосинтезирующих органов требует тщательных фитометрических измерений длины и диаметра побегов, ветвей, стволов для определения площади их продольного (осевого) сечения, а также полной площади. Одновременно определяется их вес.

Все указанные измерения ведутся по ярусам (или по слоям), после этого строится кривая зависимости коэффициентов K_1 и K_2 от вертикальной безразмерной координаты ценоза, которая и используется для определения площади фитомассы на соответствующем уровне. В случае многокомпонентного ценоза величина K_1 и K_2 находится для всех или, по крайней мере, главных его составляющих.

Определение вертикального профиля фотосинтезирующей и нефотосинтезирующей поверхности. Укажем на некоторые специфические особенности определения этих характеристик для древесной и травянистой растительности.

Определение вертикальной кривой площади листьев (хвои), а также площади скелетной части древесно-кустарниковой растительности необходимо проводить на модельных деревьях (кустах). Их количество, которое необходимо для достаточно достоверных оценок, зависит от характера древостоя. Для однородного спелого древостоя высокого бонитета вполне допустимы могут быть две-три модели, а при более низких бонитетах и для менее однородных ценозов число моделей должно быть увеличено. В качестве некоторого критерия при выборке моделей может быть использована кривая распределения стволов по ступеням толщины данного насаждения. В этом случае для модельных деревьев выбирается интервал значений диаметра на уровне груди ($d_{1,3}$), который лежит в области 75% обеспеченности. Иными словами, не учитываются деревья с крайними значениями $d_{1,3}$.

Аналогичным образом могут быть выбраны кустарниковые виды, произрастающие в подлеске. Площадь фитомассы определяется по слоям и с учетом того, что число таких слоев должно быть достаточным для построения дифференциальной кривой распределения. Эти измерения включают в себя определение объема кронового пространства деревьев и кустарников. Кроме того, они должны сопровождаться очень тщательными определениями густоты (числа стволов на 1 *га*) древостоя главного яруса и подлеска, что необходимо для расчета относительных характеристик фитоплощади и листового индекса. В случае неравномерного распределения стволов по площади густота должна быть оценена отдельно для более разреженных и более загущенных участков.

Вертикальный профиль фитомассы травостоев или сельскохозяйственных посевов измеряется на некоторой известной площади ($\sim 0{,}25 \div 1{,}0$ *м*^{2}), на которой через определенные интервалы (в зависимости от высоты ценоза) срезаются все элементы растений и проводится их разработка по видам. Для каждого вида определяется поверхность листьев и побегов и строятся кривые вертикального распределения фитоплощади для всего ценоза и по видам. Для сельскохозяйственных посевов очень существенно произвести такую оценку как для культуры, так и для сорняков.

Эти измерения должны проводиться в течение всего вегетационного периода в наиболее его важные моменты, а на сельскохозяйственных посевах охватывать практически все фенофазы от всходов до созревания.

Весьма желательны при этом специальные фитометрические измерения, позволяющие оценить так называемые ростовые функции (см.

подробнее Росс, 1967), смысл которых вытекает из следующих выражений:

$$\alpha_i = \frac{\Delta \overline{m}_i}{\Delta M}, \tag{64}$$

$$\beta_i = \frac{1}{M} \cdot \frac{\Delta \overline{m}}{\Delta \tau}, \tag{65}$$

здесь α_i — функция вегетативного роста и β_i — функция репродуктивного роста, причем Δm_i, и Δm — прирост сухой фитомассы i-го органа (т. е. листа, побега или корня), а ΔM — прирост фитомассы целого растения. Таким образом, выражения (65) и (64) позволяют оценить перераспределение ассимилятов в процессе фотосинтеза в вегетативные (в частности, в ассимилирующие органы) и в репродуктивные органы растения. Исследование динамики функций α_i и β_i (т. е. определение интервала $\Delta\tau$) зависит от типа растительности. Для однолетней растительности, особенно для сельскохозяйственных посевов, определение α_i и β_i лучше всего проводить не реже одного раза в пентаду. Для лесной растительности таким характерным интервалом может быть период от 5 до 10 лет.

ОБРАБОТКА И АНАЛИЗ ИЗМЕРЕНИЙ

Для определения составляющих теплового баланса (турбулентного потока тепла и затрат тепла на испарение) над пологом растительности и внутри слоя РП на разных уровнях следует использовать формулы теплового баланса (25) и (32). При этом значения послойных вертикальных разностей температуры и абсолютной влажности воздуха (ΔT и Δe) снимаются со сглаженных графиков вертикального распределения температуры и влажности. Их построение выполняется отдельно для слоя воздуха выше уровня верхней границы и внутри слоя РП. Следует иметь в виду, что в условиях высокой растительности (лес) при больших значениях коэффициента турбулентности в прикроновом слое воздуха (5—10 *м*) вертикальный профиль температуры и влажности воздуха практически меняется по линейному закону. Внутри растительного полога имеется несколько типов вертикального распределения температуры воздуха, которые определяются внешними факторами и строением самого полога (инверсия и изотермия, слабые сверхадиабатические градиенты).

Расчет теплового потока в почве под пологом растительности (без учета влияния подстилки) может производиться по стандартной методике («Наставление», 1964). При наличии мощного слоя мертвого покрова (>5 *см*) на поверхности почвы, необходимо произвести специальное определение его теплоемкости и теплосодержания.

Для получения осредненных вертикальных профилей радиационных потоков в слое РП необходимо прежде всего делать тщательную выборку отдельных измерений, используя только те случаи, на которых не сказывается влияние переменной освещенности (т. е. нестационарности облучения) или же имеется влияние плотной однородной облачности, создающей практически стационарный поток диффузной радиации. Аналогичным образом необходимо поступать при анализе данных распределения радиационных потоков под пологом или внутри РП по горизонтали. Определение функций пропускания (т. е. отношение прошедшего потока к приходящему на верхнюю границу полога) должно производиться при определенных градациях высот Солнца, например $h_\odot < 30°$, $h_\odot \sim 30 \div 40°$, $h_\odot \sim 40 \div 50°$, $h_\odot > 50°$ (или других, но не менее дробных градаций $h_\odot$). Нецелесообразно определение функций пропускания в среднем за достаточно большой период (порядка месяца или сезона),

в течение которого может существенно меняться высота Солнца за счет годового хода.

Весьма существенным является анализ статистической структуры радиационного поля под пологом или внутри РП на разных уровнях. Проникновение радиации в растительный покров в этом случае рассматривается как случайный процесс во времени и в пространстве. При этом измерения отдельных вертикальных или горизонтальных профилей радиационного потока трактуются как реализация некоторой случайной функции $\widetilde{Q(z)}$ или $\widetilde{Q(x)}$. Могут быть определены при этом следующие статистические характеристики случайного процесса: распределение дисперсий $\sigma_Q^2(z)$, и $\sigma_Q^2(x)$, автокорреляционные функции радиационного потока по вертикали и по горизонтали. На основании преобразования Фурье могут быть вычислены также спектральные характеристики, т. е. распределение масштабов и частот колебаний, характеризующих данный случайный процесс. Некоторые вопросы и результаты статистического анализа радиационного поля фитоценоза изложены в работах Т. Нильсона (1968), Ю. Л. Раунера (1972) и др.

Определение осредненных характеристик турбулентного режима заключается в оценке вертикального профиля ветра над растительностью и в слое РП, вычисление коэффициента турбулентности, потока импульса, коэффициента сопротивления и других характеристик. При выполнении таких расчетов могут быть использованы, в частности, рекомендации, изложенные в работе Раунера (1966), Раунера, Ананьева (1971), Лемона (Lemon, 1968), Учиджимы и Райта (Uchijima, Wright, 1964).

Зависимость между величиной $\frac{E(\omega)}{E(H)}$ и относительной площадью листьев (для дубового леса) (Раунер, 1972)

$\omega=\int_0^z (l_1+l_2)\,dz$	Высота Солнца, град.			В сумме за дневные часы
	>50	50—30	<30	
0,0	1,00	1,00	1,00	1,00
0,5	0,96	0,87	0,50	0,87
1,0	0,86	0,73	0,32	0,72
1,5	0,64	0,57	0,26	0,57
2,0	0,48	0,46	0,22	0,48
2,5	0,38	0,38	0,19	0,39
3,0	0,32	0,30	0,17	0,32
3,5	0,26	0,24	0,16	0,27
4,0	0,23	0,18	0,14	0,21
4,5	0,18	0,12	0,13	0,15
5,0	0,10	0,09	0,10	0,08

При анализе условий ослабления радиационных и турбулентных характеристик внутри фитоценоза соответствующие величины должны быть увязаны со значениями относительной площади фитомассы (полной или только листовой) и представлены в виде обобщенных таблиц. В качестве примера приводится таблица функций ослабления вертикального потока влаги внутри молодого дубового леса, построенная на основании обработки и анализа данных лесных теплобалансовых измерений (Раунер, 1972). Аналогичные таблицы могут быть построены для любых типов РП. Они представляют собой ценную информацию, которая может быть использована при сравнительном анализе биогеофизических процессов, протекающих в разных БГЦ. Некоторые вопросы погрешностей теплобалансовых измерений и расчетов в условиях РП, способы их устранения или возможного учета, а также оптимизации самих измерений на основе статистического анализа полученных данных изложены в ряде работ, приведенных в первом издании, а также выполненных за последнее время (Нильсон, 1968; Раунер, 1972).

ГЛАВА IV

ИЗУЧЕНИЕ ВОДЫ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Вода, являясь непременным компонентом не только водного биогеоценоза, но и всякого биогеоценоза суши, находится во взаимодействии со всеми остальными компонентами биогеоценоза, не говоря уже о том, что масса живых организмов сама состоит в значительной части из воды и в течение своей жизни все время принимает воду извне и отдает ее наружу.

Вода, будучи универсальным растворителем самых различных веществ и обладая большой подвижностью, способна переносить различные вещества в растворенном и взмученном состоянии. В этом ее огромная роль в обмене веществом и энергией как между компонентами биогеоценоза, так и между ними и другими явлениями природы. В силу этих свойств вода совершает в природе своеобразный круговорот, охватывающий атмосферу, педосферу и литосферу.

Влагооборот в биогеосфере слагается из следующих звеньев.

1. Осадки в виде дождя и снега.
2. Задержание осадков растительностью. В лесу надо особо различать задержание осадков кронами деревьев и их испарение с крон, задержание осадков другими ярусами растительности и испарение осадков с них и сток влаги по стволам.
3. Сток воды по поверхности почвы.
4. Внутрипочвенный сток.
5. Грунтовый сток.
6. Русловой сток.
7. Физическое испарение влаги с поверхности почвы.
8. Режим влажности почвы.
9. Поступление влаги из грунтовых вод.
10. Замерзание и оттаивание.
11. Испарение (десукция) влаги древесными и травянистыми растениями, мхами и лишайниками.
12. Режим влажности растений разных биоэкоморф.

Уже один перечень показывает, сколь разнообразны звенья оборота воды в природе вообще и в любом биогеоценозе, в частности. В данной главе рассматривается методика изучения гидрологических условий биогеоценозов суши — важнейшего фактора, определяющего продуктивность и динамику биогеоценозов. Так как гидрологические условия отдельного биогеоценоза зависят от гидрологии всей окружающей местности, то изучение воды как компонента любого биогеоценоза должно сопровождаться гидрологическим изучением окрестной территории, водного режима водосборного бассейна и определением места данного биогеоценоза на его территории.

МЕТОДИКА ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Изучение стока при весеннем снеготаянии требует учета мощности, плотности снегового покрова и запасов воды в снеге на водосборных бассейнах. Измерения необходимо проводить с достаточно высокой точностью, особенно перед началом таяния снега. Используя эти данные, устанавливают объем воды, стекающей с поверхности бассейна, и коэффи-

циент стока с бассеина. Если на водосборном бассейне сток учитывается впервые, перед началом снегомерной съемки необходимо ознакомиться с плановым материалом и геоморфологией этого бассейна. Если площадь бассейна в той или иной мере покрыта лесом, надо ознакомиться с планом лесонасаждений, а также с составом и возрастом древостоев, хотя бы по плановым материалам. Основываясь на картографическом материале, намечают профили для проведения снегосъемки, которые прокладывают так, чтобы они полнее отразили все особенности данного бассейна. Частота профилей, которые лучше всего закладывать параллельно один другому и перпендикулярно к тальвегу, зависит от размера площади и особенностей водосборного бассейна.

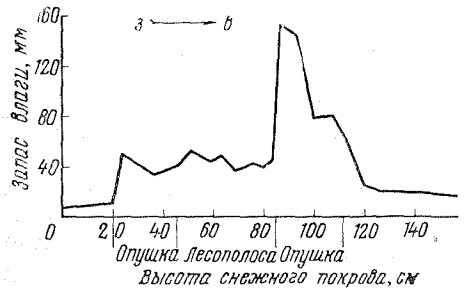


Рис. 1. Поперечный профиль снежного покрова на прилегающих полях в зоне влияния лесной полосы

Общая длина профилей на водосборных бассейнах удлиненной формы должна быть равна пятикратной ширине водосбора. При длине водосборного бассейна около 1 *км* профили закладывают через 200 *м*, а при длине около 2 *км* — через 400 *м*. На маршрутах длиной до 1 *км* высоту снега измеряют в 100 точках, т. е. через каждые 10 *м*. Плотность снега и запасы воды в нем учитываются на пятом измерении глубины. Профили должны пересекать долину основного водотока приблизительно под прямым углом. На водосборных бассейнах, покрытых полезащитными полосами, профили для учета снега прокладывают через межполосное пространство перпендикулярно к лесным полосам, если они проложены с севера на юг и с запада на восток (рис. 1).

Когда в межполосных пространствах встречаются балки, снег учитывается отдельно в верхней, средней и нижней частях балки, если ее длина менее 1 *км*, и в пяти местах на одинаковом расстоянии один от другого при длине балки более 1 *км*.

Выбрав место для стационарного изучения снегового покрова, профили закрепляют постоянными вешками, устанавливаемыми на определенном расстоянии одна от другой. На полянах, полях и вырубках профили пересекают вырубку или поле поперек от одной стены леса к другой и углубляются в лес на 40—50 *м*. Снегосъемка всегда должна проходить по местам с ненарушенным снеговым покровом. Толщину снега при стационарных исследованиях измеряют 10, 20 и 30-го числа каждого месяца. Если в указанные сроки возникает снегопад, съемки откладывают до его окончания. Весной, во время таяния, снегосъемку производят через каждые пять дней. Первые измерения толщины снега ведут точно на установленном профиле, все последующие — на расстоянии 1 *м* один от другого, перпендикулярно к линии профиля.

Толщину снегового покрова измеряют пустотелой металлической тростью с делениями по 0,5 *см*, а запасы воды в снеге — при помощи снегомерного прибора Любославского. Если под снегом есть ледяная корка, в местах определения плотности снега прорубают лед до поверхности почвы и точно измеряют его толщину. Последнюю записывают рядом с высотой снежного покрова (через тире).

Перед началом работ со снегомером Любославского необходимо проверить правильность показаний установкой движка на нуль. При работе

со снегомером цилиндр опускают отточенным краем в снег и продавливают его до поверхности почвы. Затем по шкале цилиндра отсчитывают толщину слоя снега, отгребают с одной стороны цилиндра снег до почвы и подсовывают под цилиндр металлическую лопатку, чтобы снег не высыпался, и, поддерживая лопаткой, поднимают цилиндр, одновременно поворачивая его дном вниз. Цилиндр очищают от снега, прилипшего снаружи, подвешивают к крючку коромысла безмена, затем перемещают движок, пока коромысло не уравновесится, и отсчитывают показания по шкале коромысла с точностью до половины деления. Результаты отсчета записывают рядом с записями мощности снега и мощности льда (через тире).

Во время таяния снега ведут глазомерные наблюдения, ежедневно указывая процент площадки, освободившейся от снега.

Плотность снега определяют по формуле:

$$P = h/H,$$

где h — количество воды в снеговом покрове в *мм* (отсчет по безмену); H — толщина снега в *мм*.

Результаты снегомерной съемки обрабатывают статистическим методом, при этом вычисляют среднее арифметическое значение, ошибку среднего арифметического и точность определения плотности снега и запасов воды в нем.

На сплошь залесенном водосборе при определении мощности, плотности снегового покрова и запасов воды в снеге учитывают особенности древостоев, т. е. тип леса, возраст, состав и сомкнутость насаждений. Лучше всего снегосъемку производить отдельно по каждому древостою. При определении запаса снега на однородных по составу древостоя площадках, занятых осиновыми и березовыми древостоями (где под пологом их почти в любой точке плотность и высота снега одинаковы, и поэтому систематические ошибки в определении запасов воды в снеге исключаются при любом способе размещения промеренных точек), число промеряемых точек будет наименьшим, зато в хвойных и особенно в еловых лесах число их должно быть по крайней мере удвоено из-за неравномерной высоты и плотности снега. Учитывая это, мы должны иметь в виду, что число маршрутных ходов будет наибольшим в наиболее распространенных выделах древостоев. Однако нельзя оставлять без внимания и такие древостои, которые встречаются редко, но могут охарактеризовать особенности снегоотложения в том или ином типе леса или древостоя того или иного состава, сомкнутости или возраста.

При однородном составе древостоев запас воды в снеге определяется не по отдельным древостоям, а по проложенным по местности маршрутам, на которых расстояние между промерными точками сохраняется по всей длине маршрута постоянным. При этом число промеренных точек будет зависеть от коэффициента вариации высоты и плотности снега. Коэффициенты вариации высоты снежного покрова в среднем колеблются в пределах 0,4—0,6, а ошибка определения не выходит за пределы 4—6% при 100 измерениях и 3% при 200 измерениях.

Коэффициенты вариации плотности снега в подавляющем большинстве случаев не превышают 0,2—0,3. При этих значениях коэффициентов вариации ошибки измерения плотности снега не превышают 4,5—7% при 20 измерениях плотности снега и 3,5—5% при 40 измерениях. Таким образом, число измерений плотности снега должно быть в пять раз меньше, чем число измерений глубины снега.

При указанном числе измерений толщины и плотности снега точность определения запасов воды в снеге не будет выходить за пределы 9%, если число промеренных точек равно 100 и плотность снега определялась в 20 точках. При измерении толщины снега в 200 точках и плотности снега в 40 точках точность определения запасов воды составит 4,5—6,5%.

На водосборном бассейне точность определения запаса воды в снеге определяется средневзвешенной величиной, устанавливаемой умножением площади участка на точность его измерения и делением на общую площадь, а средние запасы воды в снеге — умножением величины запасов воды в снеге на каждом участке на площадь участка или протяженность маршрутов в бассейне и делением этого произведения на общую площадь или на общее протяжение всех маршрутных линий. Можно пользоваться и данными, полученными по дождемерам. Однако последний способ очень трудоемок, так как требует установки дождемеров в различных условиях. К тому же по дождемерам можно учитывать осадки лишь в лесу и на небольших полянах. На обширных безлесных пространствах дождемерами осадки преуменьшаются.

Количество выпадающих зимних осадков под пологом леса по числу дождемеров (в пределах 15—25 шт.) определяют лишь в таких древостоях, которые находятся вблизи жилья наблюдателей и где поэтому можно легко оттаивать снег и измерять количество воды.

Отсчитывают осадки в измерительном стаканчике по нижнему краю мениска в целых делениях. Стакан при отсчетах держат в руке вертикально. Число отсчитанных делений наблюдатель заносит в книжку. Если количество вылитой из дождемера воды не займет даже половины нижнего деления стакана, наблюдатель пишет в книжке нуль, который указывает, что осадки были, но в малых количествах. Если при измерении осадков в осадкомере окажется больше 100 делений, измерения производят частями, сливая осадки несколько раз в стакан. В книжке все отсчеты записываются отдельно. До установки осадкомеры проверяют на отсутствие течи. Одновременно специальным шаблоном проверяют величину их приемной площадки. При проверке на течь осадкомер ставят на сухой лист бумаги и наполняют водой комнатной температуры. При обнаружении течи шов запаивают.

Наряду с осадками необходимо учитывать и сток со стволов. Для этого применяют приствольные воронки, сделанные из старых автомобильных покрышек или железа. Помимо приствольных воронок, к дереву можно прикреплять спирально расположенные лотки, охватывающие всю окружность ствола. По этим водосливным установкам вода поступает в специальные водоприемники, ее количество измеряется в миллилитрах. Приствольные водосливные установки прикрепляют к деревьям различной толщины. Для каждой четырехсантиметровой ступени толщины выбирают для учета по два-три дерева, средних по форме и размерам кроны. Кроны каждого дерева измеряют в шести направлениях. Измеряют также и диаметр деревьев. Для каждого характерного древостоя используют 10—15 приствольных воронок. Объем воды, стекшей по стволам, делят на площадь проекции кроны, выраженную в квадратных сантиметрах, и полученный результат переводят в миллиметры. Данные стока по стволам, выраженные в миллиметрах, умножают на число стволов в каждой ступени толщины, затем эти произведения суммируют и делят на общее количество деревьев на пробной площади или на 1 *га*. Полученная величина равняется числу миллиметров осадков, стекающих по стволам на поверхность почвы.

Поступающую через кроны или стекающую по стволам на поверхность почвы воду подвергают химическому анализу. Воду для анализа берут из стеклянных водоприемников.

В настоящее время промерзание и оттаивание почвы определяют при помощи мерзлотомера Данилина. Мерзлотомеры устанавливают в наиболее распространенных типах леса, в древостоях различного состава, возраста и различной сомкнутости, а также на прогалинах, лесосеках различной ширины и полях.

Глубину промерзания и оттаивания почвы определяют мерзлотомером по величине столбика замерзшей воды в резиновой трубке (типа

почвенных термометров), вбуравленной в землю на глубину до 160 *см*. Резиновую трубку наполняют дистиллированной водой. Внутри трубки пропущен пучок из четырех — шести хлопчатобумажных или льняных ниток. Эти нитки не позволяют столбику замерзшей воды перемещаться вниз. В период таяния снега следует установить величину оттаивания льда как в верхнем конце резиновой трубки, так и на нижней границе ледяного столбика. Мерзлотомер Данилина применим для районов с большой глубиной промерзания почвы. В районах, где глубина промерзания почвы не превышает 5 *см*, мерзлотомер Данилина неэффективен. Кроме того, раз в месяц глубину промерзания почвы корректируют шурфованием или же бурением. Степень промерзания почвы выясняется при трехкратном определении по ямам, вырытым лопатой при слабом и ломом при сильном промерзании почвы. Ямы роются на расстоянии 5—10 *м* одна от другой между кронами деревьев, вне сферы стока осадков в почву по ветвям. В каждом случае глубина ям на 20 *см* должна превышать глубину промерзания почвы. В период оттаивания почвы весной число ям увеличивается до пяти.

По степени промерзания почвы делятся на три группы:

1. Почва сильно промерзшая. При бурении бур скользит, не углубляясь в почву. При шурфовании почва крошится на мелкие куски и тверда, как камень.

2. Почва средне промерзшая. При шурфовании распадается на отдельные глыбы. Почву можно рыть ударами лопаты.

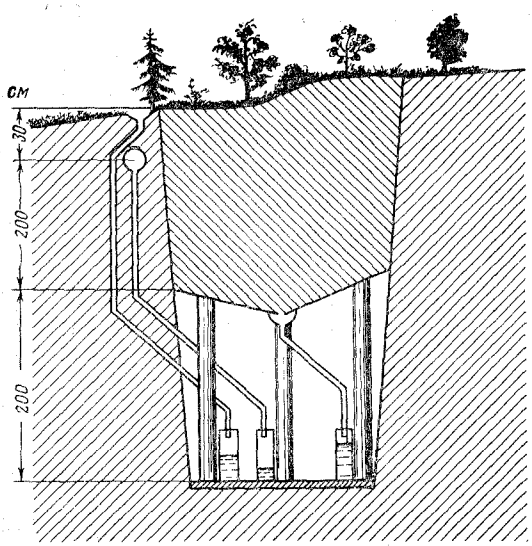
3. Слегка затвердевшая от мороза почва. Трудностей для земляных работ не представляет. Нижняя граница промерзания определяется по кристаллам льда, обнаруживаемым при помощи лупы.

Оттаивание почвы выясняется таким же методом. Следует лишь обращать внимание на то, что оно происходит и сверху, и снизу, поэтому глубину оттаивания надо регистрировать как с внешней, так и с внутренней стороны.

При проведении наблюдения желательно установить связь глубины и степени промерзания с суммой отрицательных температур, а оттаивания — с суммой температур положительных. Обнаруженную взаимосвязь для древостоев различных типов леса целесообразно изобразить графически, отложив на оси абсцисс время, а на оси ординат — степень промерзания почвы.

При гидрологических исследованиях для учета поверхностного стока, инфильтрации и впитывания воды в почву сооружают инфильтрационные площадки (рис. 2), элементарные площадки, комбинированные (рис. 3) и воднобалансовые, а также используют водосливы на естественно отграниченных малых и больших водосборах. Возможные размеры «микроплощадок» для изучения впитывания и стока: ширина 1 *м*, длина 2—5 *м*; элементарных площадок —200—6000 $м^2$, комбинированных —1000—12 000 $м^2$ и воднобалансовых —1000—10 000 $м^2$.

При экспедиционных исследованиях следует применять «микроплощадки», на которых сток учитывается применением искусственного дождевания. «Микроплощадки» с двух длинных сторон ограждаются досками шириной 25—30 *см*. Ширина досок увязывается с глубиной залегания в почве горизонта «В», в который доски углубляют на 5 *см*. Минимальная длина доски 2,1 *м*. При длине площадки 4 *м* с каждой ее стороны доски длиной 2,1 *м* укладывают внахлест. В нижнем конце площадки устанавливают лотки из листового железа длиной по 60 *см*. Один край лотка загибают под прямым углом. При ширине площадки 100 *см* в почве на одной и той же глубине устанавливают внахлест два лотка. Верхние лотки вставляют в вертикальную стенку траншеи на глубине 5 *см* от поверхности почвы, средние — на 25—30 *см*, нижние — на 50—60 *см*. Для облегчения вгона лотка в почву почвенным ножом прорезают щель, куда вставляют отогнутый край лотка, который углубляют на всю ширину края.



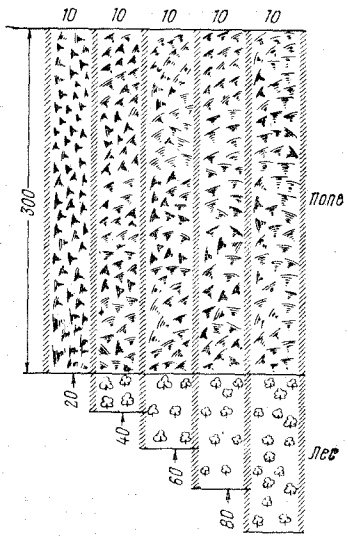


Рис. 2. Схема инфильтрационной площадки

Рис. 3. Комбинированные площадки в поле с врезом в лес на разную глубину (расстояние в *м*)

Все лотки устанавливают с уклоном к одному боку площадки, в конце лотка помещают водоприемник. Сток воды в процессе дождевания учитывается по прилагаемой форме.

Форма 1

Начало дождевания, часы, минуты	Перерыв дождевания, часы, минуты	Израсходовано воды в 5-минутный интервал, *л*	Начало поверхностного стока, часы, минуты	Начало внутрипочвенного стока, часы, минуты	Сток за отдельный отрезок времени	
					поверхностный	внутрипочвенный

Перед дождеванием вокруг площадок определяют влажность почвы с трех-, пятикратной повторностью по 10-сантиметровым слоям последовательно от поверхности в глубь почвы. Затем устанавливают объемный вес почвы, а в лаборатории — удельный вес твердой фазы почвы.

В 10 местах, взятых произвольно, но однородных с площадкой, описывают видовой состав покрова на площадках размером 0,25 $м^2$, срезают травяно-кустарничковую растительность, которую затем сортируют по видам и взвешивают. После этого мох и подстилку сдирают и также взвешивают, затем в алюминиевые стаканчики берут пробы подстилки и мха (отдельно) на влажность с пятикратной повторностью. Через 12 часов после дождевания почвенный покров и подстилку собирают с площадки, взвешивают, берут пробу на влажность мха и подстилки, а также влажность почвы по 10-сантиметровым горизонтам.

«Микроплощадки» закладывают в разных типах леса и древостоях различного состава, различного возраста и различной сомкнутости, а также на безлесных площадках, т. е. на полях и вырубках различной давности. Закладка площадок в разнообразных условиях помогает получить представление о гидрологических особенностях почв в древостоях и установить их гидрологические свойства.

Недостаток «микроплощадок» состоит в том, что они несколько преуменьшают количество впитывающейся в почву воды. Величина впиты-

вания воды в почву и грунт несколько полнее устанавливается при помощи элементарных площадок.

Элементарные площадки применяют с целью выявить сток в однородных условиях: на полях — при одинаковом рельефе, механическом составе почвы, одинаковом способе ее обработки, а в лесу — при однородной структуре почвы в различных по составу, возрасту и сомкнутости древостоях.

Располагая группой таких площадок, которые различаются одним каким-либо признаком или условием, гидролог получит возможность оценить влияние этого признака или условия на сток. Таким путем можно выявить влияние на сток уклона местности, состава растительности, методов агротехники почвы и т. п.

На элементарных стоковых площадках больших размеров количество воды, впитываемой в почву и грунт, выявляется полнее. При помощи элементарных стоковых площадок изучают в основном поверхностный сток и только в больших водосборных бассейнах учитывают как поверхностный, так и выклинивающийся грунтовый сток. В больших водосборных бассейнах на сток оказывает влияние новый фактор — испарение. Элементарные стоковые площадки позволяют тем лучше изучить поверхностный сток, чем больше размеры площадок. Однако с увеличением их площади сильнее проявляется действие различных факторов и изучение поверхностного стока заметно осложняется. Но все элементарные стоковые площадки дают возможность лучше выявить влияние конкретных условий стока и позволяют облегчить разработку мер по переводу поверхностного стока в грунтовый.

Наблюдения на стоковых площадках могут обеспечить хорошие выводы в тех случаях, когда речь идет о таких частных вопросах, как, например, потери стока и особенности его формирования в пределах склона, поля, занятого определенной культурой, вырубки или типа леса.

Наблюдения на элементарных стоковых площадках следует проводить очень точно, иначе влияние тех или иных факторов на сток не будет установлено. Стоковые площадки позволяют количественно определить зависимость поверхностного стока от характера склонов и особенностей почвы в разных типах леса и в древостоях различного состава, возраста и сомкнутости, а также на вырубках различных интенсивностей и размеров, от способов очистки лесосек, методов трелевки, а на полях— влияние крутизны склона, продольной и поперечной пахоты, вида культур и т. п.

На элементарных площадках необходимы длительные наблюдения, которые помогут выяснить влияние на сток различных метеорологических факторов (например, промерзания почвы, количества осадков, режима снеготаяния, интенсивности ливней и т. д.).

По целевому назначению и особенностям устройства элементарные площадки разделяются на три группы: 1) площадки для изучения поверхностного стока; 2) площадки для изучения водопроницаемости и влагоемкости почвы; 3) воднобалансовые площадки для изучения поверхностного грунтового стока.

У элементарной стоковой площадки характер рельефа и угол наклона должны быть одинаковыми на всем ее протяжении.

Перед устройством площадки тщательно провешивают боковые линии. В лесу на расстоянии 25 *см* в ту и другую сторону от визирной линии тщательно выбирают корни. На суглинистых почвах на глубину до горизонта В убирают весь слой почвы. В образовавшуюся траншею насыпают тяжелый суглинок, который тщательно трамбуют. Из суглинка устраивают также утрамбованный бортик. Допустимы бетонные бортики и бортики из просмоленных досок. Бетонные, бесспорно, долговечнее и прочнее. У верхнего конца площадки с ее внешней стороны устраивают отводную канаву для задержки воды, поступающей со стороны. В ниж-

нем конце площадки устраивают траншею, в которой монтируют водосборный лоток. Для лотка целесообразно использовать распиленные пополам цементно-асбестовые трубы. Над лотком со стороны площадки монтируют водосливные козырьки. Одна их сторона углубляется в почву, другая полностью закрывает прилегающий край лотка.

Над лотком из листового железа или досок устраивают крышу, чтобы предотвратить поступление в лоток атмосферных осадков. Вода по лотку поступает в павильон, заглубленный в землю. Во избежание образования сугробов снега в конце площадки, крыши павильонов, устраиваемых у нижнего конца лотка, возвышаются над поверхностью земли не более чем на 30 *см*. На лесных площадках, где не бывает сугробов снега, это требование можно не выполнять.

Через приемное отверстие в стенке павильона вода поступает в приемный бак. Водоприемные баки делают из металла. Они представляют собой четырехугольный бассейн, разделенный сверху на три отсека: приемный, водомерный и водосливной. В водомерном отсеке помещают поплавок самописца «Валдай». Все отсеки сообщаются между собой внизу.

Самописцы, регистрирующие уровень воды в водоприемном баке, устанавливают независимо от последнего, на особых кронштейнах, прикрепленных к стенке павильона.

При наблюдении за поверхностным стоком на площадках необходимо быть внимательным и точно учитывать количество воды, проходящей через приемный бак. После окончания весеннего стока самописцы следует снова выверить. Часовой механизм надо ежедневно заводить, чтобы самописец работал. Это позволит учесть сток во время ливневых осадков, особенно на стоковых площадках, а при затяжном дожде и на водосборных бассейнах.

Воднобалансовые площадки устраиваются в таких местах, где под площадкой имеется мощный водоупорный горизонт из глины или тяжелого суглинка. Если такой горизонт находится близко к дневной поверхности, по контуру площадок закладывают экран из плотной мятой глины толщиной не менее 25 *см*. Экран закладывают на всю толщину грунта до водоупорного слоя и заглубляют в него на 30 *см*. Верхнюю часть экрана заканчивают валиком, возвышающимся над поверхностью почвы на 20 *см*. В нижней части воднобалансовой площадки устраивают бетонную стенку, врезанную в водоупор. Ниже стенки делают павильон с водоприемными устройствами. Поверхностный сток собирают с обычного бетонного лотка, а грунтовый — при помощи железной трубы, расположенной на водоупорном слое. На воднобалансовой площадке водоприемные устройства для поверхностного и грунтового стока устанавливают отдельно. На этих же площадках строят колодцы для наблюдения за уровнем грунтовых вод. Необходимо предотвращать охлаждение стенок и дна колодца, в который помещают поплавок самописца. Чтобы устранить замерзание колодца, у лесных водосливов создают теплоизоляцию из подстилки и листвы на поверхности стенок колодца и трубы.

Комбинированные площадки делают так же, как и элементарные. От элементарных они отличаются в основном тем, что их нижняя часть уходит на то или иное расстояние в лес. Обычно серия прилегающих одна к другой площадок врезается в лес на 10, 20, 40, 60, 80 и 100 *м*. Врез комбинированных площадок в лес выявляет предельную ширину лесных водопоглотительных полос.

Основными гидрометрическими установками являются водосливы. Они обеспечивают высокую точность измерений, удобство эксплуатации и долговечность. Водосливы делают тонкостенными, с углом выреза 45—120°. Угол 45—60° применяют для расчетных расходов воды 150—200 *л/сек*, угол 60—90° — для расходов воды 200—1000 *л/сек*, угол 90—120° — для расходов воды свыше 1000 *л/сек*. Водосливные сооружения

бывают железобетонными и деревянными. Однако водосливные щитки всегда изготовляют металлическими.

Перед началом возведения водосливных сооружений составляют рабочий или технический проект с детальным гидравлическим, гидромеханическим и статистическим расчетом. При изыскании составляют крупномасштабный план (1 : 100; 1 : 200 или 1 : 500) участка. На плане отмечают место сооружения водослива, геологические данные по его створу, продольный профиль русла. К плану прилагают расчет максимального расхода воды. Размер сооружения и его водосливной части зависит от максимального расхода воды. Большое значение имеет также расчет фильтрации воды из верхнего бьефа (фильтрация, особенно при малых напорах воды, должна быть исключена).

Для установки самописцев необходимы будки, в которые мог бы войти наблюдатель. В будке желательно иметь столик и табурет. В зимние месяцы на пол будки укладывается 10—15-сантиметровый слой подстилки или листвы, который предотвращает промерзание колодца. Будки малых размеров нецелесообразны. Самописец в будке ставят на столбах, вкопанных глубже промерзаемого слоя почвогрунта (рис. 4). Труба, соединяющая его с колодцем, должна быть диаметром 8—10 *см*. Ее располагают над дном колодца таким образом, чтобы в колодец мог углубиться поплавок самописца. На сооружение водослива необходимо ставить реперные марки и систематически проверять их уровень. Внутри будки устанавливают печь-времянку, которую периодически протапливают. Для обнаружения фильтрации под водосливное сооружение или в обход его применяют флюоресциновый порошок (не более 10 *г*). Водосливные щиты необходимо систематически тарировать. Тарировку производят объемным способом при помощи предварительно тарированных переносных мерных сосудов (Урываев, 1953).

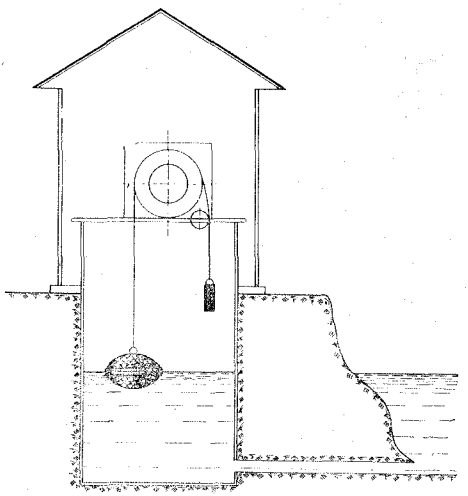


Рис. 4. Схема установки самописца «Валдай» в павильоне

Изучение стока на водосборных бассейнах преследует разнообразные цели. Вообще говоря, водосливные сооружения строят для определения величины стока в лесу и в поле, а также для выяснения влияния на сток различных типов леса, состава и возраста древостоев, различных способов и размеров вырубок. На полях при помощи водосливных сооружений выясняется влияние на сток разных типов почв, агротехнических мероприятий, различных видов культур и условий рельефа.

Столь разнообразные требования, предъявляемые к водосливным сооружениям, вызывают систематическое усовершенствование их конструкций и способов учета поступающей к ним воды.

Влияние лесистости на поверхностный сток нельзя выявить по комбинированным и воднобалансовым площадкам. Эту задачу могут решить только водосборные бассейны площадью от 0,3 до 1 $км^2$ или в исключительных случаях 0,15 $км^2$. Серии водосборных бассейнов ориентируются водостоками на северные румбы, а склоны — на запад и на восток или же на западные, но со склонами на северные и южные румбы. Склоны должны иметь одинаковые почвенно-грунтовые условия, быть без залегания известняковых или меловых отложений вблизи поверхности

почвы и не покрыты с поверхности мощным слоем суглинка или глины.

При лесистости около 20% лес захватывает по периферии водосбора бровки балок, затем прерывистыми полосами развивается по всей длине склонов и куртинами до 0,05—0,1 *га* в верховьях, средней части и в конце балок. Для учета стока в конце избранного водосборного бассейна сооружается треугольный водослив с самописцем для учета стекающей воды.

При лесистости около 40% лес куртинами располагается по берегам временного водотока, прерывистыми полосами разной ширины от 10—30 *м* на продольных склонах и по бровкам балок.

При лесистости около 60% лес развивается сплошь в верховьях балок до $^1/_3$ их длины, в конце балок, вдоль склонов и выходит почти на всем протяжении на бровки склонов. Необлесенная площадь составляет около 30—40% и отличается неодинаковой шириной.

При 80% лесистости прогалины расположены в различных частях водосбора. Нередко на склоне одной экспозиции они занимают бóльшую площадь, а на другой меньшую. Бровки склонов почти сплошь покрыты лесом, балки или лога сплошь облесены.

После обработки данных по стоку коэффициенты подвергаются некоторому выравниванию графическим способом или по таблице, характеризующей зависимость коэффициента стока от процента лесистости.

Работа на водосборах позволяет выяснить изменение стока не только в зависимости от лесистости, но и от механического состава почвы, глубины залегания уровня грунтовых вод, а в зональном разрезе — от генетического типа почв и степени заболоченности местности.

На малых водосборах может быть выяснена роль горизонтального расчленения водосборных бассейнов, выраженная длиной гидрографической сети на 1 $км^2$ площади.

Испарение с поверхности почвы и транспирацию травяной растительностью определяют по испарителям Попова и видоизмененным испарителям Рыкачева с круглым сечением, равным 500 $см^2$, и высотой 50 *см*. Видоизмененный испаритель Рыкачева имеет два дна: верхнее, продырявленное, и нижнее, сплошное. В пространстве между ними скапливается просочившаяся вода. Измененный испаритель Рыкачева имеет футляр сечением несколько больше испарителя. Футляр закапывают в почву, и в него вставляют испаритель, заряженный монолитом почвы с ненарушенной структурой.

Комплект испарителя Попова представляет собой две пары сосудов цилиндрической формы из оцинкованного железа. Каждая пара состоит из наружного и внутреннего сосудов. Внутренние сосуды обеих пар заряжаются монолитом почвы. По своему устройству внутренние сосуды совершенно тождественны (высота 25 *см*, площадь сечения 500 $см^2$). Дно этих сосудов изготавливают из латунного сита с ячейками размером 0,25—1,0 *мм*. У одного наружного сосуда ситообразное дно, у другого — глухое.

Сосуд с дном из латунного сита, закрытый вместе с вставленным в него внутренним сосудом, служит лизиметром. Монолит почвы, находящийся во внутреннем сосуде, через двойное сито капиллярно замыкается с нижележащими слоями почвы. Благодаря этому вода может свободно передвигаться вверх и вниз.

Сосуд с глухим дном служит эвапорометром. На его дно сначала устанавливают водосборный сосуд, в который вставляют внутренний сосуд с монолитом почвы. В этом сосуде совершенно исключена возможность передвижения влаги как из монолита в нижележащие слои, так и из глубоких слоев к монолиту, т. е. прибор учитывает лишь суммарную величину испарения с поверхности почвы и осадков. При каждом взвешивании сосуды с монолитами меняют местами: сосуд, бывший в эвапорометрическом положении, ставится в лизиметрическое. У сосудов с глу-

хим дном необходимо хорошо пропаивать не только вертикальный шов, но и швы дна.

Основной недостаток испарителя состоит в том, что металлическая сетка в дне наружного и внутреннего сосудов не обеспечивает надлежащего стыка почвенного монолита с нижележащими слоями. Монолит оказывается как бы изолированным от почвы, вследствие чего показатели испарителя отклоняются от действительных. Поэтому мы пользовались видоизменным испарителем Рыкачева.

В испаритель закладываются представители тех видов травяного покрова, которые чаще всего встречаются, причем в каждый испаритель помещают монолиты только с экземплярами одного вида. Для каждого вида покрова заряжается по два испарителя. Испарители взвешивают два раза в сутки — в 7 и 19 часов.

Если между доньями испарителя после дождей накопилась вода, его первоначально взвешивают с водой, затем воду выливают через отверстие верхнего дна и снова взвешивают.

Учет испарения с травяного, мохового, мертвого покрова и подстилки начинают после исчезновения снега и заканчивают в конце ноября.

Испарение с покрова и почвы определяют по формуле:

$$E = 0{,}02\,(q_1 - q_2)' - m + p,$$

где q_1 — предыдущий вес испарителя (*г*); q_2 — последующий вес испарителя; m — просачивание воды (*мм*); p — количество осадков (*мм*); 0,02 — множитель для перевода количества испарившейся влаги из граммов в миллилитры для испарителей площадью 500 $см^2$.

В зимнее время определяют испарение со снегового покрова. Сосуды со снегом взвешивают два раза в сутки: утром и вечером. Ветреные дни и дни с осадками из расчета испарения исключаются.

Одновременно с учетом испарения и транспирации покрова ведут наблюдения за влагоемкостью подстилки и мха. Для этого на металлические латунные сетки (с ячейками размером 1 *мм*), оправленные в деревянные рамы размером 0,5×0,5 *м*, укладывают моховой покров и подстилку, которые сдирают с поверхности почвы целиком, без нарушения естественного состояния покрова. На такие же сита без нарушения структуры укладывают и мертвую подстилку.

Для учета количества влаги, проникшей после дождя сквозь подстилку, под сетки подкладывают железные листы, края которых загнуты по размерам рамы с сеткой. Вода с железных листов стекает в особые приемники, где измеряется ее количество. Сетки взвешивают два раза в сутки — в 7 и 19 часов. При двукратном взвешивании можно определить не только испарение с покрова, но и конденсацию им влаги ночью.

Изучение влажности почвы — неотъемлемая часть лесогидрологических исследований. Порядок определения влажности почвы и запись ведутся по форме 2.

Форма 2

Журнал определения влажности почвы

Дата взятия образцов и номер скважины	Глубина взятия образца, *см*	Вес пустого стаканчика, *г*	Вес стаканчика с сырой почвой, *г*	Вес стаканчика с сухой почвой, *г*	Вес навески (сухая почва), *г*	Вес воды (убыль после просушивания), *г*	Влажность, % на сухую почву	Примечание (температура почвы, глубина промерзания, мощность снегового покрова, глубина промачивания, характер поверхности почвы, фаза развития растений и т. д.)

Влажность почвы следует изучать по генетическим горизонтам. Для удобства подсчетов запасов влаги образцы почв для определения влаж-

ности берут отдельно для подстилки, затем с глубины 0,5 *см* и далее через 10 *см* до глубины 60 *см* включительно, после чего образцы начинают брать с каждых 20 *см* до глубины 5—6 *м* от поверхности почвы. Каждый 10- и 20-сантиметровый слой, из которого берут образцы для определения влажности почвы, относится к тому или иному генетическому горизонту, обозначенному индексом.

Влажность почвы определяют для наиболее распространенных на водосборном бассейне типов леса и в древостоях различного возраста, состава и сомкнутости, причем наибольшее внимание обращают на те участки леса, которые наиболее сильно влияют на гидрологический режим водосборного бассейна. Влажность почвы определяют иногда через 15 дней, однако предпочтительнее определять ее ежемесячно. В каждый прием образцы на влажность почвы берут с пяти-, шестикратной повторностью в местах с одинаковой морфологией и однородным механическим составом почв. Чтобы получить достоверные данные, влажность почвы необходимо изучать в течение 10 лет на одной и той же почве, в одном и том же древостое.

На всех участках, где исследуют водный режим почв, обязательно изучают все водно-физические свойства почвы.

Абсолютные данные влажности почвы нужно оценивать самостоятельно для каждого генетического горизонта и подгоризонта. При этом следует исходить из величины его максимальной гигроскопичности и полной влагоемкости (полную влагоемкость определяют без нарушения структуры почвы).

Запасы влаги в слое почвы толщиной 10 *см* определяют по формуле:

$$B = ab,$$

где a — средний процент влажности почвы в слое толщины 10 *см*; b — объемный вес почвы в этом слое.

Общий запас влаги в исследуемой толще почвы определяют суммированием запасов во всех 10-сантиметровых горизонтах. Величину транспирации древостоя вычисляют по формуле:

$$T = B_o - B_1 + O_c + C_c - U_{сумм} - O - C,$$

где T — транспирация древостоев совместно с транспирацией подроста; B_o — запас влаги в почве в начале периода наблюдений; B_1 — запас влаги в почве в конце периода наблюдений; O_c — осадки под пологом леса; C_c — сток осадков в почву по стволам; $И_{сумм.}$ — суммарное испарение травяной растительностью и моховым покровом; O — отток грунтовых вод; C — сток поверхностный.

Все величины берут в миллиметрах. Аналогичным образом определяют транспирацию и сельскохозяйственных угодий.

Транспирацию можно определять термовесовым способом Л. А. Иванова: взвешиванием на специальных весах веточек немедленно после срезания их с дерева и через 3 минуты после подвешивания к месту среза. За время между взвешиваниями определяют температуру, относительную влажность воздуха, облачность и скорость ветра.

Так как между температурой воздуха и интенсивностью транспирации существует прямая связь, Л. А. Иванов составил специальную таблицу зависимости интенсивности транспирации от температуры воздуха. Под интенсивностью транспирации всегда подразумевается величина потери воды в миллиграммах на 1 *г* сырого веса листьев в 1 час: *мг*/1 *г*·*час*.

Чтобы установить затрату воды на транспирацию, необходимо определить транспирационное число, выражающее собой транспирацию 1 *г* зеленой сырой массы за 1 минуту или за весь транспирационный период.

В стволах содержится большое количество воды, меняющееся от основания к верхушке и от периферии к центру. У деревьев с хорошо дифференцированной ядровой древесиной воды в ядре меньше, чем в забо-

лони. У большинства деревьев содержание воды в древесине подвержено большим сезонным изменениям. В условиях средней полосы стволы деревьев содержат максимум воды весной (80% сырого веса) перед раскрыванием почек. В течение лета количество воды уменьшается и достигает минимума в конце августа — начале сентября, т. е. перед началом листопада (45—50% сырого веса). В ноябре количество воды снова повышается до 70% и на этом уровне держится всю зиму. В течение суток максимальное количество воды бывает перед восходом солнца, минимальное — около 16—17 часов.

ВПИТЫВАНИЕ И ИНФИЛЬТРАЦИЯ ВОДЫ В ПОЧВУ

Для определения коэффициента впитывания и инфильтрации имеются полевые и лабораторные методы. Полевой метод нами осуществлялся прибором М. И. Блинова (рис. 5). Он состоит из расходного бака с водо-

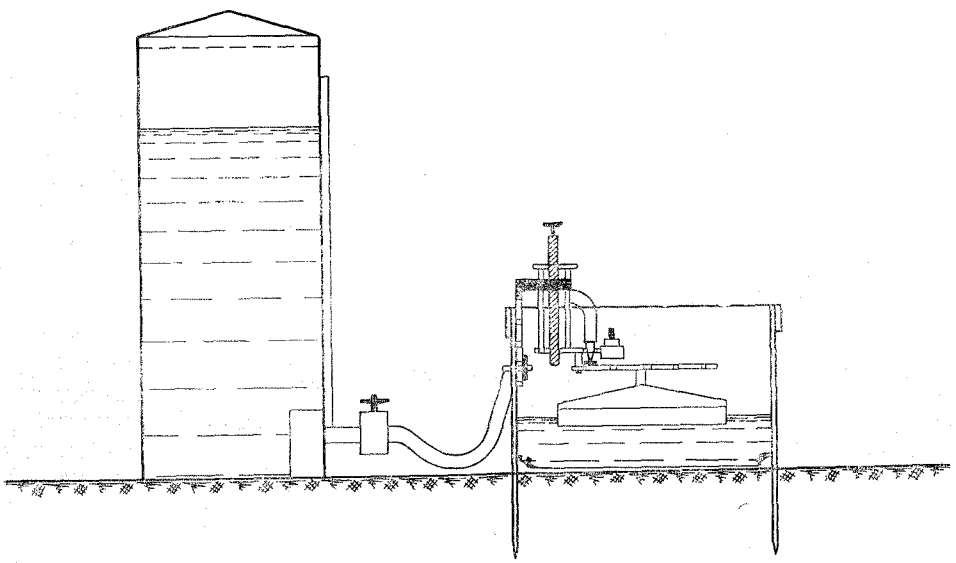


Рис. 5. Прибор М. И. Блинова

мерной трубкой, регулятора с поплавком, позволяющим поддерживать постоянный слой воды, стального цилиндра с решетами, резинового шланга. Кроме прибора Блинова для определения коэффициента впитывания и фильтрации необходимо иметь: бочку для подвоза воды, ведро, литровые кружки, марлю, термометр для измерения температуры воздуха, термометр для измерения температуры воды, кувалду, маленькую шанцевую лопату, часы, миллиметровую линейку и деревянный брус.

Прибор Блинова устроен так, что цилиндр и расходный бак имеют одинаковое сечение, равное 0,1 *м*^{2} (диаметр 35,7 *см*), деление водомерной трубки диаметром в 1 *см* соответствует 1 *л*.

При любых лесогидрологических исследованиях необходимо детально изучать гидрологические условия местности, чтобы получить ясное представление о глубине залегания грунтовых вод, мощности водоносного горизонта и его дебите. Наряду с этим следует определить направление грунтового потока, глубину залегания и рельеф водоупорной породы. В процессе гидрогеологических исследований необходимо проводить гидрогеологическую съемку, опытно-инфильтрационную откачку и налив воды в скважину, а также наблюдения за режимом грунтовых вод.

Цель гидрогеологической съемки — изучение геологического строения местности и определение водоносных горизонтов грунтовых вод. При

изучении геологического строения местности необходимо исследовать все естественные обнажения и в дополнение к этому провести специальные буровые работы. Н. С. Бирюков (1959) буровые работы при гидрогеологической съемке рекомендует проводить следующим образом. На местности закладывают треугольник буровых скважин со сторонами не менее 100 *м*. Скважины бурят до водоупорного горизонта грунтовых вод, определяя в процессе бурения геологический возраст и литологический состав пройденных пород, глубину залегания и мощность водоносного горизонта, а также направление грунтового потока.

Прежде чем определить направление грунтового потока, по сторонам треугольника проводят нивелировку, во время которой устанавливают отметки над уровнем моря для каждого угла и уровень грунтовых вод, пересчитанный на высотные отметки. После этого направление грунтового потока определяют графически.

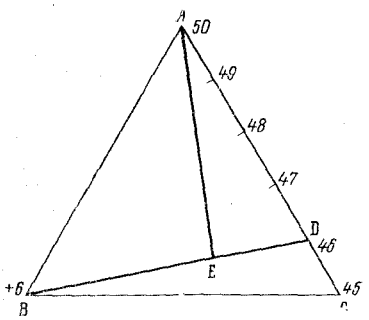


Рис. 6. Определение направления грунтового потока по трем точкам

Допустим, что отметка уровня воды в точке A — 50 *м*, в точке C — 45 *м* и в точке B — 46 *м*. Разделив прямую AC на пять равных частей (соответственно превышению точки A над точкой C) и соединив затем точку D, соответствующую высотной отметке 46 *м*, с точкой B, имеющей ту же высотную отметку, получим линию залегания равной высоты, т. е. линию простирания BD (рис. 6). Перпендикуляр AE, опущенный на прямую BD, даст наибольшее падение, определяющее направление потока AE. Деля превышение точки A над точкой E, равное a, на расстояние AE, равное l, находим уклон грунтового потока по формуле:

$$i=\frac{d}{l}.$$

Установив уклон грунтового потока, перпендикулярно к направлению потока закладывают первый створ буровых скважин. По этим скважинам определяют напластование пород и глубину залегания грунтовых вод в разных точках исследуемого района. Затем перпендикулярно к первому ряду закладывают второй ряд буровых скважин. По второму ряду определяют протяженность водоносного горизонта по простиранию потока. Затем параллельно первому ряду закладывают еще два створа буровых скважин, чтобы выявить сложность геологического строения. Буровые скважины закладывают с таким расчетом, чтобы они отразили все особенности рельефа и состава растительности (леса, луга, пашни и болота). Особое внимание следует обратить на лесную растительность и взаимосвязь уровня грунтовых вод с лесом и сельскохозяйственными угодьями. Поэтому очень важно один створ заложить в поле и в лесу перпендикулярно к стене леса. При закладке последнего створа буровых скважин надо учесть различие в типах лесов и в составе и возрасте древостоев с целью выявить влияние этих особенностей на изменение уровня грунтовых вод.

В процессе бурения ведется описание пройденных пород по форме 3.

После гидрогеологических исследований определяют дебит скважин и коэффициент фильтрации водоносных пород.

Форма 3

Область Район Скв. №

(Подробное указание местонахождения)

Абсолютная высота места заложения или другие высотные данные

Геологический возраст и генетический тип породы	Описание пройденных пород	Глубина залегания, *м*		Мощность слоя, *м*	Глубина появления воды, *м*	Установившийся уровень вод, *м*	Номер образца
		кровли	подошвы				

Для этого выбирают специальный участок, на котором удобно сбрасывать и подводить воду, отводят на нем место для центральной скважины, а также для нескольких наблюдательных скважин. Расстояние от центральной скважины, через которую происходит откачка или налив воды, до наблюдательных скважин зависит от водовмещающей породы и изменяется по закону геометрической прогрессии. Для плохо фильтруемых пород оно равняется 2, 4, 6, 8, 16 *м*, для хорошо фильтруемых — 5, 10, 20, 40 *м*. Устья всех скважин необходимо занивелировать, а расстояние между шурфами точно измерить.

Центральная скважина оборудуется обсадными трубами. Часть обсадной трубы, находящуюся в водоносном слое, необходимо перфорировать и снабдить фильтрационной сеткой на всю мощность водоносного слоя.

Наблюдательные скважины доводятся до уровня центральной скважины. Если дебит воды в скважине незначительный, откачиваемые воды учитываются мерным сосудом, при большом дебите — по числу движений поршня во время работы насоса. Если работа мешает замеру в центральной скважине, рядом с ней закладывают контрольную скважину, в которой и замеряют уровень воды.

Откачку ведут в четыре приема: прокачка скважины для образования с наружной стороны фильтрационной сетки естественного фильтра; откачка скважины при первом понижении уровня воды, откачка при втором понижении уровня воды, откачка при третьем понижении уровня воды.

До начала прокачки замеряют статический уровень во всех скважинах, после чего пускают в ход насос и отмечают время появления из насоса воды. В процессе откачки воды при каждом понижении уровня замеряют уровни воды во всех скважинах и ведут учет количества откачиваемой воды. Результаты наблюдений за уровнем воды во всех скважинах во время откачки заносят в журнал (форма 4).

Форма 4

Журнал опытной откачки воды

Номер буровой скважины	Расстояние от центральной скважины, *м*	Глубина скважины, *м*	Время замера (число, часы, минуты)	Сведения о начале и окончании откачки	Глубина уровня воды, *м*	Отметка уровня воды, *м*	Расход воды при откачке, *м³/сек*	Примечание

Для обработки полученные данные сводят в журнал, составленный по форме 5.

Коэффициент фильтрации подсчитывают по формуле:

$$K=0{,}73V\frac{\lg\frac{x}{r}}{y^2-h}\ м^3/\text{сутки},$$

где q — дебит центральной скважины, $м^3$/сутки; y — высота слоя воды или ордината депрессионной поверхности в наблюдательной скважине, *м*; h — то же, в центральной скважине; r — радиус центральной скважины, *м*; x — расстояние между наблюдательной и центральной скважинами, *м*.

Форма 5

Опытный участок №

Время откачки от... до... 19... г. Продолжительность откачки .....*час*

При понижении уровня в центральном колодце

на... *м*. Радиус центрального колодца... *м*. Дебит при откачке... $м^3/сек$.

Радиус депрессионной воронки... *м*.

Номер скважины	Расстояние от центра, *м*	Отметка уровня воды до откачки, *мм*	Отметка уровня воды при откачке, *мм*	Отметка дна центрального колодца, *мм*	Понижение уровня воды, *мм*	Высота слоя воды в скважине при откачке, *мм*	Примечания (способ откачки, способ замера дебита, перерывы в откачке скважины и пр.)

Основное внимание надо обращать на изучение режима грунтовых вод.

Под режимом грунтовых вод принято понимать явления, характеризующие изменение их состояния и положения во времени и в пространстве под влиянием климатических, гидрологических, геологических, почвенных, биогенных условий и различных искусственных факторов, вызывающих колебания уровня грунтовых вод, изменение их дебита, скорости движения, химического состава.

Большое влияние на режим грунтовых вод оказывает мощность зоны аэрации, которая, в свою очередь, тесно связана с глубиной залегания грунтовых вод. При близком залегании грунтовых вод от поверхности почвы годовые колебания их уровня в естественных, не нарушенных деятельностью человека условиях обычно невелики. Они редко превышают 18—20 *см*. Следует иметь в виду, что колебания уровня грунтовых вод бывают действительные, или истинные, и кажущиеся. Первые связаны с изменением количества воды в водоносном горизонте. При кажущемся изменении уровня грунтовых вод приход и расход воды в водоносном горизонте равны, так как колебания вызваны изменением атмосферного давления воздуха в зоне аэрации под воздействием просачивающейся сверху воды, а также под влиянием температуры почвы в зоне аэрации или же при переводе воды из капиллярного состояния в гравитационное. Кажущиеся и истинные колебания уровней грунтовых вод, накладываясь друг на друга, вызывают более сложный ход колебаний уровня.

Существенное воздействие на режим грунтовых вод оказывает состав и скорость роста растительности. Влияние лесной растительности очень сложно, изучение его требует длительных стационарных наблюдений, перед началом которых необходимо провести детальные исследования геологических, геоморфологических и гидрологических условий местности, условий, определяющих характер залегания грунтовых вод. Наблюдательные скважины оборудуются обсадными трубами и фильтром,

Журнал наблюдения за режимом вод

Дата	Часы, минуты	Глубина уровня воды от поверхности земли, *м*	Относительная (абс.) отметка уровня воды	Отметка о взятии пробной воды для анализа дебита воды и температуры	Состояние погоды	Сведения о паводках и т. п.	Состояние пункта и необходимость ремонта

наблюдения за режимом грунтовых вод в шурфах, а тем более в бытовых колодцах не рекомендуются.

Наблюдения за уровнем грунтовых вод на наблюдательных точках, находящихся в наиболее типичных условиях местности в отношении залегания, питания, расхода и движения грунтовых вод, проводят ежедневно, а в удаленных местах ежедекадно. Наблюдения за суточными колебаниями производят в 7, 13 и 19 часов. Уровни грунтовых вод замеряются водомерными или контактными рейками, хлопушками, а при интенсивных колебаниях уровня — самописцами. Результаты наблюдений записываются в журнал. Пробы воды для исследования отбираются после непродолжительной откачки воды из скважины. Объем откачиваемой воды должен быть не менее чем в два раза больше первоначального объема в скважине. Для пересылки проб применяются чистые, трижды прополосканные подлежащей исследованию водой стеклянные бутылки с притертыми пробками. Рекомендуется на месте определять pH, содержание HCO_3, свободной CO_2, Fe.

ГЛАВА V

ИЗУЧЕНИЕ ВЫСШЕЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Фитоценоз в системе компонентов биогеоценоза и их связях играет особенно важную роль. Он определяет пространственные границы биогеоценоза, его структуру и облик, внутренний климат, состав, обилие и распределение животных, микроорганизмов, особенности и интенсивность материально-энергетического обмена всей системы биогеоценоза. В связи с этим подробное изучение фитоценоза является обязательной частью любого биогеоценологического исследования. Аспекты такого исследования могут быть весьма разнообразны и в полной мере сейчас, вероятно, трудно осуществимы. В общей форме задача сводится к решению следующих важнейших вопросов.

1. Определение роли фитоценоза в накоплении органических веществ и энергии и превращениях вещества и энергии в общей системе биогеоценоза (узловой вопрос).
2. Определение характера и степени воздействия фитоценоза на остальные компоненты биогеоценоза.
3. Определение роли фитоценоза в динамике биогеоценозов.
4. Определение характера и степени воздействия фитоценоза на соседние биогеоценозы.
5. Определение влияний других участников биогеоценоза на свойства, особенности и эффект биогеохимической работы фитоценоза.
6. Определение формы, способов и средств прямого и косвенного воздействия на фитоценоз со стороны хозяйственной деятельности человека с целью повышения биологической продуктивности биогеоценоза и усиления других его полезных свойств.

Конкретное содержание исследований, равно как их объем, могут, конечно, меняться в зависимости от целевого назначения работы, природных особенностей района исследований, природы изучаемых биогеоценозов, финансовых возможностей, оборудования и наличия соответствующих специалистов. Во всех случаях, однако, исследование фитоценоза как компонента биогеоценоза должно строиться на основе широкого использования количественных методов изучения. Глазомерных оценок, словесных описаний свойств и особенностей фитоценозов, которые еще широко применяются при геоботаническом изучении растительного покрова и описаниях ландшафтов, при биогеоценотическом подходе к фитоценозу явно недостаточно. Недостаточны также кратковременные наблюдения и эпизодические оценки изучаемых свойств и признаков фитоценоза, поскольку фитоценоз не статичен, а подвержен разнообразным сезонным, годовым и вековым изменениям. По своему характеру биогеоценологическое изучение фитоценозов — процесс длительный и органически связанный со стационарным характером исследований.

Биогеоценологическому анализу подлежат как внешние признаки фитоценозов, так и их разнообразные связи, свойства, процессы. Остановимся на наиболее существенных из них.

ВИДОВОЙ СОСТАВ ФИТОЦЕНОЗА

Видовой состав фитоценоза — обязательный вопрос любого биогеоценологического исследования и изучается с предельной полнотой как в смысле учета состава видов, населяющих изучаемое сообщество, так и

их обилия. Дело в том, что от состава растений в сильнейшей степени зависит роль фитоценоза в материально-энергетическом метаболизме биогеоценоза, поскольку разные виды растений, в силу экологических особенностей своих связей с окружающей средой, достаточно специфичны по своей биогеохимической работе и трансформации среды своего обитания.

Особому вниманию подлежат автотрофные растения, создающие первичную органическую продукцию и начинающие в биогеоценозах биологический цикл превращений энергии и вещества. Инвентаризация их должна вестись на уровне видов, а если представляется возможным, то и на уровне более мелких таксономических единиц. Различие в составе последних иногда может иметь не меньшее биогеоценологическое значение, чем различие в составе видов. Например, дубовые леса, образованные рано- и позднораспускающимися формами дуба, отличаются настолько существенно разным ходом биогеоценотического обмена, что заслуживают разделения на разные типы леса, даже при крайнем сходстве условий среды (Елагин, Матвеева, Зворыкина, 1952; Зворыкина, Елагин, 1965).

Хотя в большинстве фитоценозов суши главное значение в составе, строении и биогеоценотической работе сообществ имеют высшие автотрофные растения, тем не менее очень существенной может быть роль и низших автотрофов — лишайников и водорослей (особенно в азотном режиме почв), отчего инвентаризация их, несмотря на специфические трудности их систематики, должна осуществляться в биогеоценологических исследованиях неуклонно и с полным охватом.

Наряду с автотрофами подробно должен учитываться видовой состав и гетеротрофных растений (паразитов и сапротрофов), особенно грибов, ввиду их трудно переоценимого значения в трансформации первичного органического материала, разложении растительных остатков и процессах водно-минерального питания многих высших растений. Внимание к этим участникам фитоценозов в биогеоценологических исследованиях тем более необходимо, что в практике геоботанической работы они обычно совершенно не учитываются и материалы о их разнообразии в растительных сообществах накапливаются поэтому досадно медленными темпами.

При изучении состава этой группы растений надо особенно иметь в виду разновременность появления и развития разных видов грибов, отчего инвентаризацию их необходимо повторять неоднократно в течение всего вегетационного периода (подробности см. ниже, глава VI). В заключение подчеркнем, что если геоботанические исследования растительных сообществ еще могут как-то обходиться без подробного учета грибного населения, то биогеоценологический анализ фитоценозов невозможен без самого тщательного изучения всех групп грибов. Поскольку систематика грибов представляет определенные трудности и требует специальной подготовки, целесообразно в комплекс специалистов, занятых исследованием биогеоценозов (особенно лесных), включать специалистов-микологов.

Вторым важным моментом в изучении видового состава фитоценозов является определение доли участия в сложении растительного сообщества выявленных при инвентаризации видов и форм. Биогеоценотически это особенно важно, поскольку структура фитоценоза и биогеоценоза, их границы, масштаб и общее направление биогеоценотического обмена в первую очередь зависят от господствующих массовых видов растений и ими определяются. В геоботанике для определения количественных соотношений видов в фитоценозах разработан ряд методов. Наиболее популярны из них метод глазомерной оценки численного обилия отдельных видов (шкала Друде и ее модификации, для грибов — шкала Гааса) и метод глазомерной оценки количественных соотношений растений

определением площади покрытия или проективного покрытия ими поверхности почвы. С биогеоценологической точки зрения интереснее, конечно, методы, дающие возможность получать более точные количественные показатели о степени участия каждого вида в сложении фитоценоза, хотя они технически более сложны и трудоемки. Таковы: метод прямого подсчета числа растений на единице площади — квадратный метр, ар, гектар, в зависимости от жизненной формы растений и типа сообщества; метод объемных соотношений, широко применяемый и хорошо разработанный в таксации лесов для вычисления участия растений в сложении фитоценоза, дающий возможность судить о количественных соотношениях растений по производимой ими массе органического вещества (урожаю) за известный период времени. Последний метод особенно важен для биогеоценологии, поскольку может дать достаточно высокой точности материал для расчетов, связанных с определением различных статей материально-энергетического обмена изучаемого биогеоценоза. Подробнее этот метод рассмотрен ниже, применительно к задачам, связанным с изучением фитомассы. Что же касается других упомянутых приемов изучения количественных соотношений растений сообщества, то ввиду широкой известности этих методов нет необходимости в данной книге на них останавливаться, тем более что их техника достаточно подробно рассматривается в своих достоинствах и недостатках в ряде широко распространенных учебных руководств (Марков, 1962; Шенников, 1964), монографиях (Ярошенко, 1953, 1961; Быков, 1957) и специальных методических пособиях (Алехин и др., 1925; Раменский, 1937, 1938; «Методика полевых геоботанических исследований», 1938; Браун, 1957; Корчагин, 1964). Наряду с этим нельзя не подчеркнуть несовершенство современных методов количественной оценки роли отдельных видов в сложении и жизни растительных сообществ и необходимость их дальнейшего развития и совершенствования. Особенно это относится к грибам, суждение об обилии которых строится на учете только плодовых тел, отличающихся большей частью недолговечием и непостоянством выявления.

Изучение видового состава фитоценозов, равно как и всех других их свойств, при биогеоценологических работах должно проводиться на точно фиксированных в своих границах пробных площадях с тем, чтобы все показатели изучаемого фитоценоза можно было рассчитать на единицу площади (ар, гектар). Размер пробных площадей может быть разным, что зависит от характера жизненных форм, образующих растительное сообщество, богатства видового состава, сложности структуры, однако он не должен быть меньше минимальной площади выявления изучаемого типа фитоценоза.

СТРУКТУРА ФИТОЦЕНОЗА

Различают вертикальную структуру фитоценоза и горизонтальную структуру, или сложение. Первая является результатом ассоциирования растений, существенно различающихся по высоте, и оформляется в сообществе в виде разновысотных слоев — ярусов; вторая, являясь следствием разных причин (неравномерность заселения и разрастания видов, мелкая неоднородность территории, занятой ценозом, неоднородность деятельности человека и др.), выражается в неоднородности (мозаичности) пространственного размещения масс растений (по составу, густоте и пр.) по площади, занятой фитоценозом.

Анализ структуры фитоценоза имеет первостепенное биогеоценотическое значение и является обязательным разделом в каждом биогеоценологическом исследовании. Напомним, что ярусное распределение растений — каркас для вертикальной дифференциации и всех других компонентов биогеоценоза, а горизонтальная анизотропность (мозаичность) сложения растительного сообщества служит основой для диффе-

ренциации биогеоценотических парцелл (Дылис и др., 1964). Для правильного понимания связей фитоценоза с другими участниками биогеоценоза, а также для расчетов различных сторон биогеоценотической деятельности фитоценоза мало, однако, простого перечисления имеющихся синузий, а необходимо получение достаточно точных количественных показателей об удельном весе каждой из них как в сложении сообщества, так и в процессах материально-энергетического обмена. В этом отношении очень важно иметь сведения о площади, занимаемой в фитоценозе каждой синузией, видовом составе образующих их растений, их размерах, возрасте, жизненности, густоте стояния, проективном покрытии, сложении.

Крайне необходимы, особенно для расчетов обменных связей с другими компонентами биогеоценоза, данные о количестве фитомассы каждой синузии и ее сезонной и годичной динамике. Выраженная в весовых единицах фитомасса синузии сообщества даст наиболее объективное, математически сравнимое представление о подлинной роли ее в общем балансе производимого фитоценозом органического материала. Несмотря на техническую сложность и крайнюю трудоемкость этой работы, ее все же надо усиленно проводить при биогеоценологическом изучении природы. Определение других отмеченных показателей структурных частей фитоценоза не затруднительно и методически хорошо освещено в упомянутых выше руководствах по геоботанике. Сейчас отметим только, что мало практикуемое пока определение площадей, занимаемых каждой синузией фитоценоза, может быть достигнуто с вполне удовлетворительным результатом или сплошным картированием опытных площадей, или регистрацией синузий на большом количестве размещенных на площади точек.

Вторым способом задача решается быстрее и проще, чем картированием, и в то же время довольно точно, если число точек будет достаточно велико, во всяком случае не менее 100—200, как это видно, например, из приведенных данных. Опыт показывает, что определение площадей парцелл в лесах по этому способу отнимает не более 20—30 минут на каждую пробную площадь размером 0,3—0,5 *га*, а на работу методом картирования с последующим планиметрированием контуров требуется 1—2 дня.

Сравнение результатов определения площадей (в %), занимаемых отдельными биогеоценотическими синузиями в волосистоосоковом дубоельнике, различными приемами:

Парцелла	Картирование	Регистрированные точки		
		100	200	400
Елово-волосистоосоковая	61,7	62,0	59,5	60,25
Елово-кисличная	20,6	20,0	20,5	21,25
Крупнопапоротниковая в окне	4,2	3,0	3,5	3,5
Дубово-снытевая	3,4	5,0	4,5	3,5
Елово-костянично-пальчатоосоковая	3,3	3,0	4,0	3,5
Елово-щитовниковая	1,9	3,0	2,0	2,25
Дубово-осиново-зеленчуково-медуничная	2,0	3,0	2,5	2,5
Березово-елово-мертвопокровная	1,3	—	1,5	1,0
Лещиново-щитовниковая	0,9	1,0	1,5	1,25
Осиново-снытевая	0,4	—	—	0,25
Снытевая в окне	0,3	—	0,5	0,75

С целью более обоснованной расшифровки роли и доли каждой синузии фитоценоза в процессах материально-энергетического обмена с другими компонентами биогеоценоза, наряду с визуальным анализом синузиального строения фитоценоза, необходимо широко использовать

экспериментальные методы. Например, для определения направлений и степени воздействия подлеска в лесу на приземный слой воздуха (нагрев, освещение), почву (влажность, нагрев, подстилку), животное и микробное население (состав, количество), а также на состояние других элементов лесного сообщества (возобновление древесных пород, густоту и состав травостоя, мохового или лишайникового покровов) целесообразны опыты с вырубкой подлеска на части площади. Последующий сравнительный учет режимов среды и биокомпонентов на опытной и контрольной частях изучаемого сообщества позволит в точных цифровых показателях выразить степень воздействия данной структуры на свойства других компонентов биогеоценоза и одновременно определить степень ее участия в материально-энергетическом обмене с атмосферой, почвой и др. Аналогичным путем можно подойти к определению роли и других синузий фитоценоза — различных ярусов древостоя, травяного покрова, покровов мхов и лишайников, а также внеярусной растительности (в случаях ее значительного распространения).

Помимо надземной структуры, при биогеоценологическом изучении фитоценоза совершенно обязательно одновременное исследование и подземной его структуры. С биогеоценологической точки зрения подземная часть фитоценоза интересна не только со стороны поглощения и выделения ею разнообразных веществ и энергии, но и со стороны участия ее в размножении растений, накоплении запасных питательных веществ, в скреплении поверхности почвы от разрушающей деятельности воды, ветра, в питании почвенных животных и микроорганизмов, в накоплении гумуса и др.

Изучение структуры подземных частей фитоценоза в биогеоценологических исследованиях сводится к определению: 1) глубины проникновения в почву подземных частей растений, особенно у доминантных видов; 2) размещения массы корней и корневищ по горизонтам почвы, определяющего так называемую подземную ярусность фитоценоза; 3) вариаций по площади в составе корней и насыщения ими почвы в связи с мозаичностью сообществ; 4) динамики структуры корневых систем в связи с процессами нарастания и отмирания их в годичном и сезонном циклах.

Изучение подземных структур растительных сообществ всегда связано с вскрытием почвенной толщи или траншеями, или более узкими разрезами и методически существенно отличается от анализа легко обозримых надземных частей фитоценоза. Из разработанных в настоящее время методов изучения структуры корневых систем довольно хорошее представление об их строении дают зарисовки на специально отпрепарированных вертикальных стенках почвенных разрезов и траншей. При помощи этих зарисовок достигается весьма наглядное представление о вертикальной ярусности корневых систем, глубине проникновения корней, основных особенностях их количественного распределения по почвенным горизонтам и даже об относительном составе размерных фракций корней на разных глубинах почвенного профиля. Правда, зарисовки корневых систем — дело очень трудоемкое и требует от исследователя много времени, тем более что одного разреза или траншеи и одного рисунка корней на фитоценоз в целом обычно недостаточно, поскольку правилом являются фитоценозы пространственно не совсем однородного состава и строения, в той или другой степени мозаичные. Ясно, что анализ строения корневых систем в идеале должен охватывать все разнообразие надземных синузий фитоценоза, минимально же — главнейшие из них.

Методика закладки разрезов и траншей для изучения подземных частей фитоценоза, а также техника препарирования стенок и зарисовок корней изложены во многих руководствах, но особенно полно в последнее время они описаны М. С. Шалыт (1959) и П. К. Красильниковым (1960).

Структура фитоценозов обусловливается в первую очередь разнообразием и взаимодействием составляющих фитоценоз жизненных форм (экобиоморф) и, естественно, наибольшей сложности достигает в лесных сообществах, образуемых большим набором особо контрастных жизненных форм (деревья, кустарники, лианы, травы, мхи, лишайники, водоросли, грибы). В связи с этим чрезвычайно важно биогеоценологический анализ фитоценозов и их структуры сопровождать морфобиоэкологическим изучением важнейших (доминантных) жизненных форм.

ФИТОМАССА БИОГЕОЦЕНОЗА

Понятие биомассы фитоценоза не является вполне устоявшимся, хотя и широко распространилось в научной литературе. Большей частью, однако, под биомассой фитоценоза, или фитомассой, понимается валовое количество органического вещества, заключенного в живых растениях сообщества на площади 1 *га* в сухом состоянии (абсолютно сухом, иногда воздушно-сухом). Этот показатель имеет очень важное биогеоценотическое значение. В нем как бы результируется главная биогеоценологическая деятельность фитоценоза и интенсивность его обменных связей с другими компонентами биогеоценоза. С его помощью можно точно сравнивать и валовую продукцию, и запасы растительного материала в разных растительных сообществах, что имеет большое не только научное, но и практическое значение.

Однако вес сухого органического вещества в живых растениях сообщества не может служить синонимом фитомассы. Неотъемлемой частью фитомассы является вода, заключенная в растениях. Наряду с этим биомасса фитоценоза характеризуется также определенным объемом, поверхностью, внутренней структурой, химизмом, калорийностью. Эти свойства ее имеют отличное от веса биогеоценологическое значение и должны определяться в качестве непременных характеристик фитомассы. Основываясь на сказанном, фитомассу следует рассматривать как совокупность тел живых растений фитоценоза в сыром состоянии, характеризующуюся определенным весом, объемом, поверхностью, химизмом и калорийностью.

Для решения одних исследовательских задач более необходимы сведения о весе биомассы, для других — о ее поверхности и т. д. Например, для определения превращений элементов минерального питания растений нужна, конечно, весовая характеристика биомассы и ее элементарный химический состав, для расчетов фотосинтеза и дыхания, а также радиационного баланса, наоборот, существеннее данные о поверхности тела растений, а для суждения о полноте использования фитоценозом объема атмосферы и почвы нужны данные об объеме фитомассы.

Изучение фитомассы во всех указанных направлениях очень трудоемко и в полной мере и с нужной точностью сейчас едва ли выполнимо даже для небольшого числа просто устроенных фитоценозов. Очень большие затруднения создает динамичность фитомассы во времени и, как правило, ее пространственная неоднородность. Для отражения их все определения необходимо неоднократно повторять во времени и пространстве, резко увеличивая и без того большой объем работ. Трудности исследования увеличиваются также тем, что сейчас еще нет достаточно хорошо разработанной и апробированной методики изучения биомассы фитоценозов, особенно применительно к определению ее поверхности, химизма, калорийности. Во всех приемах изучения биомассы большое место занимает расчетный момент, в ходе которого, при неизбежно ограниченном числе наблюдений, возможно существенное, и притом недоступное проверке, нарастание ошибок в ту или другую сторону. Благодаря этому получающиеся и публикуемые данные о биомассе фитоценозов страдают недостаточной достоверностью. Особенно это касается сведе-

ний о биомассе лесных сообществ, изучение которой связано с наибольшими техническими трудностями.

В связи со сказанным необходимо при изучении фитомассы биогеоценозов стремиться к уточнению и совершенствованию самой методики ее изучения.

Структура фитомассы. При изучении фитомассы биогеоценозов нельзя забывать, что валовые показатели ее свойств (вес, объем, поверхность, количество воды и т. д.) явно недостаточны для целей биогеоценологического анализа природы, поскольку фитомасса любого сообщества (особенно сообщества суши) не бывает совершенно однородной ни по своему строению, химизму, физиологическим свойствам, калорийности, усвояемости для животных и микроорганизмов, ни по условиям и эффекту биогеохимической работы своих структур. Поэтому со всех точек зрения необходима достаточно дробная дифференциация фитомассы на фракции, соответствующие их биогеоценотической роли и специфике участия в процессах материально-энергетического обмена.

Прежде всего желательно и необходимо различение биомассы первичных продуцентов — фотосинтетиков и разнообразных гетеротрофов — консументов, занимающих в биогеоценозе другой трофический уровень и выполняющих роль деструкторов и трансформаторов первичного растительного материала.

В биомассе зеленых растений естественно различать:

1) биомассу надземных частей, выполняющих роль акцепторов углекислого газа и солнечной энергии, с другой стороны, аппарата для выделения кислорода, углекислого газа, паров воды и ряда других метаболитов;

2) биомассу подземных частей — акцепторов воды и минеральных веществ и выделителей разнообразных продуктов обмена клеток корней с почвой.

В свою очередь, биомассу надземных частей следует разделять на фотосинтезирующие массы (деятельные или рабочие поверхности) и скелетные не фотосинтезирующие, но дышащие части. Это особенно важно для всевозможных расчетов, сопряженных с изучением связей фитоценозов с абиотическими компонентами биогеоценоза, осуществляемых через процессы фотосинтеза, транспирации и дыхания растений. Важно это деление и для изучения разнообразных связей фитомассы с животным миром, поскольку эти части фитомассы особенно различны в пищевом отношении.

Целесообразно, конечно, и дальнейшее фракционирование. Например, фотосинтезирующие части фитомассы желательно расчленить на фитомассу световых и теневых структур, которые сильно отличаются не только строением и условиями фотосинтетической работы, но и результатом этой работы. Напомним, что теневые листья фотосинтезируют в десятки раз слабее световых и в своей продукции органического вещества, газообмене и накоплении энергии играют в сообществе малосущественную роль. Иногда они расходуют пластических веществ даже больше, чем создают вновь. У вечнозеленых растений, несомненно, полезна дифференциация биомассы молодых и старых листьев (хвои), поскольку имеются сведения о их химической и физиологической разнокачественности, и в частности о различной у них интенсивности фотосинтеза.

Обязательным надо считать обособление биомассы цветков, плодов, семян с их специфическим химизмом, повышенной калорийностью и особо важным значением их в жизни зоокомпонента биогеоценозов.

В скелетных частях древесных форм целесообразно различение биомассы стволов и ветвей с подразделением на древесину и кору. Эта дифференциация диктуется как практическими (лесохозяйственными) соображениями, так и научными биогеоценологическими интересами. Обратим внимание хотя бы на то, что при отмирании стволы и ветви разлагаются с весьма различной скоростью — стволы гораздо медленнее

(Молчанов, 1947). Кроме того, крупные стволы отмерших деревьев значительно приподнимаются над общей поверхностью лесной подстилки и существенно разнообразят микросреду сообщества, распределение растительности, насекомых и микроорганизмов и, стало быть, течение биогеоценотического обмена на участках, занятых крупным валежом.

Биомасса подземных частей сообщества тоже должна расчленяться на ряд фракций. Прежде всего необходимо отделение сосущих корней, играющих главную роль в обменных связях фитоценоза с почвой, а также биомассы корневищ, клубней, луковиц, которая в некоторых случаях может достигать значительной величины, а благодаря своей повышенной калорийности, сочности и «вкусовым» особенностям может иметь большое специальное значение в связях фитоценоза с животным миром. Выделение фракции сосущих корней методически еще плохо разработано и практически до сих пор сводится к отделению корешков с диаметром менее 0,5 *мм*, что нельзя, конечно, считать удовлетворительным решением. В лесных сообществах полезно различать биомассу корневых систем деревьев, кустарников, трав, на лугах отделять корни бобовых от общей массы подземных органов.

Среди биомассы гетеротрофов надо, конечно, различать биомассу растений-паразитов и растений-сапрофитов в силу их существенной биогеоценотической разнокачественности. Паразитные растения в случаях массового распространения воздействуют на биогеоценотический процесс прямо, через собственный обмен, и косвенно, ослаблением и подавлением деятельности фотосинтетиков во всех ее формах. Сапрофитные растения, главным образом грибы, в лесных биогеоценозах, с одной стороны, играют важную роль в разложении отмершего растительного материала с частичной трансформацией его в новые живые системы, с другой — через симбиотические связи с корнями высших растений (микотрофия) интенсифицируют минеральный и, вероятно, водный обмен фитоценоза с почвой. Биомассу сапрофитных грибов очень целесообразно разделить на части, отвечающие группам грибов по характеру их действия на мертвое органическое вещество, как это делает Л. Н. Васильева (1959, 1965), именно — биомассу подстилочных сапрофитов, гумусовых грибов, лигнофилов и ряд других.

Все выделенные фракции фитомассы изучаемого биогеоценоза должны быть взвешены в сыром и абсолютно сухом состояниях (при 105°), что даст возможность определить их естественную насыщенность влагой, затем должен быть определен объем каждой фракции, элементарный химический состав, состав основных групп органических соединений и калорийность. Для акцепторных частей биомассы (листья, хвоя, молодые побеги, зеленые стебли, сосущие корни) должна быть определена их поверхность как необходимая основа для расчетов величин фотосинтеза, дыхания, транспирации, поглощения воды.

Синтез всех проанализированных таким образом материалов должен дать следующее.

1. Суммарные и фракционированные запасы фитомассы на единице площади (гектар) (в сыром и абсолютно сухом состояниях, в *т*, *ц*).

2. То же в объемных единицах.

3. Суммарный и фракционированный прирост фитомассы в тех же единицах. Один из наиболее важных показателей фитомассы, дающий возможность прямого сравнения продуктивности любых фитоценозов.

4. Элементарный химический состав фитомассы, являющийся основой для изучения минерального питания растений и взаимодействия фитоценоза с почвой.

4. Состав основных групп органических веществ, входящих в состав фитомассы и ее фракций.

6. Запасы энергии в фитомассе изучаемого биогеоценоза (суммарные и фракционированные) (в *ккал* на 1 *га*).

Пространственное размещение фитомассы. Существенной задачей при изучении структуры фитомассы, помимо всего отмеченного, является определение ее размещения (в весовых или объемных единицах) по вертикальному профилю сообщества, с увязкой ее фракционного состава (особенно акцепторных частей) с биогеоценотическими горизонтами (в смысле Ю. П. Бялловича) и растительными ярусами. Эта задача относительно легко решается расчленением зарослей растений или их модельных образцов на высотные слои толщиной в 10—20 *см* в фитоценозах из низкорослых растений (луга, степи и др.) или в 1 *м* в зарослях крупных кустарников и в лесах. В результате можно получить не только очень наглядную картину вертикального размещения различных фракций биомассы фитоценоза, особенно ее деятельных частей, но и более обоснованно расчленить биогеогоризонты и определить высотные уровни для физиологических, актинометрических и других наблюдений. Значение работы будет возрастать, если такие профили фитомассы будут дополняться данными по вертикальному размещению химических элементов, хлорофилла, калорийности и др.

Аналогичным образом следует расчленить по вертикали биомассу и подземных частей фитоценоза, увязав их в первую очередь с почвенными горизонтами.

Кроме вертикальных закономерностей фитомассы желательно также установление особенностей пространственного размещения фитомассы в связи с парцеллярностью биогеоценозов. С одной стороны, это позволит значительно точнее определить характеристики фитомассы (вес, объем и пр.) изучаемого сообщества, с другой — поможет подойти к установлению и пониманию специфики биогеоценотического обмена в основных биогеоценотических структурах (парцеллах).

Отпад и опад фитомассы. Наряду с накоплением органических веществ в фитоценозах происходит в большом масштабе процесс и обратного характера — отмирание живого вещества. Он идет, с одной стороны, через отмирание целых растений, так называемый отпад, с другой — через периодическое отмирание отдельных органов или их частей (листья, хвоя, цветки, плоды, корни), так называемый опад. Биогеоценотическое значение этого процесса очень велико и не менее важно и разнообразно по результатам, чем значение процесса образования и накопления органического вещества автотрофами. Отмирающее органическое вещество — важный участник обмена в системе фитоценоз — почва, фитоценоз — атмосфера и почва — атмосфера. Разлагаясь, оно пополняет запасы минеральной пищи растений в почве, образует почвенный гумус, определяет реакцию почвы, способствует накоплению ряда химических элементов в верхних горизонтах почвы, в сильнейшей степени влияет на состав и обилие почвенных животных и микроорганизмов, обогащает углекислотой и утепляет приземные слои атмосферы.

В связи с этим изучение отпада и опада фитомассы в биогеоценозах должно составлять непременную задачу биогеоценологического исследования любых природных комплексов. Прежде всего во всех случаях важно определение масштаба этого процесса, т. е. определение количества и фракционного состава отмирающей массы. Фракционирование здесь не менее существенно, чем при определении биомассы в живых растениях, поскольку разные фракции имеют существенные различия в химизме, физическом сложении, калорийности, доступности для использования животными и микроорганизмами, разлагаются с различной скоростью и результатом.

Для учета опада удобнее всего пользоваться специальными опадоуловителями с дном из мелкой металлической или капроновой сетки и деревянными бортами высотой 12—15 *см* для предохранения попавшего на сетку материала от выдувания. Опадоуловители делают разного размера (625, 2500; 10 000 *см*^{2}), при этом важно только, чтобы количество их было

достаточно большим, а расстановка на площади или согласована с мозаичностью фитоценоза, или осуществлена равномерным их размещением. Ввиду большой пестроты в распределении опада количество опадоуловителей должно быть не менее 20 на каждую пробную площадь.

Помимо количества опада, важно получение сведений о химизме отмирающей фитомассы, поскольку он существенно отличается от химизма живой биомассы в связи с оттоком отдельных элементов из отмирающих органов в живые ткани растений. Эти данные особенно существенны для изучения циклов различных элементов в системе фитоценоз — почва. Наряду с учетом отмирания надземной биомассы фитоценоза необходимо исследование и отмирающей массы корневых систем, корневищ и пр., играющих, как показали работы А. В. Барановской (1954) и А. Я. Орлова (1966), особенно большую роль в образовании органического вещества почв. Однако изучение этого вопроса методически чрезвычайно трудно и, несмотря на имеющиеся предложения для его решения (Орлов, 1962), нуждается еще в дальнейшей разработке.

Для более глубокого понимания биогеоценотической связи фитоценоза с почвой при изучении отпада и опада фитомассы необходимо выяснение не только суммарного количества падающего на почву растительного материала, но и хода его отмирания в годичном цикле и год от года в связи с возрастом растений (что особенно важно для лесных сообществ). В этом отношении различия между фитоценозами не менее значительны и биогеоценологически важны, чем различия в количестве и составе опада и отпада.

Методика и техника учета биомассы фитоценоза. Методика и техника учета биомассы фитоценозов, равно как и программа этого учета, видоизменяются в зависимости от типа растительных сообществ, особенностей образующих их жизненных форм, синузиальной структуры, практических и научных целей работы. Основные методические и технические вопросы определения весовых показателей фитомассы и ее динамики в тундровых, лесных, степных и пустынных биогеоценозах были рассмотрены Н. П. Ремезовым, Л. Е. Родиным, Н. И. Базилевич (1963) в связи с изучением биологического превращения зольных веществ и азота. Некоторые методические вопросы изучения биомассы на болотах, лугах, в лесах, тундрах, пустынях и степях сообщаются в специальных разделах данной книги. Это освобождает нас от необходимости систематического описания здесь приемов учета как запасов биомассы, так и ее динамики. Задержимся несколько лишь на методике изучения биомассы в лесных биогеоценозах и на вопросах, связанных с изучением объема и поверхности акцепторных частей биомассы, которые не затронуты в указанном методическом руководстве Ремезова и др.

Прежде всего необходимо обратить внимание на то, что, видимо, не может быть общей рекомендации о количестве модельных деревьев, потребных для исчисления биомассы в лесных сообществах любого состава, возраста, происхождения и т. п. Исходя из небольшого опыта определения веса биомассы древесных пород в сложных широколиственно-еловых лесах Подмосковья с систематически проводимыми рубками ухода, мы считаем, что для получения достаточно достоверных показателей о запасах и приросте биомассы ели в этих лесах двух-трех модельных деревьев на пробную площадь (не говоря уже об одной средней модели, как это рекомендуется в упомянутых методических указаниях Ремезова и др.) явно мало. Разброс данных в действительности очень велик, причем не только по весу крон, что объясняется значительными колебаниями в освещении отдельных деревьев, но и по весу стволовой древесины, который, казалось бы, у средних моделей должен варьировать очень незначительно. По всей вероятности, для нашего случая нужно не менее пяти-шести среднемодельных деревьев, чтобы получить действительно средневзвешенный результат.

Возможно, конечно, что для некоторых частных случаев (чистых одновозрастных древостоев из пород с менее долговечным листовым аппаратом и с большей однородностью размещения деревьев по площади) достаточно и двух-трех модельных деревьев, но здесь еще нужны специальные методические разработки. Вообще же необходимо накапливать больше эмпирических данных о связях веса стволов и кроны с диаметром деревьев с тем, чтобы можно было достаточно уверенно судить по легко определяемому показателю (диаметру) о величине других более сложных составляющих дерева. Работа Китреджа (Kittredge, 1944), и особенно работы японских исследователей (Kitazawa и др., 1959; Kuroiowa, 1959; Ogawa a. oth., 1961; Nomoto, 1964), проведенные в различных по составу и возрасту лесах Японии, показывают, что такие связи действительно существуют, и притом чрезвычайно тесные. Например, по данным исследований Номото (1964), почти прямолинейный характер имеют связи сырого и сухого веса листьев, а также их площади с диаметром дерева у таких широколиственных пород, как разные виды бука и дуба. По данным Жилкина (1965), очень тесные связи веса стволов, крон, корней, содержания хлорофилла в хвое, расхода воды на траспирацию, потребления минеральных веществ и ряда других показателей с диаметром деревьев обнаруживаются в молодых культурах сосны. Можно думать, что такие корреляции будут найдены и во многих других отношениях.

Непростой технической задачей представляется, в свою очередь, и валка модельных деревьев, предназначенных для определения характеристик биомассы. При падении модельное дерево, естественно, может растерять часть своей массы, особенно сухих веток, на соседних деревьях, в других случаях, наоборот, «обогатиться» чужим материалом, что искажает величину истинного запаса и состава фракций биомассы модели.

Срубленные модели должны, конечно, служить материалом не только для определения накопленных деревьями запасов биомассы, но и для вычисления ее среднего и текущего прироста. Как уже говорилось, показатели годового прироста биомассы особенно важны в биогеоценологическом отношении, поскольку именно они, а не валовой запас фитомассы могут служить мерой для сравнения разнообразных фитоценозов как производителей органического вещества.

Для стволовой древесины техника получения данных о среднем и текущем приросте хорошо разработана в таксации лесов, и здесь нет необходимости специально останавливаться на ней (Тюрин, 1945; Анучин, 1960). Хорошо разработаны в лесоводстве также методы и технические средства для определения урожая семян и плодов (критическая сводка методов А. А. Корчагина, 1960).

Изучение прироста других фракций биомассы дерева до сих пор мало привлекало к себе внимание исследователей, потому методика этого изучения еще хорошо не разработана. Легче всего можно определить годовой прирост листьев (хвои) у листопадных пород, поскольку он довольно строго равняется величине их годового опада и достаточно точно может быть вычислен на основании данных опадоуловителей или учетных площадок (см. выше). Динамика прироста может быть выяснена из определений биомассы листьев за ряд лет или определением ее количества на разновозрастных древостоях одного типа леса с последующим обобщением полученных результатов на кривых распределения. Для вечнозеленых пород метод определения прироста листвы (хвои) по годичному опаду недостаточно точен, поскольку в опад идет далеко не весь прирост одного года. Более целесообразно поэтому у вечнозеленых пород прирост ассимиляционных органов определять по весу листьев (хвои) на годичных побегах модельных ветвей с последующим расчетом данных на крону модельного дерева в целом. В отличие от летнезеленых

пород, прирост листвы (хвои) у вечнозеленых может быть определен на одном дереве за ряд лет.

Прирост скелетной части кроны можно определить делением веса скелетных модельных ветвей на их возраст, с последующим пересчетом данных на живую часть кроны.

Наиболее трудной задачей во всех случаях является определение прироста биомассы корней древесных пород. К сожалению, до сих пор нет надежной методики, которая позволила бы подойти к основательному решению этого важного вопроса, и потому необходимо всячески форсировать ее разработку.

Наряду с годичной динамикой биомассы древесных пород существенный биогеоценотический интерес представляет изучение сезонного нарастания листвы, побегов, древесины, корней, особенно в связи с ходом метеорологических условий и процессами водно-минерального и углеродного обмена древесных растений. Здесь интересно и важно установление дат начала и окончания явлений роста, хода нарастания массы органов, их поверхности, насыщенности влагой, химизма и др. Хорошая методическая разработка изучения этого вопроса дана в работе В. В. Смирнова (1964), а применительно к корням — в работе А. Я. Орлова (1960).

Как уже говорилось, наряду с весовой характеристикой фитомассы следует стремиться к получению данных об ее объеме и поверхности. Объем нетрудно определить погружением образцов биомассы в измерительные сосуды с водой (ксилометры), а для крупных и геометрически правильных тел, например для обрубков древесных стволов — расчетным путем или по таблицам. Надо следить только, чтобы на погруженном в воду материале не оставалось невытесненных воздушных пузырьков, и всю операцию проводить быстро, чтобы вода не успевала впитываться в погруженный материал. Данные об объеме фитомассы биогеоценозов, отнесенные к объему занимаемого ею пространства, могут служить количественным показателем — коэффициентом «степени использования фитоценозом объема фитосферы, в котором он существует» (Шенников, 1964, стр. 108). Такие соотношения интересно иметь как для надземных, так и подземных частей фитоценозов.

Гораздо сложнее определения объема фитомассы техника определения ее поверхности. Даже при широком использовании разнообразных расчетов дело это очень трудоемкое и нуждается в хорошей методической разработке. Особенно сложно определение поверхности корневых систем. Здесь точность работы, видимо, наименьшая. Предварительно необходимо получение данных об объеме и диаметре корней, для чего нужно подробное фракционирование их по диаметрам. Затем можно рассчитать боковую поверхность корней каждой фракции по формуле: $S = v\,4/Д$ (подробности см. у Шалыт, 1960).

Листовую поверхность биомассы можно рассчитать на основе эмпирических данных о весе и площади листьев модельных скелетных ветвей, переходя затем к аналогичным показателям для модельного дерева и, наконец, для всего фитоценоза в целом. Ветвей с каждой модели должно быть не менее пяти. Модельные ветви выбирают из разных слоев кроны, средней для каждого слоя длины. Отдельно с каждой ветки срывают все листья и немедленно взвешивают. Если последняя операция трудно осуществима на месте, сорванные листья следует уложить в полиэтиленовые мешочки для предохранения от высыхания и произвести взвешивание в лаборатории. Наряду с весом в каждой пробе листьев определяют их количество, затем отбирают пробу листьев (не менее 100 листовых пластинок) для определения их поверхности. Последнее проще всего определить делением веса фотоотпечатков пробы листьев на вес 1 $дм^2$ этой же фотобумаги или высечкой кружков из листьев пробочником с последующим высушиванием и взвешиванием образцов. Время для определе-

ния листовой поверхности деревьев должно совпадать с периодом их максимального развития. В листопадных лесах листовая поверхность может быть определена также после окончания листопада пересчетом веса листьев на мелких учетных площадках на поверхность листвы всего фитоценоза. Нужно только, чтобы количество таких площадок (25 × ×25 *см*) было достаточно велико для получения статистически достоверных данных. Конкретное число их будет зависеть от состава и степени однородности фитоценоза, но все же не должно быть менее 20.

Труднее, конечно, определение поверхности игольчатых листьев у хвойных пород, поскольку она распределяется не в одной плоскости, а в трех-четырех или в полуцилиндрах. В связи с этим для определения поверхности хвои необходимо получение данных о периметре хвоинок и длине их, согласно формуле: $S = Lp$ (S — поверхность хвои; L — длина хвои; p — периметр средний). Периметр определяется на поперечных разрезах хвои под малым увеличением микроскопа (Гулидова, 1959). Для более точного расчета рекомендуют поперечные разрезы делать не только посередине хвои, но и ближе к ее концам, выводя среднее для хвоинки значение. Это особенно необходимо для пород с длинной хвоей и более постепенным сбегом к верхушке и основанию.

Поскольку толщина, длина, форма и вес хвоинок сильно варьируют на одном и том же дереве и даже одной ветке в связи с неравномерностью освещения, водоснабжения, а также в связи с возрастом растений и побегов, все измерения необходимо проводить в многократной повторности и строго согласовывать выбор проб и навесок с фракционным составом хвои на модельных деревьях.

Для расчета поверхности хвои на модельное дерево и фитоценоз в целом необходимо установление корреляций между поверхностью и весом хвоинок. С этой целью в пределах каждой фракции берут небольшие (от 0,2—2 *г* и более) навески хвои, меньшие — у мелкохвойных пород (ель), бóльшие — у длиннохвойных (сосны), определяют количество хвоинок и их длину. Затем из данных о периметре отдельных хвоинок навески, полученных при измерениях на поперечных разрезах под микроскопом, определяют средний периметр и умножением его на общую длину хвоинок навески определяют поверхность хвоинок в единице веса — 1 *г* (во-время исследований надо использовать свежий материал).

В результате всех указанных определений должна быть получена площадь всех листьев фитоценоза, выражаемая обычно в гектарах на гектар площади фитоценоза и известная в литературе под названием индекса листовой поверхности.

ЭКОБИОМОРФЫ РАСТЕНИЙ

В процессе эволюции и естественного отбора различные систематические группы растений приспособились к определенным условиям среды и биоценотического окружения в такой степени, что приобрели очень сходные черты структуры, физиологических функций и биологических свойств. Это позволяет объединять виды различных родов, семейств и порядков в определенные жизненные формы растений — экобиоморфы, сходно адаптированные к условиям среды.

Сходство структурной организации, физиологических процессов и биологических свойств представителей одной экобиоморфы приводит к тому, что различные в систематическом отношении группы растений обладают очень близкими биогеоценотическими функциями в растительном сообществе. Так, представители одной экобиоморфы имеют близкие количественные и качественные показатели эффективности использования энергетических и материальных ресурсов местообитания, продукции органического вещества и накопления фитомассы, ее структуры и химического состава, размеров и периодичности поступления в почву растительных

остатков и т. д. Одновременно они близки по характеру и интенсивности преобразующих влияний на другие компоненты биогеоценоза (атмосферу, почву, животный мир) и своей фитоценотической значимости в растительном сообществе.

Все это выдвигает экобиоморфу как одну из важнейших структурных и энергетических единиц растительного сообщества, подлежащих всестороннему и углубленному изучению в биогеоценотических целях. Без такого изучения практически невозможно познать и количественно изучить многие процессы, протекающие в биогеоценотических системах. Многочисленные исследования, например, показывают, что обмен веществ и энергии в биогеоценозах зависит в первую очередь от состава экобиоморф, доминирующих, а тем более эдифицирующих в растительном сообществе.

Поскольку экобиоморфы играют разностороннюю и многогранную роль в жизни биогеоценоза, их изучение должно быть всесторонним и комплексным и осуществляться в следующих основных направлениях.

1. Изучение морфогенеза представителей различных жизненных форм — деревьев, кустарников, кустарничков, многолетних и однолетних растений. Исследования необходимо проводить начиная от прорастания семян и развития проростков и кончая периодом старческого отмирания растений. Особое внимание следует обратить на рост и развитие системы побегов и формирование в процессе онтогенеза корневых систем, а также на изменение других анатомических и структурных признаков, характеризующих способность экобиоморфы использовать свет, влагу в питательные вещества почвы и оказывать влияние на высоту растений, структуру его скелетных осей, степень облиственности и размеры листовой поверхности, характер ветвления и глубину проникновения главного, боковых и придаточных корней, их строение и т. д.

Для изучения морфогенеза жизненной формы чаще всего используют метод сравнительного анализа структуры надземных и подземных органов разновозрастных особей одного вида как представителя экобиоморфы (Серебряков, 1954, 1962, 1964; Серебрякова, 1956). С этой целью подбирают по возможности полный ряд разновозрастных, нормально развитых и неповрежденных экземпляров растений данной экобиоморфы и группируют их по основным возрастным этапам развития растений (всходы, ювенильные, прематурные, взрослые и старые особи). Затем проводят тщательный анатомо-морфологический анализ структуры основных органов растений по определенной схеме (Серебряков, 1964) в пределах возрастного ряда и устанавливают основные закономерности в изменении структуры и мощности развития основных органов растений.

Для изучения возрастной изменчивости признаков требуется изучить структуру не менее 10—15 экз. для каждой возрастной группы растений, что дает возможность подвергнуть собранный материал статистической обработке и получить надежные данные о среднем типичном строении растений в данном возрасте.

2. Изучение ритма сезонного развития и роста растений данной экобиоморфы дает чрезвычайно важный материал для познания ее биогеоценотических функций. Такие исследования в первую очередь должны включать в себя количественные определения ежегодного прироста надземных и подземных органов растений, потерь органического вещества за счет отмирания различных вегетативных и репродуктивных органов (листья, стебли, корни, генеративные побеги), причем в основу всех этих определений должен быть положен анализ процессов побегообразования и изучение «малых жизненных циклов растений» (Серебряков, 1964), а также тщательно проводимые фенологические наблюдения. Исследования рекомендуется вести в течение всего вегетационного периода, а лучше всего в течение всего года на постоянных пробных площадях, учетных площадках или специально подобранных модельных экземпля-

рах растений (не менее 15—20 одновозрастных особей). Для изучения ритма развития, особенностей роста, годичного прироста органического вещества, отмирания и поступления в почву растительных остатков используются весьма разнообразные методы. Эти методы подробно изложены в других разделах настоящей книги, а также в ряде специальных статей (Работнов, 1950; Бейдеман, 1954; Ремезов и др., 1963; Серебряков, 1964).

3. Изучение семенного и вегетативного возобновления включает в себя цикл наблюдений и количественных определений, характеризующих способность представителей данной экобиоморфы размножаться в условиях фитосреды изучаемого сообщества.

Из всех показателей, характеризующих процессы размножения и возобновления растений данной экобиоморфы, в первую очередь учитываются степень развития генеративных органов, обилие цветения и плодоношения, урожайность семян, размеры, вес и особенности морфологического строения семян, способы их распространения, всхожесть семян в лабораторных и природных условиях, особенности их прорастания и развития проростков, периодичность появления, численность и жизненное состояние подроста данной экобиоморфы в сообществе. Очень важно также изучить и количественно охарактеризовать способы и энергию вегетативного возобновления и размножения растений (почки возобновления, корневища, столоны, клубни и луковицы). Проводятся наблюдения и количественные определения как непосредственно в природных сообществах, так и в культуре в питомнике.

4. Для более полного и глубокого познания экобиоморф и их значения в жизни биогеоценозов необходимо изучение физиологических процессов у основных представителей различных жизненных форм растений, слагающих фитоценоз. Такие исследования должны включать в себя изучение сезонных и суточных изменений основных количественных показателей фотосинтеза и дыхания, водного режима растений и минерального питания. Изучение хода важнейших физиологических процессов у экобиоморф рекомендуется проводить одновременно с определением состояния ведущих факторов среды (освещенности, температуры приземных слоев воздуха и почвы, содержания питательных веществ и кислорода в корнеобитаемой толще и пр.) с тем, чтобы выяснить зависимость физиологических процессов от сезонной и суточной динамики этих факторов.

Особую ценность эколого-физиологические исследования приобретают тогда, когда они сочетаются с анатомо-морфологическим изучением структурных признаков экобиоморфы. Таким образом можно выяснить основные причины и пути приспособления экобиоморфы к условиям среды, установить приспособительный характер морфологических и биологических признаков и свойств жизненной формы. Эти исследования дают возможность понять и роль экобиоморфы в общем энергетическом балансе и обмене веществ в биогеоценозе.

Эколого-физиологические исследования экобиоморф могут осуществляться непосредственно в природной обстановке и иметь характер сравнительных исследований. Очень важно в этом случае, во-первых, использовать наиболее совершенные методы и приборы для определения основных показателей физиологической деятельности растений, во-вторых, организовать постановку простейших экспериментов с затенением и поливом растений, внесением в почву различных видов питательных веществ, а иногда опыты с пересадкой представителей экобиоморфы из одного экотопа в другие. Постановка подобного рода простейших экспериментов позволяет выяснить диапазон изменчивости физиологических функций у экобиоморф и степень их приспособленности к условиям среды данного экотопа и сообщества. Однако наиболее ценные результаты дают эколого-физиологические исследования экобиоморф в условиях питомника или вегетационного домика, где имеются более широкие возможно-

сти для регулирования факторов среды. Особенно эффективными оказываются эколого-физиологические исследования экобиоморф в географических посевах, выполненных в питомниках по зональному или высотному профилю, позволяющему проследить морфологические и физиологические реакции растений на смену комплекса природных условий широкого географического масштаба и установить таким образом причины доминирования жизненных форм в определенных физико-географических условиях.

Что касается методов и приборов, используемых для определения важнейших показателей физиологической деятельности различных экобиоморф, то они достаточно подробно освещены в ряде специальных руководств и пособий («Полевая геоботаника», 1959; Семихатова, 1959; Свешникова, 1959; Вознесенский, Заленский, Семихатова, 1965, и др.).

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ РАСТЕНИЙ КАК ОСНОВА ПРЕВРАЩЕНИЯ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Исследование роли фитоценозов в обмене вещества и энергии в биогеоценозах можно проводить балансовыми методами и методами физиологии. Первый путь исследования позволяет регистрировать конечный результат процесса, без расчленения его на составляющие, а также без выделения роли отдельных компонентов (видов, экобиоморф) в общей продукции фитоценоза. В отличие от этого второй путь — физиологические исследования — подходит к балансу вещества и энергии через анализ отдельных составляющих — работающей поверхности или массы, интенсивности процесса и времени работы. Произведение этих величин дает конечный результат изучаемого процесса.

В фитоценозах сложного флористического состава все три множителя определяются раздельно если не у всех видов, то, по крайней мере, у эдификаторов. Это дает возможность не только констатировать особенности обмена вещества и энергии в каждом конкретном биогеоценозе, но и выяснить физиологический механизм, от которого эти особенности зависят.

Основные физиологические процессы, с помощью которых осуществляется обмен вещества и энергии между растениями и средой, следующие: 1) фотосинтез, при котором происходит поглощение углекислоты, выделение кислорода и образование органического вещества растений за счет поглощенной солнечной энергии; 2) дыхание, при котором поглощается кислород, выделяется углекислота и разрушается органическое вещество с частичной потерей энергии в виде тепла; 3) водообмен, который включает в себя поглощение воды корнями и испарение ее листьями растений (транспирацию) в атмосферу за счет поглощенной солнечной энергии; 4) поглощение и обмен минеральных элементов. В этих превращениях участвуют энергия дыхания и продукты обмена веществ, образующиеся как при фотосинтезе, так и при дыхании; 5) рост и развитие растений, являющиеся конечным результатом обмена веществ и энергии между живой материей и окружающей средой и приводящие к накоплению массы органического вещества.

Методы физиологических исследований были неоднократно описаны в практических руководствах по физиологии растений (Вальтер и др., 1957; Баславская, Трубецкова, 1964; Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М., 1964), а также специально применительно к полевым исследованиям («Полевая геоботаника», т. I, 1959, «Methodology of plant ecophysiology», 1965).

Для физиологических процессов в природных условиях характерно непостоянство их скорости. Вычисления, основанные на однократных или единичных определениях интенсивности физиологических процессов, не-

достаточны, так как в момент определения условия погоды могут сильно отклоняться от нормы и полученные данные не будут характерными для исследуемого местообитания. Искаженными могут быть и данные, полученные без учета временной динамики процессов. Кроме того, методы физиологических исследований, как правило, не дают возможности работать с точностью, превышающей 10—20%. Ошибка при экологических наблюдениях, вызванная биологической неоднородностью материала, также довольно велика. Повышение точности исследований в этих случаях может быть достигнуто только увеличением количества наблюдений. Для вычисления средней скорости физиологических процессов, характерной для определенного вида растения в составе конкретного фитоценоза, необходимо изучить суточные и сезонные ритмы интенсивности физиологических процессов и зависимость интенсивности процессов от ведущих внешних факторов.

Это даст возможность правильно выбрать время для дальнейших наблюдений и затем вычислить среднюю скорость процесса, введя соответствующие поправки на микроклиматические особенности местообитания. При этих вычислениях необходимо иметь в виду возможность изменения функциональных свойств растений одного и того же вида, выросших в различных условиях. Широко известно, например, различие в отношении зависимости интенсивности фотосинтеза от освещенности между теневыми и световыми листьями одного и того же растения. Данные подобного рода необходимы для прогноза поведения каждого вида при резких изменениях среды их обитания (например, при вырубке леса, приводящей к резкому изменению светового режима растений нижних ярусов), а также для определения широты фитоценотического ареала вида. Поэтому кроме двух указанных выше направлений в программу физиологических исследований следует включить также третье — изучение функциональной изменчивости видов растений, входящих в состав различных фитоценозов.

Для изучения суточного хода интенсивности процесса выбирается несколько здоровых растений какого-либо вида (не менее трех — пяти), растущих в месте, характерном для данного фитоценоза. Измерения интенсивности процесса могут производиться или непрерывно при помощи самопишущих приборов, или через определенные промежутки времени круглосуточно, или только в светлые часы суток. По этим данным строится кривая зависимости интенсивности процесса от времени суток. Необходимо подчеркнуть, что построение кривой, если форма ее заранее неизвестна из предварительных опытов, должно производиться по крайней мере по 6—10 точкам. Если в первые дни наблюдений установлено, что в определенные часы скорость процесса или не испытывает резких колебаний, или становится чрезвычайно низкой, то в дальнейшем наблюдения в эти часы можно проводить реже или вовсе не проводить.

Поскольку интенсивность физиологических процессов и их динамика сильно зависят от внешних факторов, нужно, во-первых, осторожно относиться к выбору дней для наблюдений суточной динамики процессов. Желательно, чтобы это были дни или с устойчивой погодой — пасмурной или ясной (но не с переменной облачностью), или с погодой, характерной для места исследования в данное время года. Во-вторых, чтобы разобраться в полученных результатах, все наблюдения за динамикой физиологических процессов необходимо сопровождать наблюдениями за состоянием внешних факторов. Прежде всего нужно регистрировать состояние тех факторов, которые оказывают непосредственное влияние на интенсивность процесса. Например, при определении фотосинтеза нужно знать содержание углекислоты в воздухе и освещенность, при определении транспирации — дефицит насыщения атмосферы водяными парами, температуру воздуха и интенсивность солнечной радиации и т. д. Кроме того, установлено, что ряд факторов оказывает непрямое действие на ин-

тенсивность физиологических процессов: ветер, влияющий на состояние устьиц и посредством этого на газообмен листа, водный режим почвы, влияющий на состояние протоплазмы живых клеток, и др. Действие подобных факторов обычно сильно проявляется в тех случаях, когда все другие условия благоприятствуют протеканию процесса и только этот фактор находится в недостатке или в избытке (например, недостаток и избыток влаги, сильный ветер и пр.). Поэтому в каждом месте, в зависимости от его климатических и микроклиматических особенностей, регистрируемые показатели могут быть различными.

Определение суточного хода интенсивности процессов необходимо повторять через каждые 10—15 дней. На основании полученных данных может быть подсчитана среднесуточная интенсивность процесса для каждого дня и затем построен график сезонного хода интенсивности процесса.

Исследования суточной и сезонной динамики процессов позволяют получить непосредственные данные о темпах обмена веществ и энергии в различных фитоценозах и сравнивать их между собой. Однако такие исследования не могут дать ответ на вопрос о причинах различий между фитоценозами. Кроме того, в природных условиях, несмотря на тщательный выбор дней наблюдений, не удается подобрать такие, при которых состояние всех метеорологических факторов соответствует средним многолетним показателям. Этот элемент случайности в сочетании внешних условий во время наблюдения приводит к тому, что результаты исследований, полученные в один день, оказываются непохожими на результаты другого дня, сезонная динамика одного года непохожа на сезонную динамику следующего и т. д. Для того чтобы выяснить, что типично для данного местообитания, необходимы длительные многолетние наблюдения.

Более быстрый путь получения подобных данных — изучение зависимости процесса от отдельных внешних факторов и затем нахождение средней интенсивности процесса не непосредственно, а вычислением по характеристикам внешних факторов данного местообитания. Многие из необходимых характеристик могут быть получены из наблюдений сети гидрометеослужбы. Можно воспользоваться для вычислений как средними многолетними данными, так и данными, полученными при резких отклонениях погоды от средней многолетней. По ним можно вычислить весь диапазон колебаний интенсивности физиологических процессов при разных условиях погоды.

Этот второй путь исследований зависимости физиологических процессов от внешних факторов, во-первых, менее трудоемок, чем первый, и значительно сокращает время исследования и, во-вторых, позволяет анализировать, с чем связаны различия в протекании физиологических процессов у растений одного и того же вида, но растущих в разных местообитаниях.

Изучение зависимости физиологических процессов от внешних факторов возможно двумя способами — лабораторно-экспериментальным и эколого-статистическим. В первом случае растение на время опыта ставится в заранее заданные, последовательно изменяющиеся условия, которые могут быть подобраны в природной обстановке или созданы искусственно. Измеряя интенсивность процесса при различной интенсивности изучаемого фактора, строят кривую зависимости процесса от этого фактора. Преимущество лабораторных исследований перед полевыми—возможность работать в постоянных условиях среды и изменять интенсивность только одного фактора. Кроме того, вся шкала значений изучаемого фактора может быть получена на протяжении короткого времени, в течение которого функциональные свойства растений не успевают сильно измениться. В результате этого разброс данных получается сравнительно небольшим, что позволяет уменьшить число наблюдений до минимума

(6—10 точек для каждой кривой). При этом очень важно проводить наблюдения в те часы, когда интенсивность процесса меньше меняется во времени и теснее связана с исследуемым фактором.

Во втором случае, когда зависимость физиологических процессов от внешних факторов изучается эколого-статистическим путем, используются данные экологических наблюдений за интенсивностью процесса, сопровождающиеся регистрацией состояния и интенсивности нескольких внешних факторов (Малкина и др., 1970).

Эти данные подвергаются статистической обработке. На первом этапе обработки ряд данных располагается последовательно в порядке возрастания или убывания интенсивности изучаемого фактора. Если ряд сравнительно небольшой (менее 30—50 наблюдений), то вычисления можно проводить без разбивки на классы. Если наблюдений много, то данные группируют так, чтобы получилось 6—10 классов. В один класс попадают наблюдения в определенном интервале значений фактора. Состояние других факторов и время наблюдений при этом не учитываются. В том случае, когда какие-либо из отдельных наблюдений сильно отличаются от остальных, их, при получении средней, выбраковывают по правилам, принятым в статистике (Сапегин, 1936; Уорсинг, Геффнер, 1953; Урбах, 1963).

Затем строят график зависимости интенсивности процесса от интенсивности фактора. Степень этой зависимости характеризуется или коэффициентом корреляции (если зависимость прямолинейна), или корреляционным отношением (для криволинейной зависимости). Как правило, «биологические кривые» если и обнаруживают прямолинейную зависимость от какого-либо фактора, то только в определенных узких пределах значений фактора. За этими пределами скорость процесса перестает изменяться с изменением напряженности фактора (кривые типа гиперболы, как, например, световая кривая фотосинтеза) или зависимость меняет свой знак (кривые типа параболы) (рис. 7). Довольно распространен случай, когда при всех значениях фактора зависимость интенсивности процесса от этого фактора выражается кривой, причем в разном диапазоне значений форма кривой может быть различной (рис. 8). Поэтому при всех вычислениях корреляционных коэффициентов или корреляционных отношений необходимо указывать пределы значений фактора, в которых они производятся. Способы вычислений описываются в учебниках по математической статистике.

Тесная связь между интенсивностью процесса и каким-либо из внешних факторов свидетельствует о том, что этот фактор является для данного процесса лимитирующим и поэтому определяет интенсивность процесса. Однако в природных условиях такое безусловное превалирование влияния одного фактора встречается редко. Чаще всего интенсивность процесса зависит от нескольких меняющихся факторов. Если они изменяются параллельно или находятся в причинной зависимости друг от друга, то влияние каждого из факторов бывает трудно, если не невозможно, разделить. Таковы, например, температура воздуха и дефицит давления водяных паров, влажность почвы и воздуха.

Выделение влияния каждого фактора при одновременном изменении многих факторов может быть произведено статистически методом дисперсионного анализа или вычислением множественных корреляций. Методы эти не столько сложны, сколько трудоемки. Они требуют большого количества определений в широком диапазоне внешних условий и при разнообразном сочетании их между собой. Простейший способ таких вычислений для оценки влияния одновременно двух меняющихся факторов состоит в том, что все данные предварительно классифицируют в зависимости от интенсивности одного из факторов. Число классов должно быть небольшим (не более трех-четырех). Внутри каждого класса вычисляют зависимость процесса от второго фактора. Таким образом, получа-



Рис. 7. Наиболее распространенные формы кривых зависимостей интенсивности физиологических процессов от внешних факторов

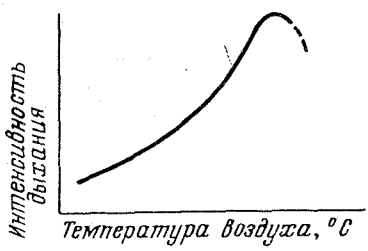


Рис. 8. Форма кривой зависимости интенсивности дыхания от температуры воздуха

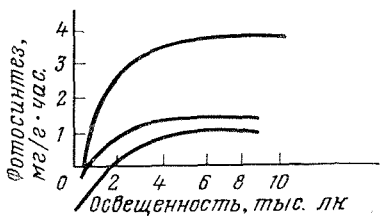


Рис. 9. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности при различном содержании углекислоты в воздухе (по данным Малкиной, 1965)

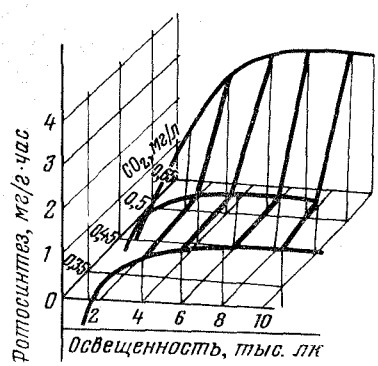


Рис. 10. Зависимость интенсивности фотосинтеза от освещенности при различном содержании углекислоты в воздухе (те же данные, что и на рис. 9), представленная в виде трехмерной диаграммы

ется система кривых — зависимостей процесса от одного из факторов в узком диапазоне значений другого фактора. Данные могут быть представлены также в виде трехмерной диаграммы (рис. 9, 10).

Несколько более сложный путь вычисления — построение кривой зависимости интенсивности процесса от одного из факторов, а затем учет отклонений эмпирически полученных данных от точек, лежащих на кривой. Принимается при этом, что отклонения обусловлены влиянием другого фактора. Таким же путем можно вычислить зависимость процесса от нескольких действующих факторов. Такой метод вычислений называется методом последовательных приближений. Расчеты коэффициентов множественной корреляции описываются в специальных руководствах. Знание зависимости физиологических процессов от внешних факторов дает возможность, не проводя измерений, вычислить интенсивность процесса с большой долей вероятности. В частности, для зоны достаточного увлажнения Л. А. Иванов рекомендует вычислять транспирационный расход влаги насаждениями по средней дневной температуре воздуха вегетационного периода (Иванов и др., 1951).

Такие вычисления по средним данным дают результаты, мало отклоняющиеся от экспериментальных, в случае, если зависимость между процессом и фактором внешней среды прямолинейна во всем диапазоне значений фактора, которые встречаются в исследованиях. Если же эта зависимость прямолинейна только на определенном участке кривой, то вычисления по средним показателям могут сильно отличаться от эмпирических данных. Особенно велики ошибки при вычислениях в случаях, когда зависимость между фактором и интенсивностью процесса неоднозначна. Правильные результаты получаются лишь тогда, когда в распоряжении исследователя имеются данные о частоте встречаемости разной интенсивности фактора и он может рассчитать средневзвешенную интенсивность процесса на основании кривой зависимости интенсивности процесса от изучаемого фактора. При вычислениях средней интенсивности физиологических процессов по интенсивности внешних факторов нужно знать, как влияет длительное воздействие различных условий на функциональное состояние растений.

Широко известно, что разные виды растений по-разному реагируют на изменение внешних условий. Например, известны виды, сильно транспирирующие, но способные резко сокращать транспирацию при недостаточном водоснабжении, у других видов транспирационный расход мало меняется при изменении условий водоснабжения; по отношению к свету выделяется две группы растений—светолюбивые и теневыносливые и т. д. Степень зависимости физиологических процессов от внешних факторов, положение оптимумов на кривой зависимости является характеристикой функционального состояния растений. Эта характеристика позволяет оценить, каков диапазон изменений интенсивности процесса при крайних отклонениях интенсивности внешних факторов от средних значений. На основании такой характеристики можно судить, насколько благоприятно то или иное местопроизрастание по своим микроклиматическим особенностям для определенных видов растений, какие именно факторы благоприятны и какие неблагоприятны для растения. Однако функциональная характеристика вида вовсе не константна для него. При перенесении растения в другие условия функциональное состояние его меняется. Это может проявиться только в изменении реакции растений на внешние факторы, но может сопровождаться и анатомо-морфологическими изменениями. Так, растения, выращенные при недостатке влаги, можно сразу отличить по мелким кожистым листьям с густой сетью жилок; легко отличаются друг от друга листья, образовавшиеся в условиях затенения и на прямом солнечном свету.

Воздействие внешних факторов на функциональное состояние растений у разных видов сказывается в различной степени. Одни виды, более консервативные, мало меняют свои физиологические свойства при изменении условий выращивания, другие — лабильные — меняют их в сильной степени. Для того чтобы количественно охарактеризовать степень лабильности растений, необходимо ставить специальные опыты выращивания их в широком диапазоне интенсивности одного из внешних факторов (включая сюда и крайние для данного вида условия) в факторостатных условиях или в природной обстановке (где, при прочих равных условиях, можно искусственно изменять освещенность, влажность почвы, уровень питания). У растений, подготовленных таким образом, исследуют зависимость интенсивности физиологических процессов от внешних факторов способами, описанными выше. При этом очень важно отметить, какой минимальный срок воздействия измененных условий необходим, чтобы у растений произошли функциональные изменения. Подобные исследования могут прежде всего внести существенные поправки при вычислении средней интенсивности процесса в разные по погодным условиям годы, при изменении условий произрастания и т. д.

Интенсивность фотосинтеза, исходя из механизма процесса, может быть определена на основании измерений количества поглощенной углекислоты, выделенного кислорода или по прибыли органического вещества. Однако поскольку одновременно с фотосинтезом протекает противоположно направленный процесс — дыхание, то по существу все эти методы учитывают баланс процессов газообмена, а не истинный фотосинтез.

Измерение истинного фотосинтеза возможно непосредственно лишь одним методом — по включению метки C^{14} в состав органического вещества растения при фотосинтезе в атмосфере $C^{14}O_2$.

Методы определения фотосинтеза и дыхания подробно излагаются в ряде руководств (Вознесенский, Заленский и Семихатова, 1965). Наиболее распространены методы, основанные на учете поглощения углекислоты. К ним относятся: метод ассимиляционной колбы (Иванов, Коссович, 1930, 1946), колориметрический метод Чатского и Славика, кондуктометрический метод (Вознесенский, 1967), метод Санадзе (1963), радиометрический метод (Заленский, Вознесенский, Семихатова, 1965), метод определения фотосинтеза и дыхания с помощью инфракрасного (оптико-акустического) газоанализатора.

Во всех перечисленных методах объект исследования заключается в камеру, через которую либо пропускается ток воздуха, либо она остается замкнутой. По разности содержания углекислоты снаружи и внутри камеры или до начала и после окончания экспозиции рассчитывают скорость поглощения или выделения углекислоты растением. При изучении фотосинтеза очень важно правильно подобрать время экспозиции, размер камер или скорость тока воздуха (в зависимости от интенсивности фотосинтеза или дыхания у опытного объекта, которая может быть известна из литературы или определена в предварительных опытах). Все указанные величины подбираются так, чтобы изменение концентрации CO_2 за время экспозиции по сравнению с исходной происходило в пределах 15—25% и, кроме того, воздух в камере и сам объект не подвергались бы сильному перегреву. Для предотвращения перегрева в ряде случаев применяются специальные меры: водяное охлаждение, специальный экран, не пропускающий тепловых лучей. Правильный подбор камеры, в которой не было бы застоя воздуха и не сильно изменялся бы микроклимат, служит темой многочисленных специальных исследований (Карпушкин, 1971).

Методы с использованием тока воздуха рекомендуется применять для работы с объектами с высокой интенсивностью фотосинтеза, так как движение воздуха препятствует возникновению дефицита CO_2 не только в камере, но и в слое воздуха, непосредственно прилегающем к листу.

Замкнутые камеры очень удобны для объектов с низкой интенсивностью наблюдаемого фотосинтеза, так как здесь легко увеличить количество поглощенной при фотосинтезе углекислоты (и тем самым повысить точность определения) за счет увеличения времени экспозиции.

Все применяемые методы в принципе позволяют определять фотосинтез как в условиях естественного содержания CO_2 в воздухе, так и при искусственном повышении его содержания. Но, как правило, повышенная концентрация CO_2 в камере по техническим причинам создается лишь при радиометрическом методе определения фотосинтеза.

Измерения, проведенные при естественной концентрации CO_2, дают данные о фотосинтезе в естественных условиях, которые можно использовать затем для расчета баланса органического вещества в месте произрастания. Измерения же, проведенные в атмосфере с концентрацией CO_2 выше насыщающей (1% и выше), позволяют определить потенциальную интенсивность фотосинтеза, которая может служить критерием функционального состояния объекта; но для балансовых расчетов эти данные неприменимы.

Все указанные методы сильно различаются по трудоемкости. Так, достаточно точный и надежный метод определения с помощью ассимиляционных колб очень малопроизводителен. Наиболее удобен и производителен метод определения фотосинтеза и дыхания с помощью инфракрасного (оптико-акустического) газоанализатора. Он позволяет непрерывно автоматически записывать изучаемые процессы и поэтому наиболее перспективен. Ограничением к его распространению в настоящее время служит необходимость в высокостабильном электрическом токе для правильной работы прибора и сложность его наладки (налаживание прибора должен осуществлять инженер-электронщик высокой квалификации).

В СССР известны марки газоанализаторов ОА 55-01 и ГИП-5, 7 и 10. Во многих лабораториях СССР с успехом используются зарубежные приборы марки URAS и Инфралит-2 и 3 («Методы комплексного исследования фотосинтеза», 1969; Карпушкин, 1971). Рассчитывать интенсивность фотосинтеза можно как на единицу поверхности ассимилирующих частей растения, так и на их вес (сухой или сырой). Возможны и другие специальные методы расчета — на хлорофилл и т. п. Выбор метода расчета зависит, с одной стороны, от технического удобства, с другой — определяется конкретными задачами исследования. Поскольку наиболее употребительны два метода расчета — на поверхность и на вес — для удобства сравнения своих данных с литературными целесообразно получить для исследуемого объекта переходный коэффициент от сырого веса к сухому и к поверхности листьев.

При измерении интенсивности фотосинтеза необходимо регистрировать: 1) интенсивность солнечной радиации, падающей на объект в границах ФАР (380-710 *нм*) и, если это возможно, поглощенной объектом; 2) температуру воздуха снаружи и внутри камеры, желательно и температуру листа; 3) влажность воздуха; 4) влажность почвы или термодинамические характеристики состояния влаги в почве (при недостаточном или избыточном увлажнении); 5) морфологическую или анатомическую характеристику ассимиляционного аппарата (теневые или световые листья или хвоя).

Для характеристики функционального состояния ассимиляционного аппарата, а также для расчетов средней интенсивности фотосинтеза чаще всего определяют зависимость интенсивности фотосинтеза от энергии падающей или поглощенной ФАР (так называемые световые кривые фотосинтеза). Кривые имеют форму гипербол (см. рис. 7) с общей формулой $\Phi = aI/1 + bI$, где a и b — константы, I — интенсивность света. Обычно критерием функционального состояния ассимиляционного аппарата служит положение кардинальных точек и параметров этой кривой — точки насыщения, уровня плато, угла наклона начального участка кривой и т. д. (подробнее см. в работе Малкиной, Цельникер, Якшиной, 1970).

Существенной величиной в балансе органического вещества является ночное дыхание фотосинтезирующих органов. Его определяют теми же методами, что и фотосинтез. Для определения баланса необходимо знать интенсивность дыхания стеблевых органов (для деревьев — ствола и ветвей) и корней. Большинство исследователей до сих пор определяет дыхание крупных (метровых) отрезков ствола или ветвей, у которых поверхность среза покрыта газонепроницаемой смазкой; в качестве камер применяются большие контейнеры. Однако как показали специальные исследования, отрезание более мелких частей растений изменяет интенсивность их дыхания в несколько раз (у надземных органов увеличивает, у корней уменьшает). При работе с интактными стволами и ветками камеру плотно пригоняют с одной стороны ствола и определяют изменения концентрации CO_2 в токе воздуха (Geurter, 1950); окутывают участок ствола пленкой, имеющей выход к сосуду со щелочью (Якшина, 1967) или надевают камеру в виде цилиндра, имеющую отверстия для ствола в крышке

и дне и раскрывающуюся по длинной оси; после экспозиции анализируют пробу воздуха, взятую с помощью шприца (Малкина, Цельникер, Якшина, 1970).

С помощью пленки можно определять интенсивность дыхания интактных толстых корней, частично освобожденных от почвы. Дыхание корневых мочек, осторожно откопанных (без нарушения связи с растением), измеряют в сосуде над щелочью, пропустив корень сквозь разрезанную пробку. Однако при всякой работе с корнями нарушается их естественное состояние. Лишь в опытах Эйдмана (Eidmann, 1943) дыхание корней определялось просасыванием воздуха через наполненные почвой вегетационные сосуды особой конструкции, в которых росли молодые саженцы. Дыхание почвы в параллельных сосудах определялось в качестве контроля. Разность двух определений составляла дыхание корней с их ризосферой. Условность определений Эйдмана заключалась в том, что вес корней мог быть определен только на параллельных растениях. Сложная установка его непригодна для работы в полевых условиях, в связи с чем весьма желательно привлечь внимание исследователей к разработке полевых методов определения дыхания корней.

Расчет интенсивности дыхания ствола, ветвей и, по-видимому, толстых корней удобнее вести на поверхность, а не на вес этих органов. При расчете на единицу поверхности интенсивность дыхания меньше зависит от диаметра одревеснев ших частей, как это показано в ряде работ японских исследователей, а также в работе А. М. Якшиной (1967).

Интенсивность дыхания гораздо сильнее, чем фотосинтез, изменяется под влиянием температуры. Поэтому при измерении дыхания необходима в первую очередь регистрация температуры среды. Как показывают наблюдения (Малкина, Цельникер, Якшина, 1970), очень большое влияние на дыхание оказывает влажность воздуха, поэтому ее также необходимо учитывать.

Зависимость интенсивности дыхания от температуры воздуха или почвы (для корней) может служить основой для вычисления среднесезонной интенсивности дыхания разных органов по метеорологическим характеристикам. Учет влияния второго фактора—влажности воздуха—еще более уточняет эти расчеты.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ

Одним из главных показателей водного режима с биогеоценологической точки зрения является транспирационный расход фитоценоза. Он может быть определен методом почвенно-гидрологического баланса, методом теплового баланса актинометрическим измерением интенсивности транспирации и листовой массы. В данной главе мы рассмотрим последний метод.

Существуют различные способы определения интенсивности транспирации. Они основаны или на учете количества паров воды, которое выделяет растение, или на учете потери воды сосудом с растением или отрезаной частью растения. В первом случае — при учете выделения паров воды — растение заключают в камеру, через которую протягивают воздух, а затем определяют количество водяных паров в этом воздухе. На этом принципе были основаны самые старые методы определения интенсивности транспирации. В последнее время появились сложные электронные самопишущие приборы, в которых количество водяных паров в воздухе регистрируется учетом поглощения инфракрасных лучей (тот же прибор, что и для определения количества CO_2) или другими методами (Якушев, 1969, 1971). Во втором случае — при определении потери воды растением — периодически взвешивается сосуд с растением или отрезанная часть растения. Сосуд с растением может взвешиваться че-

рез любые промежутки времени, за которые потерю в весе можно уловить достаточно точно. При взвешивании отрезанных ветвей дело обстоит сложнее. В момент срезания наблюдается резкий подъем транспирации («скачок»), который через 1—2 минуты сменяется прогрессирующим ее снижением, зависящим от иссушения листа. «Скачок» особенно резко проявляется при интенсивной транспирации. При низкой транспирации он мало заметен. Чтобы ослабить его, было предложено проводить срезание в расплавленном парафине (Иванов и др., 1950). Вследствие неравномерной скорости транспирации после срезания основным методическим требованием является точное выдерживание времени экспозиции с тем, чтобы средняя интенсивность транспирации за это время была как можно ближе к величине транспирации неповрежденного растения.

Как показали исследования, лучше всего эти условия удовлетворяются при трехминутной экспозиции, когда первое взвешивание заканчивается ровно через минуту после срезания, а второе — через 4 минуты. Лишь при определении ночной транспирации, очень слабой и довольно константной, экспозицию можно удлинять до получаса или даже нескольких часов. При исследовании желательно работать с ветками весом более 5 *г* и взвешивать их на технических весах с предельной нагрузкой 200 *г* и чувствительностью 0,01—0,005 *г*.

Наблюдения за транспирацией целесообразно сопровождать измерениями температуры воздуха, его влажности (или дефицита насыщения парами воды), скорости ветра и интенсивности солнечной радиации в пределах 380—3000 *нм* и состояния устьиц. Желательно также проводить параллельные определения температуры листьев.

Для характеристики транспирации как физиологического процесса, отличного от физического испарения, в работах Н. А. Максимова (1952) и ряда других авторов широко использовался такой показатель, как относительная транспирация. Он определялся как отношение интенсивности транспирации к испарению с поверхности смоченной фильтровальной бумаги, имеющей форму листа. В настоящее время более распространенным показателем аналогичного типа служит сопротивление диффузии паров воды.

Диффузионное сопротивление для паров воды вычисляется по формуле:

$$r_t = r_a + r_s = (W_i - W_a) : T,$$

где r_a — сопротивление слоя воздуха близ листа в *сек·см*$^{-1}$; r_s — сопротивление устьиц в *сек·см*$^{-1}$; W_i и W_a — концентрация паров воды внутри и вне листа в *мг·см*$^{-3}$ воздуха; T — транспирация в *мг·см*$^{-2}$ *сек*$^{-1}$. При этом принимается, что концентрация паров воды внутри листа равна насыщающей при температуре листа. Сопротивление атмосферы (r_a) вычисляется по аналогичной формуле для опытов со смоченной бумагой, имеющей форму листа.

Диффузионное сопротивление позволяет установить непосредственную связь между водным режимом растений и их фотосинтезом. Для перехода от диффузионного сопротивления для паров воды к сопротивлению для CO_2 полученные величины умножают на коэффициент 1,7 в соответствии с различиями в подвижности молекул CO_2 и H_2O.

Интенсивность транспирации в сильной степени зависит от водного режима почвы. Поэтому в дни наблюдений за транспирацией или в близкие сроки необходимо иметь характеристику водного режима почвы. Исходные данные для такой характеристики дает состояние влаги в слое распространения корней. Его лучше всего характеризовать термодинамическими показателями, например величиной давления почвенной влаги. Содержание влаги, которое часто используется как характеристика

влагообеспеченности растений, само по себе не является таким показателем, так как при сравнении разных почв одной и той же влажности соответствует разная степень связанности воды и наоборот, при различной их влажности состояние воды в них будет одинаковым. Поэтому в том случае, если известна только влажность почвы, это еще ничего не говорит о степени доступности воды в ней. Для суждения об этом данные по содержанию влаги в почве необходимо дополнять сведениями о типе почв и их водно-физических константах (максимальной гигроскопичности, наименьшей влагоемкости и т. п. (Роде, 1969). С точки зрения всего сказанного данные о величине давления почвенной влаги имеют большие преимущества, так как могут служить непосредственным основанием для сравнения между собой водного режима разных типов почв. Кроме того, этим способом удобно сравнивать состояние влаги в растениях и в почве, так как соответствующие показатели имеют одну и ту же размерность — давление, о чем подробнее будет сказано ниже.

Определения давления почвенной влаги в какой-то конкретный срок возможны как в непосредственно взятых образцах почвы, так и расчетом. Для этого взятые образцы почвы в лаборатории доводят до определенных значений влажности и определяют в них давление почвенной влаги. На основании измерений при нескольких различных значениях влажности строят характеристическую кривую. Методы получения кривых описаны И. И. Судницыным (1966). Зная содержание влаги в почве в определенный срок, по такой кривой находят соответствующую величину давления почвенной влаги.

Для оценки влагообеспеченности разных видов растений в определенных местообитаниях кроме характеристики состояния влаги в почве и атмосфере и величины транспирации можно использовать ряд показателей водного режима растений: водный дефицит листьев в естественных условиях и соотношение его с необратимым водным дефицитом, сосущую силу листьев, соотношение давления почвенной влаги с сосущей силой листьев и корней в разных горизонтах почвы. Эти показатели наиболее непосредственно и четко характеризуют степень соответствия вида режиму влажности местообитания. Другие распространенные показатели — влажность листьев, состояние воды и т. п.— показатели менее четкие. Например, влажность листьев очень сильно зависит от накопления ассимилятов и возраста листьев и закономерно снижается по мере старения листа (Цельникер, 1958). Что касается состояния воды, то это вообще показатель неопределенный и несравнимый у разных исследователей.

Определение водного дефицита в естественных условиях осуществляется чрезвычайно просто: листья, срезанные с растения, тотчас взвешивают и помещают в закрытый сосуд с налитой на дно водой, нижним обрезанным концом в воду. Через 2 часа насыщенные водой листья взвешивают снова. Разница между вторым и первым весом, выраженная в процентах по отношению ко второму весу (или к весу воды в листьях при насыщении), служит показателем дефицита.

Однако величина водного дефицита сама по себе непоказательна, если неизвестна выносливость данного вида к обезвоживанию. Этот последний показатель определяется следующим образом: в серии проб листьев, предварительно насыщенных водой, подсушиванием создается заранее известный, различный у разных проб водный дефицит. Затем листья помещают в сосуд с водой и через 2 часа отмечают тот минимальный водный дефицит, при котором исходный вес листьев не восстанавливается. Этот водный дефицит принимается за необратимый предел обезвоживания (Цельникер, 1955) или летальный водный дефицит (Oppenheimer, 1962). Если водный дефицит в естественных условиях становится близким к величине необратимого водного дефицита, это может привести к серьезным нарушениям жизнедеятельности листьев и их преждевременному отмиранию.

Наиболее распространенный метод определения сосущей силы в естественных условиях — метод струек по Шардакову (Вальтер и др., 1957). Для его применения необходимо иметь капилляры с одинаковым диаметром отверстия (для этой цели хорошо подходят капилляры Панченко, применяющиеся при анализе крови). Очень важно держать растительный материал в растворе не более 30—40 минут, так как затягивание экспозиции может привести к изменению его исходной сосущей силы (Тюрина, 1857а, б). Наряду с этим используются и другие методы, например, установление равновесия водоудерживающих сил в системе раствор — растительная ткань — замкнутая атмосфера (Судницын, 1971). Преимущество этого метода состоит в том, что растительная ткань не погружается в раствор, а помещается над ним. Однако при этом процессы водообмена между разными средами протекают медленно, так что за время определения состояние самого объекта может измениться.

Сопоставление сосущей силы различных органов растения с давлением почвенной влаги в разных горизонтах почвы позволит сделать заключение о степени доступности для растений почвенной влаги, находящейся на определенной глубине, поскольку, согласно осмотической теории поглощения воды, она может всасываться корнями лишь в том случае, если сосущая сила корней превышает по абсолютной величине давление почвенной влаги. Правда, данные, полученные в последнее время, свидетельствуют о том, что растения могут поглощать воду и против градиента водоудерживающих сил (Абрамова и др., 1966). Причины такого явления пока неясны.

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ

Исследования минерального питания растений в фитоценозах могут преследовать различные цели: 1) изучение обеспеченности растений почвой; 2) изучение влияния растений на процесс почвообразования посредством определения общего количества каждого отдельного элемента, поглощаемого растениями; 3) определение количества веществ, содержащихся в живых частях растений и возвращающихся в почву вместе с опадом, отпадом и отмирающими корнями; 4) изучение обращения минеральных веществ внутри растений, их реутилизации и биохимических превращений.

Оценка режима почвенного питания по содержанию отдельных элементов в почве или по содержанию их доступных соединений довольно хорошо разработана в агрохимии. Однако эти методы оказываются недостаточно достоверными при применении их к естественным фитоценозам. Поэтому для характеристики обеспеченности минеральными веществами естественных, и особенно лесных фитоценозов пользуются данными по содержанию элементов питания в ассимилирующих частях растений. Эти данные сопоставляют с показателями роста или продуктивности древостоев или типов леса.

Содержание вещества во взрослых листьях или хвое наиболее продуктивных типов леса считают оптимальным и таким образом устанавливают норму, которая характеризует достаточное снабжение растений данным веществом. Снижение содержания вещества по сравнению с этой нормой рассматривается как симптом недостаточного снабжения (Орлов, Кошельков, 1971). По данным многих исследователей, чаще всего продуктивность древостоев снижается вследствие недостатка в почве доступного азота (рис. 11).

Оценка условий снабжения элементами минерального питания по данным листового анализа далеко не всегда является простой, поскольку оптимальный уровень содержания каждого элемента в хвое или листьях не строго константен, а изменяется в зависимости от содержания других элементов, pH почвы и других условий. Если рост задержан из-за недо-

статка какого-либо другого элемента, данный элемент может накапливаться в избытке (эффект концентрирования), и тогда обнаруживается отрицательная корреляция между содержанием этого вещества и продуктивностью древостоя. Наряду с этим, причиной такой отрицательной корреляции может быть также вредное действие на растение избытка вещества или каких-либо его соединений. Таким образом, связь между содержанием определенного вещества и состоянием растений в фитоценозе может изменяться и даже менять знак действия в зависимости от уровня обеспеченности веществом (Рийспере А., Рийспере У., 1970).

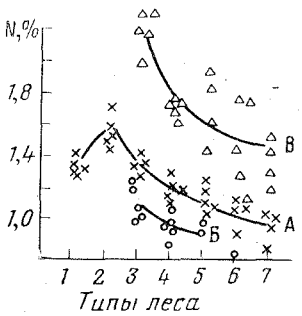


Рис. 11. Содержание азота в хвое сосны (А), ели (Б) и листьях березы (В) в разных типах сосняков (по Орлову, Кошелькову, 1971)

Типы сосняков:
1 — мшисто-лишайниковый;
2 — кислично-черничный;
3 — черничный;
4 — долгомошник;
5 — чернично-сфагновый;
6 — пушицево-сфагновый;
7 — кустарниково-сфагновый

Особое внимание при анализе растительного материала надо обращать на способы расчета полученных данных. Непосредственные результаты анализов обычно выражают как процент содержания исследуемого вещества по отношению к сухому весу; зачастую этот расчет является единственным и окончательным. В ряде случаев на основании этих данных делаются заключения о поступлении или расходовании исследуемого вещества или о накоплении его в растениях. Такие заключения неверны, поскольку процентное содержание вещества в ткани — это отношение веса данного вещества ко всему весу ткани, и, следовательно, динамика процентного содержания вещества зависит в такой же мере от изменения количества данного вещества, как и от изменения всего веса ткани. Например, при задержке роста и медленных темпах накопления сухого вещества, вызванных любыми причинами, кроме недостатка исследуемого элемента, содержание его в ткани будет повышенным, хотя общее количество поглощенного одним растением вещества и будет уменьшено по сравнению с нормально растущими растениями (Зайцева, 1951). Поэтому выводы о поступлении, передвижении и выделении веществ надо делать лишь на основании данных об абсолютном количестве вещества в данном органе или целом растении. Иногда целесообразно рассчитывать количество вещества в выросших листьях на единицу поверхности, так как это величина более константная, чем вес листа. Для характеристики поглотительной деятельности корней имеет смысл расчет прироста вещества за определенный срок по отношению к поверхности сосущих корней.

Наряду с анализом весового содержания минеральных элементов в ткани чрезвычайно важно определить, в состав каких соединений включены эти элементы, поскольку физиологическая роль этих соединений может быть различной. Для анализа форм минеральных соединений растительный материал должен быть зафиксирован, чтобы предотвратить возможность дальнейших ферментативных реакций. Наилучший современный способ фиксации — замораживание в жидком азоте или твердой углекислоте с последующей лиофильной сушкой. Более простые способы — фиксация сухим жаром в термостате, нагретом до 105°, или спиртом — применимы не для всех анализов, так как могут привести к разрушению наиболее лабильных соединений живой протоплазмы. Как

правило, при грубом фракционировании соединений минерального питания фиксация сухим жаром или паром не вносит больших ошибок в результаты. Методы фракционирования соединений азота и фосфора — главнейших элементов минерального питания — описаны у А. Н. Белозерского и Н. И. Проскурякова (1951), а также во всех практических руководствах по биохимии растений.

Наряду с аналитическими методами исследования для изучения минерального питания широко применяются экспериментальные методы — внесение удобрений в почву в полевых условиях, известкование, а также создание определенного режима питания в вегетационных опытах («Агрохимические методы исследования почв», 1954; Баславская, Трубецкова, 1964; Журбицкий, 1968).

БАЛАНС ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ В ФИТОЦЕНОЗАХ И ПРОЦЕССЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ

Материал для выяснения баланса органического вещества в биогеоценозах дает изучение процессов фотосинтеза и дыхания. При этом фотосинтез составляет приходную часть баланса, а дыхание — его расходную часть. Эти соотношения могут быть выражены формулой — $M—m=fP_iT—aP_1T_1$ (Иванов, 1941), согласно которой масса живых (M) и мертвых (m) частей растения есть разность между приходом вещества в процессе фотосинтеза (fPT) и расходом на дыхание (aP_1T_1).

В зарубежной литературе все количество органического вещества, синтезированное фитоценозом за год, без вычета потерь на дыхание, получило название брутто-продукции. Прирост органического вещества, за вычетом потерь на дыхание и массы отмерших частей, называется нетто-продукцией (Boysen-Jensen, 1932). Непосредственно при определении фотосинтеза, как уже указывалось выше, в большинстве методов измеряется величина фотосинтеза за вычетом дыхания листьев (наблюдаемый или кажущийся фотосинтез).

Количество углерода, выделенного в результате дыхания листьев во внешнюю среду, учитывалось во многих работах. Однако теперь, с обнаружением зависимости дыхания от интенсивности освещения, эти данные должны быть критически пересмотрены.

По дыханию неассимилирующих частей данных очень мало, но уже теперь ясно, что расход на дыхание всех живых частей растения может составлять 50%, а иногда быть больше всей продукции фотосинтеза.

Для расчета баланса органического вещества отдельных растений, составляющих фитоценоз, а также всего фитоценоза в целом необходимо, исходя из уравнения, данного Л. А. Ивановым, знать среднюю за определяемый промежуток времени интенсивность процессов фотосинтеза и дыхания. Эти интенсивности могут быть получены как средние арифметические из многих случайных определений, а также рассчитаны на основании зависимости интенсивности процесса от напряженности какого-либо ведущего фактора и значения этого фактора в данном фитоценозе. Например, зная световую кривую фотосинтеза и вероятность встречаемости определенных интенсивностей ФАР, можно рассчитать и среднюю интенсивность фотосинтеза. Сложность состоит лишь в том, что световой режим закономерно меняется, начиная от поверхности растительного покрова в глубь фитоценоза. В связи с этим световые кривые у листьев, расположенных на разной высоте, будут различными и распределение интенсивности ФАР также будет различным. Следовательно, для более точного расчета необходим послойный учет интенсивности физиологических процессов наряду с систематической регистрацией метеорологических элементов на разной высоте. Методы измерения ФАР описаны Б. И. Гуляевым (1965), В. А. Алексеевым (1963), Г. Тоомингом и Б. И. Гуляевым (1967), Ю. Л. Цельникер (1969).

Следующим множителем для расчета общей продукции вещества (на единицу площади фитоценоза), образованного в результате процессов жизнедеятельности, является площадь или масса работающих органов или тканей. Поскольку специализированным органом фотосинтеза в большинстве случаев служат листья или хвоя, для расчета фотосинтеза необходимо учесть размер суммарной поверхности этих органов. Как правило, для всего фитоценоза в целом, а также для отдельных его компонентов размеры поверхности ассимилирующих органов выражаются индексом листовой поверхности. Для большинства сомкнутых фитоценозов эта величина колеблется в пределах 4—7 при расчете на одностороннюю поверхность листа. Для фитоценозов, основу которых составляют хвойные древостои, эта величина равна 13—17. В связи с вертикальной дифференциацией ассимилирующих органов, зависящей от закономерного ослабления света внутри фитоценоза, о которой мы говорили выше, представляется целесообразным послойный учет поверхности ассимилирующих органов. Впервые такой учет был предложен японскими авторами Монси и Саеки (Monsi, Saeki, 1953).

Поскольку дыхание растений не имеет специализированного органа, для расчета расхода органического вещества на этот процесс необходимо учитывать размер всех органов растения. Лучше всего учитывать размеры поверхности органов.

Большое значение для баланса органического вещества имеет соотношение частей растения. Оно может варьировать в очень широких пределах в зависимости от внешних условий и само в свою очередь сильно влияет на формирование микроклимата внутри фитоценоза. В связи с этим весьма актуально исследование оптимальной структуры фитоценоза и отдельных составляющих его растений, так как соотношение размеров фотосинтезирующих и нефотосинтезирующих частей может по-разному сказываться на балансе вещества в зависимости от внешних условий. С другой стороны, от соотношения частей растения при одной и той же биологической продуктивности зависят размеры хозяйственного урожая, т. е. прирост частей, используемых человеком (семена, стволовая древесина, зеленая масса на сено и т. п.). Наконец, третьим множителем при определении баланса органического вещества служит время работы фотосинтеза и дыхания. В течение суток синтез органического вещества осуществляется в те часы, когда интенсивность ФАР будет выше компенсационной точки фотосинтеза. Возможны в течение дня и «простои» в процессе, обусловливаемом полуденной депрессией фотосинтеза. Как правило, депрессия будет более глубокой и длительной в жаркие засушливые дни.

Дыхание для зеленых частей растений обычно учитывается только за ночные часы, а для нефотосинтезирующих органов — круглосуточно. В течение сезона длительность процессов фотосинтеза и дыхания в умеренном климате ограничивается периодом положительных температур (фотосинтез для вечнозеленых растений возможен до температур —3—5°, а для листопадных пород он прекращается с пожелтением листьев, заметное дыхание продолжается до температур —5, —10°).

БАЛАНС ЭНЕРГИИ В ФИТОЦЕНОЗАХ

Изучение этого вопроса чрезвычайно важно для биогеоценологии, так как через баланс энергии можно, во-первых, оценить эффективность фотосинтетической работы фитоценоза, во-вторых, связать два важнейшие процесса, идущие в фитоценозах,— фотосинтез и транспирацию. Через энергетический баланс осуществляется климаторегулирующая роль фитоценоза, особенно такого мощного, как лесной, и связываются воедино все биотические компоненты биогеоценоза.

Изучение баланса энергии обычно осуществляется двумя путями: с одной стороны, это учет пропускания, отражения и поглощения энергии, падающей на фитоценоз. С другой стороны — это изучение количества поглощенной энергии, затраченной на транспирацию, теплообмен и фотосинтез. При этом, если для первых двух процессов используется вся поступающая энергия (от солнца, от неба, а также тепловое излучение атмосферы), то для фотосинтеза — только энергия солнца и неба с длиной волны от 380 до 710 *нм* (ФАР).

Как правило, из двух процессов, характеризующих рассеяние энергии фитоценозом (отражения и пропускания), наиболее сильно варьирующим является второй. Поэтому задача определения количества поглощенной энергии как разности между падающей и рассеянной энергией сводится в основном к правильному учету энергии, пропущенной пологом фитоценоза. Вследствие пестроты оптических свойств полога как в пространстве, так и во времени, это — непростая задача. Для правильного ее решения необходимы либо многочисленные измерения, сделанные при разных типах погоды и при разной высоте солнца, либо расчетные формулы (Цельникер, 1969).

Количество энергии, пошедшей на транспирацию, рассчитывается по формуле $Q_T = K_T T$, где T — интенсивность транспирации; Q_T — количество тепла, затраченное единицей массы (или поверхности) транспирирующих органов за час; $K_т$ — теплота парообразования, равная при 20—25° 585 *кал/г* воды.

Расчет теплообмена ведется по формуле $Q = 2K_I(T_в - T_л)$, где K_I — коэффициент теплопередачи, $T_в$ и $T_л$ — температура листа и воздуха. Коэффициент теплопередачи очень сильно меняется в зависимости от ветра. Если в безветренную погоду он составляет 10 500 *эрг/см² сек·град*, то при скорости ветра 0,5 *м/сек* он возрастает до 15 000, а при скорости 4,0 *м/сек* — до 50 000 *эрг/см² сек·град* (Шульгин, 1962).

Наибольший интерес для физиолога представляет та часть поглощенной радиации, которая используется на фотосинтез и консервируется в химических связях органического вещества. Она рассчитывается, исходя из уравнения фотосинтеза, согласно которому на 6 *г·мол* фиксированной углекислоты, из которой образуется 1 *г·мол* глюкозы, затрачивается 674 *кал* энергии, или на 1 *г* углекислоты — 2,55 *ккал*.

Зная количество углекислоты, потребленной фитоценозом за вегетационный период, можно вычислить и количество энергии, использованной на фотосинтез, считая условно, что при этом образовались одни углеводы. При сравнении этого количества энергии с количеством поглощенной за тот же период ФАР или интегральной радиации можно вычислить и долю энергии, пошедшей на фотосинтез, т. е. КПД фотосинтетической работы фитоценоза. Для большинства фитоценозов эта величина колеблется в пределах 0,5—2%, и лишь в короткие промежутки времени, при особенно благоприятных условиях, она повышается до 8—10%.

Учет количества энергии, заключенной в химических связях органического вещества, можно провести также, зная массу вещества, образовавшегося за определенный промежуток времени в фитоценозе, и калорийность этого вещества. Последняя определяется при помощи калориметрической бомбы. Метод работы с ней описан в книге «Биофизические методы исследования» (1956), а также в сборнике «Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений» (1969). Определения калорийности различного растительного материала показали, что разные органы растения имеют различную калорийность: наиболее высока она у маслянистых семян, несколько ниже у листьев и ветвей (примерно равна калорийности углеводов) и значительно ниже у корней. Эти данные позволяют уточнить результаты, полученные на основании уравнения фотосинтеза.

ОТНОШЕНИЯ МЕЖДУ РАСТЕНИЯМИ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ

Исследования весьма разнообразных форм взаимодействий между растениями имеют прямое и непосредственное отношение к основным целям биогеоценологии. Можно считать установленным, что отношения между растениями определяют и регулируют видовой состав, структуру и динамику фитоценоза и выступают важным фактором обмена веществ в системе фитоценоз — экотоп. Можно указать на следующие основные проблемы отношений между растениями, разработка которых в наибольшей степени будет отвечать теоретическим и практическим задачам биогеоценологии.

1. Отношения между растениями как фактор, влияющий на дифференциацию биогеоценотического покрова Земли.

2. Взаимные отношения растений, определяющие сукцессии биогеоценозов и контролирующие смены растительных сообществ.

3. Отношения между растениями как фактор, влияющий на флористический состав и структуру фитоценоза.

4. Взаимодействие между растениями в их влиянии на баланс органического вещества и энергии в биогеоценотических системах.

Разумеется, перечисленными выше проблемами не исчерпываются задачи изучения отношений между растениями в биогеоценозе. Да и перечисленные вопросы в процессе разработки потребуют существенной детализации.

Взаимодействия между растениями могут изучаться как между растениями одного вида, так и разных. Внутривидовые отношения между растениями играют исключительно важную роль в формировании структуры и в материально-энергетическом балансе растительных сообществ, поскольку регулируют численность (плотность) популяции в биогеоценозе, а следовательно, и долю участия ее в химической работе и синтезе органического вещества. Во флористически сложных сообществах изучение внутривидовых взаимных отношений между растениями сопряжено с большими трудностями, так как особи изучаемой популяции взаимодействуют не только между собой, но и с особями других видов. Совершенно очевидно, что в первую очередь надлежит изучать взаимные отношения между особями, составляющими эдификаторные и доминантные синузии сообщества, определяющие основные структурные особенности фитоценоза и его биогеоценотические функции.

Очень важное значение имеет изучение также межвидовых отношений между растениями, так как ими в первую очередь определяется ассоциирование экологически и биологически разнородных видов. В первую очередь исследованию должны подвергаться взаимоотношения между видами, составляющими эдификаторные и доминантные синузии сообщества.

Изучение взаимных отношений между структурными частями фитоценоза — синузиями, в частности ярусами, лучше проводить непосредственно в природной обстановке, так как имитация взаимодействий между целыми структурными частями сообщества в условиях питомника или вегетационного опыта исключительно трудна.

Разумеется, отношения между растениями следует изучать в рамках биогеоценозов определенных типов. При этом рекомендуется изучать отношения между растениями не в одном типе сообществ, а в разных, образующих определенные экологические и сукцессионные ряды сообществ, что дает возможность определить действительную роль взаимных отношений между растениями в дифференциации растительного покрова на типы сообществ и в сменах фитоценозов.

Познание способов и механизмов взаимовлияний растений в сообществах возможно только на основе изучения ряда проблем.

1. Отношения исследуемых растений к важнейшим факторам среды, в первую очередь к тем, которые составляют энергетические и материальные ресурсы местообитания (свет, влага, питательный режим почвы).

2. Биологические свойства видов, особенно способность их к генеративному и вегетативному возобновлению, скорость роста и мощность развития надземных и подземных частей.

3. Влияние самих растений на физические факторы среды, прежде всего на энергетические и пищевые ресурсы местообитаний. Эти исследования должны иметь комплексный характер и включать в себя изучение и количественную оценку средообразующих влияний растений на физиологически действующие режимы экотопа.

4. Ростовые и физиологические реакции растений на изменение среды конкурентами, что является одним из существенных разделов познания механизма взаимных отношений между растениями. Имеется, однако, большая трудность при изучении этого вопроса, заключающаяся в том, что состояние растений в фитоценозе — это суммарный итог всех их реакций на средообразующие влияния конкурентов.

Изучение взаимных отношений между растениями можно осуществлять различными методами, каждый из которых имеет свои положительные стороны и недостатки. Выбор методов зависит от целей и объектов исследований, технической оснащенности и финансовых возможностей. Как правило, глубокий и полный анализ взаимных отношений между растениями в сообществе достигается не каким-либо одним приемом изучения, а рядом методов, взаимно дополняющих и углубляющих друг друга.

Все методы можно разделить на две группы: сравнительные методы фитоценотического анализа растительных сообществ и экспериментальные методы. Они, естественно, нуждаются в приспособлении к специфическим задачам и условиям конкретного исследования.

Сравнительные методы изучения взаимных отношений между растениями в природных биогеоценозах основаны на сравнении численности и количественных соотношений видов в растительных сообществах, принадлежащих к определенным экологическим и сукцессионным рядам. Изменения численности, жизненного состояния и роста одних видов растений в зависимости от наличия, обилия и мощности развития других в рядах изучаемых сообществ рассматриваются как внешнее выражение и результат взаимодействий между растениями, при условии, разумеется, если сдвиги в показателях не являются ответными реакциями популяции на смену комплекса физических факторов экотопа. Разграничение и количественная оценка влияния на численность, рост и сопряженность видов в фитоценозе физических факторов экотопа и биоценотических отношений весьма затруднительна — они всегда выступают в тесной связи и взаимодействии друг с другом. Поэтому для получения надежных результатов этими методами необходимо или выключать маскирующее влияние физических факторов экотопа, или учитывать влияние этих факторов на систему взаимных отношений между растениями и вносить в выводы соответствующие поправки.

Выключение влияния физических факторов экотопа обычно достигается таким подбором объектов исследований, чтобы изучаемые фитоценозы размещались в сходных топологических и почвенно-грунтовых условиях и на одних и тех же генетических видах и разновидностях почв, однородных по своим физическим и химическим свойствам. Например, если изучается процесс изреживания и дифференциации стволов в зависимости от густоты стояния деревьев, то серии пробных площадей должны быть подобраны однородными по почвенно-грунтовым условиям и иметь по возможности одинаковый комплекс физиологически действующих режимов экотопа (влажность и питательный режим поч-

вы, температурный режим и т. д.). Если требуется выяснение зависимости этого процесса от факторов физической среды экотопа, необходимо подбирать пробные площади с различной густотой стояния деревьев, параллельно для разных экотопов. При изучении взаимных отношений между растениями как движущей силы смен растительных сообществ объектами исследований должны служить сообщества различных фаз и стадий сукцессионного процесса, принадлежащих к одному ряду развития и формирующихся в сходных условиях экотопа. Если нарушается этот принцип подбора объектов исследований, то ошибки, вызванные влиянием факторов экотопа на численность и рост растений, могут полностью исключить возможность правильной оценки взаимодействий между растениями в сообществе.

В том случае, когда объектами исследований служат фитоценозы, существенно отличающиеся друг от друга по комплексам факторов среды, следует широко применять статистические методы. Так, например, для выявления отрицательных и положительных корреляций между видами в сообществе с успехом может быть использован дисперсионный анализ, особенно в модификации его Киршоу.

При осуществлении исследований рекомендуется придерживаться принципов и схем, разработанных для выделения и детальной характеристики растительных сообществ. В сущности, приемы подбора пробных площадей по экологическим и сукцессионным рядам, общее описание растительности и методы определения важнейших количественных показателей участия в составе видов и их жизненного состояния в этом случае не отличаются от обычно применяемых геоботаниками (Сукачев, 1931, 1961; Работнов, 1964; Понятовская, 1964; Юнатов, 1964). Исследования могут проводиться на пробных площадях, трансектах и точечным методом. Размеры трансектов и площадей, число точек, принципы размещения мелких учетных площадок или растений, повторность наблюдений устанавливаются в зависимости от типа растительного покрова, структуры растительного сообщества, его флористической насыщенности и состава экобиоморф. При всех исследованиях необходимо вести тщательный и, по возможности, объективный анализ жизненного состояния растений и количественных соотношений между видами, составляющими различные структурные части фитоценоза. При сравнительном изучении средообразующих влияний одних видов на другие необходимо ставить специальные экологические, а иногда и эколого-физиологические исследования.

В структурно и флористически сложных сообществах такой анализ следует начинать с изучения влияния эдификаторных синузий на численность и жизненное состояние доминант и сопутствующих растений подчиненных ярусов, хотя в ряде случаев не исключается полезность и обратного хода исследований (например, влияние синузий мхов на возобновление древесных пород). Особый интерес представляет изучение взаимоотношений между взрослыми особями и их подростом, позволяющим вскрыть характер и механизм внутривидовых отношений между растениями в сообществе.

Первичный сбор материала включает в себя определение ряда количественных показателей, таких, как численность (обилие) и густота стояния растений, покрытие почвы (истинное и проективное), вес, скорость роста (высота, прирост верхушечного побега), жизненность, фенофаза. Особое значение приобретает изучение показателей, характеризующих энергию вегетативного и семенного возобновления. Методы определения этих показателей достаточно подробно изложены в ряде методических руководств. Можно лишь рекомендовать, во-первых, избегать глазомерной оценки этих показателей, во-вторых, широко использовать для сбора и обработки исходных данных методы вариационной статистики.

Определение показателей лучше всего проводить на мелких учетных площадках, закладываемых в пределах основной пробной площади по принципу двухступенчатого подбора места для закладки. Для этого в пределах пробной площади вначале устанавливают отдельные типы синузий, в частности парцеллы, а затем, соблюдая принципы случайной выборки, определяют размещение внутри парцелл серий мелких учетных площадок. Размеры таких учетных площадок могут варьировать, в зависимости от типа сообщества и изучаемого растения, от 1 до 25 $м^2$. Полученные таким путем данные систематизируются и анализируются по экологическим, сукцессионным, структурным (например, по густоте стояния деревьев, кустарников или сомкнутости крон) или возрастным рядам растительных сообществ. Для систематизации данных и выявления сопряженных зависимостей между видами рекомендуется составление сводных таблиц и различные способы графического анализа результатов исследования, например построение графиков и диаграмм изменения численности, проективного покрытия, встречаемости и других показателей одних видов в зависимости от наличия и обилия других, особенно, если последние образуют наиболее мощно развитые структурные части фитоценоза. Как правило, оценка степени влияния одних видов на другие проводится главным образом на основании учета влияния растения на окружающую его атмосферу, условия освещения, накопление отмерших остатков растений, влажность почвы и ее другие свойства.

Существуют методы статистического изучения взаимных отношений растений в сообществе, основанные на выяснении степени сопряженности между видами посредством закладки серий учетных площадок по принципу случайных выборок. В пределах исследуемого участка растительности площадки могут распределяться через определенные промежутки по прямой линии или маршруту или устанавливаться наложением на местность решетки с пронумерованными квадратами, выбирать которые нужно по таблице случайных цифр. На учетных площадках определяются показатели, характеризующие участие вида в сообществе, например обилие и степень проективного покрытия почвы.

Наиболее простой способ состоит в сравнении списка видов по каждой учетной площадке и в вычислении показателя сопряженности (т. е. частоты совместной встречаемости) для каждого вида в отношении каждого из других видов.

Виды, характеризующиеся наибольшей сопряженностью, группируют вместе, пользуясь диаграммой — решеткой Чекановского. Техника построения таких диаграмм-решеток излагается в специальных работах (Ярошенко, 1961; Макфедьен, 1965). Следует лишь подчеркнуть, что при вычислении коэффициентов корреляции для всех возможных сочетаний выборок по две и построении диаграммы-решетки можно использовать не только наличие или отсутствие тех или иных видов, но и такие более чуткие показатели реакций одних растений на другие, как степень проективного покрытия, численность, частота вида и др.

Если вычисление показателей сопряженности и построение диаграммы Чекановского проведено достаточно тщательно, то, анализируя ее, можно установить, что вся совокупность выборок распадается на определенные группы, весьма наглядно демонстрирующие положительные и отрицательные отношения между растениями в сообществе.

Существуют и другие более сложные методы статистического анализа отношений между растениями (см. Василевич, 1969; Greig-Smith, 1963).

Экспериментальные методы. Экспериментальный подход к проблеме отношений между растениями открывает более широкие возможности для объективной количественной оценки характера и механизма взаимодействий между растениями, чем рассмотренные выше

методы. В отличие от последних, экспериментальные методы включают в себя активные и целенаправленные вмешательства в систему установившихся взаимных отношений растений в сообществе. В итоге этих вмешательств исследователь получает возможность вычленить влияние одних популяций растений от других, изучать различные формы и способы их взаимодействий в более или менее контролируемых условиях эксперимента. Это достигается при помощи разнообразных приемов и операций, рассчитанных на включение строго определенных форм и способов взаимодействий растений в надземных и подземных частях растительных сообществ. Чем более совершенны в методическом отношении будут эти приемы, тем точнее и объективнее будет дана оценка значения той или иной формы отношений между растениями в жизни и в биогеоценотических функциях сообщества. Это методологическое требование «чистоты» эксперимента — одно из важнейших условий любой экспериментальной работы, но соблюдение его в условиях природных биогеоценозов очень затруднено.

При закладке любого опыта в растительных сообществах практически трудно в полной мере выдержать основной принцип лабораторного эксперимента — сохранить константность всех факторов, за исключением того, значение которого в эксперименте исследуется и который в этих целях искусственно изменяется в определенных пределах. В природных условиях при выключении какой-либо одной формы взаимных отношений между растениями мы невольно нарушаем и изменяем в определенных границах и другие виды связей и взаимодействий между растениями. Поэтому при постановке опытов в природных сообществах необходимо учитывать и оценивать разнообразные побочные эффекты и реакции растений на определенную форму искусственного вмешательства в систему взаимных отношений растений. Это достигается постановкой разнообразных дополнительных исследований и широким использованием методов статистического анализа результатов опыта. Кроме того, рекомендуется не ограничиваться изучением какой-либо одной формы взаимодействий растений, а включать в схему опытов изучение и ряда других типов взаимных отношений между растениями. Исследуя, например, конкуренцию между растениями за свет, сопряженно с нею необходимо изучать соревнование между растениями за влагу и различные виды питательных веществ почвы, что позволит дать более объективную оценку значения первой формы взаимных отношений растений.

Все исследования рекомендуется начинать с постановки опытов по изучению характера и механизма взаимодействий между растениями, слагающими эдификаторные доминантные синузии, поскольку от них в первую очередь зависит урожай сообществ и общий ход биогеоценотического обмена. Ориентируясь на результаты и выводы сравнительного фитоценологического анализа растительных сообществ, намечают основные научные гипотезы и предположения о действительном характере и механизме взаимных отношений между растениями, которые особенно остро нуждаются в экспериментальной проверке и обосновании. Отбор таких гипотез и установление основных форм и типов взаимных отношений между растениями, подлежащих экспериментальному изучению, представляется весьма ответственной задачей, во многом определяющей программу работ, схему опытов и выбор методов их учета.

Совершенно очевидно, что практически невозможно одновременно изучать все разнообразные формы и способы отношений между растениями и в любой конкретной работе приходится ограничиваться изучением лишь некоторых из них. В первую очередь должны исследоваться те формы взаимных отношений, которые играют ведущую роль в жизни и в биогеоценотических функциях растительного сообщества. К числу

таких форм взаимных отношений относится конкуренция растений за свет, влагу и различные виды питательных веществ почвы. Разумеется, это не исключает целесообразности постановки работ по экспериментальному изучению и иных форм взаимодействий растений — средообразующих, аллелопатических и трансбиотических.

Развитие экспериментальных работ по изучению взаимных отношений растений привело к большому разнообразию методов и способов искусственного вмешательства в систему установившихся взаимных отношений между растениями.

Наиболее распространенными оказались методы изучения взаимодействий растений посредством изменения первоначального состава и структуры растительного сообщества. Большое преимущество этих методов заключается в том, что они позволяют непосредственно судить о реакции одних видов растений или структурных частей сообщества на частичное или полное устранение влияния других. Однако при практическом их применении нередко возникают большие трудности в расшифровке механизма взаимодействий растений. Эти трудности удается преодолеть только в том случае, если подобного рода эксперименты сопровождаются глубоким и детальным изучением происходящих при этой форме вмешательства в жизнь сообщества изменений в комплексе факторов фитосреды (особенно режимов света, увлажнения и минерального питания растений).

Для сравнительной оценки степени соревнования за свет, влагу и питательные вещества почвы часто используется метод траншейной изоляции корневых систем одних растений от других. Суть этого метода заключается в том, что по периферии опытных площадок, заложенных внутри изучаемого растительного сообщества, обрубают корневые системы на глубину всей корнеобитаемой толщи или только той части, где размещается основная масса корней. Для устранения вторичного проникновения корней в почву площадок и предотвращения оттока из нее почвенной влаги и питательных веществ иногда прокладывают изоляцию из толя или более стойких материалов (например, стекла, жести или оцинкованного железа). Такие площадки могут быть использованы для выявления реакции естественных групп подроста и растений нижних ярусов на устранение корневой конкуренции верхнего яруса без нарушения исходной структуры растительного сообщества или для изучения реакций высеваемых растений, чуждых данному сообществу.

Следует учитывать, что реакция растений на выключение конкуренции корней этим методом осложняется дополнительными эффектами, вызываемыми продуктами распада оставшихся в почве корней, изменениями в микробиологической активности почвы и т. д. Эффекты эти могут быть существенно уменьшены, если посевы на площадках проводить не сразу, а спустя 2—3 года после обрубки корней. Наиболее ответственным моментом подобного рода работ является правильный подбор площадок по двухступенчатому принципу (см. выше) и избежание нарушений структуры почвы на площадках.

Кроме выключения влияния корней одних растений на корни других можно регулировать взаимодействия между растениями и в сфере надземных частей сообщества раздвиганием стеблей трав, ветвей деревьев вплоть до удаления надземных частей некоторых особей (Работнов, 1965).

Используя и комбинируя перечисленные выше приемы выключения влияния одних растений на другие, можно построить схемы опытов, позволяющие дать сравнительную количественную оценку конкуренции между растениями в подземных и надземных частях без нарушения исходного состава и структуры сообщества. Исключение или резкое снижение численности какого-либо компонента фитоценоза обычно сопровождается изменением в составе и структуре растительных сообществ,

что позволяет определить реакцию различных видов фитоценозов на средообразующие и конкурентные влияния одних видов на другие. При этом различные виды будут реагировать на выключение отдельных компонентов или целых структурных частей сообщества различно (положительно, индифферентно, а иногда отрицательно). Опыты подобного рода проводились многими исследователями как в лесных, так и луговых сообществах и неизменно давали весьма ценную информацию о взаимных отношениях между растениями в сообществе (Сукачев, Савенкова, Наливкина, 1916; Clements a. oth., 1929; Knapp, 1954; Bornkamm, 1963; Карпов, 1964а; Мильторп, 1964; Работнов, 1965).

Наиболее эффективным методом изучения механизма взаимных отношений в подобного рода исследованиях оказался сопряженный анализ изменений светового, водного и минерального режимов при удалении компонентов из состава сообществ и реакции других видов на эти изменения. Подобного рода эксперименты рекомендуется проводить по строго продуманным схемам опыта и на хорошо зафиксированных в натуре пробных площадях и мелких учетных делянках.

Другим весьма эффективным методом изучения взаимных отношений между растениями служит введение в состав ценозов новых компонентов. Подобного рода эксперименты широко использовались для изучения факторов, регулирующих плотность и видовой состав растительных сообществ, выявления причин и приуроченности видов к определенным типам экотопов, изучения механизма смен растительных сообществ и значения взаимных отношений между растениями в продуктивности растительного покрова (Clements a. oth., 1924, 1929; Прозоровский, 1940; Шенников, 1942; Работнов, 1958, 1960; Knapp, 1954; Карпов, 1960, 1964б; Bornkamm, 1963).

Введение в состав сообществ новых компонентов рекомендуется осуществлять по экологическим, динамическим и географическим рядам растительных сообществ, что оказывается особенно результативным при изучении роли взаимных отношений растений в формировании сообществ определенного видового состава и строения. Например, А. В. Прозоровский (1940) провел опыты с пересадками небольших участков дернины злаков в пределах экологического ряда от типчаковой степи (вершина гривы) до разнотравно-злакового луга и установил, что отношения между растениями играют решающую роль в распределении видов в рамках этого экологического профиля. Основываясь на результатах этого опыта, А. П. Шенников (1952) сформулировал понятие об экологическом и биоценотическом оптимумах произрастания растений. Такие опыты можно осуществлять подсевом семян, пересадками сеянцев, взрослых растений, а иногда фрагментов растительных сообществ в виде дернин. Особенно надежные результаты получаются в том случае, когда посевы и пересадки растений сочетаются с другими приемами регулирования соревнования между растениями (например, траншейным методом изоляции корней) и факторов среды и сопровождаются детальными исследованиями факторов фитоклимата и физиологически действующих режимов почвы, морфологических и эколого-физиологических реакций растений на новые биоценотические условия.

Методы изучения взаимных отношений между растениями активными воздействиями на фитоклимат и почву отличаются большим разнообразием. Воздействие на фитоклимат наиболее часто сводится к искусственному изменению режима освещенности внутри сообществ устройством специальных сооружений в виде деревянных решеток или другого типа затенителей (Shirley, 1945; Bjorkman, 1945; Jarvis, 1964). Подобного рода эксперименты оказываются весьма результативными при изучении светового минимума и фотосинтетических реакций компонентов сообщества на изменение интенсивности и качественного состава света. Иммитируя, например, влияние надземных частей древостоя на

световой режим сеянцев сосны и дуба скального в условиях открытых вырубок, Бьеркман (Bjorkmann, 1945) и Джервис (Jarvis, 1964) показали, что угнетенное состояние и плохой рост подроста этих пород в лесных фитоценозах обусловливается главным образом конкуренцией со стороны корней взрослых деревьев.

При построении схем опытов с искусственным затенением рекомендуется проводить сопряженное измерение освещенности и ростовых реакций сеянцев в природных растительных сообществах.

Воздействия на систему отношений между растениями через почву основаны главным образом на принципе выключения или уменьшения конкуренции между растениями за воду и элементы питания, находящиеся в экологическом минимуме. Чаще всего эти опыты сводятся к внесению в почву различных видов удобрений и регулированию водного режима почвы поливом. Особый вид воздействия — мелиорация и механическая обработка почвы, причем последний прием в методическом отношении далеко не безупречен, так как включает в себя не только изменение факторов почвенной среды, но и прямое истребление или повреждение растений.

Изложение методики опытов с удобрениями можно найти в ряде специальных руководств (Доспехов, 1965). Здесь лишь подчеркнем, что постановка подобного рода экспериментов в природных сообществах требует особо внимательного отношения к выбору видов удобрений, установлению доз, сроков и способов внесения в почву, размещения делянок внутри исследуемого сообщества, статистической оценки достоверности полученных данных и т. д.

Многочисленные опыты с удобрениями показывают, что реакции природных сообществ в этом случае очень сложны, и основной причиной изменения в составе и структуре сообществ при внесении удобрений являются сдвиги в конкурентной и средообразующей способности видов. Эти сдвиги влекут за собой сложную перестройку системы взаимных отношений между растениями, причем сплошь и рядом разрастание отзывчивых на удобрение видов приводит к сокращению численности и ухудшению жизненного состояния соревнующихся с ним видов (Работнов, 1965). К тому же внесение в почву удобрений сопровождается изменением в режимах факторов почвенной среды и фитоклимата сообщества, что также следует принимать во внимание при интерпретации экспериментов подобного типа. Опыты с минеральными удобрениями рекомендуется строить по многофакторной системе, что существенно увеличивает ценность получаемых результатов. Для расшифровки реакции растений на вносимые в почву элементы следует широко использовать методы листового анализа и листовой диагностики.

Наряду с экспериментами в природных сообществах широко проводится экспериментальное изучение взаимных отношений между растениями в искусственно создаваемых посевах и посадках, со строго заданной структурой культуры в отношении ее густоты, количественных соотношений между видами и размещения растений относительно друг друга. Такие посевы создаются в питомниках, а также в специальных экспериментальных установках — лизиметрах и вегетационных сосудах, позволяющих в какой-то мере контролировать факторы внешней среды. В принципе такие посевы должны воспроизводить в упрощенном виде различные способы и механизмы взаимодействий между растениями в сообществе, определенные черты его структурной организации и функций. Поэтому одно из важнейших условий постановки опытов подобного типа заключается в том, чтобы упрощение экологических и фитоценотических ситуаций было предельно ограниченным.

Резкое искажение естественных условий может привести к большим затруднениям и ошибкам при интерпретации опытных данных. Например, при изучении аллелопатических форм взаимодействий между рас-

тениями широко используются приемы проращивания семян в чашках Петри или выращивание растений в вегетационных сосудах, где создаются условия искусственно завышенных концентраций действующих начал (колинов), причем для получения последних сплошь и рядом применяются методы грубого разрушения живых тканей растений. Такие приемы изучения аллелопатических форм взаимных отношений растений настолько отличны от имеющихся в природных сообществах и так плохо воспроизводят происходящие там аллелопатические эффекты, что практически исключают возможность правильной оценки значения этой формы отношений между компонентами в жизни и формировании растительных сообществ.

Обнаруженные в таких опытах ингибиторы зачастую в природных сообществах выступают стимуляторами роста растений, а очень активные вещества в лабораторных условиях теряют свои свойства в природной обстановке или разрушаются микроорганизмами и вымываются из почвы осадками.

Следует подчеркнуть, что методы изучения взаимных отношений между растениями в искусственно создаваемых посевах и посадках, в сущности, представляют собой приложение к фитоценотическим задачам методов вегетационного, лизиметрического и полевого опытов со всеми вытекающими отсюда требованиями. Значит, геоботаник-экспериментатор в первую очередь должен хорошо знать основные требования к методике проведения полевого и вегетационного опытов. В современных условиях, однако, подобного рода исследования сопровождаются широким использованием методов логико-математического анализа и стремлением использовать их для познания таких сложных биоценотических систем, как растительные сообщества.

Конкретные способы изучения взаимных отношений растений при помощи искусственных посевов и посадок достаточно разнообразны.

Для исследования их довольно часто применялись и применяются чистые и смешанные посевы в условиях питомника. В свое время этот метод пропагандировался А. П. Шенниковым (1921), который полагал, что, выращивая растения одного и разных видов в различных степенях сближенности друг с другом, можно определить степень их природной ассоциированности, характер отношений между ними и таким образом выяснить основные закономерности формирования природных растительных сообществ. В дальнейшем этот метод применялся в экспериментальной фитоценологии с весьма различными целями: для выяснения зависимости между густотой стояния растений, продукцией органического вещества и структурой урожая сообщества, для анализа характера и механизма внутривидовых и межвидовых взаимоотношений растений, для определения конкурентной и средообразующей способности различных компонентов сообщества и их морфологических и физиологических реакций друг на друга, для изучения напряженности соревнования за различные факторы роста и взаимодействия этих факторов во взаимных отношениях между растениями (Шенников, 1921, 1939; Сукачев, 1925, 1953, 1956, 1959; Сочава, 1926; Успенская, 1926, 1929; Clements a. oth., 1929; Харпер, 1964; Мильторп, 1964; Работнов, 1965).

Методика исследований предусматривает, во-первых, размещение питомника и опытных делянок в макроклиматических и эдафических условиях, сходных с изучаемым растительным сообществом, во-вторых, регулирование напряженности взаимодействий между видами растений размещением их на строго определенном расстоянии друг от друга Схемы опытов должны строиться по принципу единственного различия, т. е. все условия в различных вариантах густоты или численных соотношений между видами должны быть одинаковыми, за исключением одного, значение которого изучается (например, густота стояния растений). В том случае, когда в схему опыта включается много вариантов, они должны

также отличаться друг от друга по одному признаку или сопоставляться парами; обязательны контрольные варианты, в которых растения удалены друг от друга настолько, что практически не влияют друг на друга (в опытах с различной плотностью посева) или выращиваются в чистых посевах (при изучении взаимодействий между парами видов).

Существуют схемы опытов, предусматривающие раздельную оценку соревнования между растениями в надземных частях и в сфере корневых систем. Устранение взаимодействий между надземными частями достигается раздвиганием стеблей при помощи специальных устройств (например, системы шнуров). Для устранения взаимодействий между корнями растений прокладываются пластинки из железа, фанеры, иногда картона, покрытых слоем парафина. Иногда изоляция корневых систем достигается посевом растений в специальные контейнеры без дна. Следует подчеркнуть, что модельные посевы в питомниках можно строить по сложным многофакторным схемам, включая в них варианты опытов с затенением, дополнительным увлажнением, внесением в почву различных видов питательных веществ. Такие многофакторные схемы дают более ценную информацию о характере и механизме взаимодействий между растениями. Аналогичные опыты можно проводить в специальных установках типа крупных лизиметров. Такие лизиметры позволяют лучше контролировать факторы почвенной среды, влияющие на систему взаимных отношений между растениями.

Однако наиболее часто для изучения взимных отношений растений используются опыты в вегетационных сосудах и контейнерах. Эти опыты могут проводиться непосредственно в природных условиях, питомниках, вегетационных домиках и лабораториях искусственного климата (фитотронах).

Существуют самые разнообразные способы иммитации взаимодействий между растениями и схемы опытов в вегетационных сосудах. При самых простых схемах растения выращиваются при различной густоте стояния или при разных соотношениях между видами в искусственной, но фитоценотически обоснованной обстановке, регулируемой экспериментатором. В качестве субстрата для выращивания желательно брать почву из природного сообщества, хотя для изучения некоторых форм отношений между растениями (например, аллелопатических) используется метод песчаных или водных культур.

В сложных многофакторных схемах опыта растения опытных вариантов выращиваются в вегетационных сосудах со специальными устройствами и внутренними перегородками, позволяющими исключать влияние корней одних растений на другие. Иногда для этой цели используются сосуды особой формы, представляющие две половины обыкновенного цилиндрического сосуда, разделенного по вертикали (Ромашев, 1937). В этом случае регуляция взаимодействий между подземными частями растений достигается раздвиганием сосудов или их половинок или устройством особых сетчатых перегородок. Более совершенным следует признать проведение опыта в длинных узких контейнерах (40×25 *см*), вплотную приставленных друг к другу, что позволяет регулировать степень сближенности надземных частей растений при устранении взаимодействий в сфере корневых систем (Donald, 1963). Следует учитывать, что, вследствие малой площади вегетационных сосудов и сильного бокового освещения, иногда трудно создать условия, иммитирующие взаимные влияния между растениями в природных сообществах.

Вегетационные опыты позволяют изучать отношения между растениями при различных и сравнительно хорошо регулируемых режимах освещенности, водного и минерального питания растений. Поэтому этот метод оказался весьма эффективным при выявлении сопряженных зависимостей между реакциями растений на конкуренцию за свет, влагу и различные виды питательных веществ почвы. Для изучения аллелопатиче-

ских эффектов часто применяются системы сообщающихся сосудов или батареи их, или воронок, расположенных друг над другом так, чтобы почвенный раствор из одного сосуда служил поливом для растений другого.

При обработке данных, полученных в вегетационных опытах, рекомендуется использовать графический способ анализа зависимости между густотой стояния растений и результатом взаимодействий между ними. По этому способу по оси ординат откладывается десятичный логарифм веса одного растения, а по оси абсцисс — логарифм величины обратной плотности стояния, т. е. величину площади, приходящейся на одно растение. Такие графики, построенные для определенных промежутков времени развития посевов в вегетационном сосуде или в питомнике, позволяют анализировать во времени изменение напряженности соревнования между растениями и установить периоды, когда наблюдается наиболее острая конкуренция между ними (Kira, Ogava, Hožuni, 1953; Харпер, 1964). Можно использовать также графический метод статистического анализа, разработанный Де Виттом (De Witt, 1964). Конечно, посевы в вегетационных сосудах не могут дать полной картины взаимодействий растений в природных сообществах и таким образом исключить необходимость постановки соответствующих опытов в природной обстановке. Однако в некоторых случаях они незаменимы и дают весьма ценную информацию о характере и механизме взаимных отношений между растениями в растительном сообществе.

Наряду с натурными исследованиями известное распространение в настоящее время получили приемы логико-математического анализа взаимных отношений растений в сообществе. Эти приемы построены на использовании так называемых статистических или значимых моделей, представляющих формулы, описывающие взаимные отношения и результаты конкуренции между особями одного или разных видов при известных, логически обоснованных предпосылках.

Определенную основу для количественного статистического анализа взаимодействия между растениями в биогеоценозе дают теоретические исследования И. И. Шмальгаузена (1958, 1960), представляющие попытки приложения идей кибернетики к биогеоценозу как основной системе, регулирующей плотность популярий растений и микроэволюции составляющих их особей.

В заключение следует подчеркнуть, что ни один из изложенных подходов и методов не универсален, и наилучшие результаты достигаются использованием всего комплекса методов, логически тесно взаимосвязанных между собой, дополняющих и углубляющих друг друга.

ГЛАВА VI

ИЗУЧЕНИЕ ВОДОРОСЛЕЙ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Водоросли — низшие фототрофные растения — входят в состав любого биогеоценоза. Общеизвестна и значительна роль водорослей в жизни водных биоценозов. В создании биогеоценозов суши доля водорослей неизмеримо меньше по сравнению с участием высших растений, однако и здесь водоросли составляют постоянную часть биоценоза, связанную ценотическими взаимодействиями с остальными его членами.

Оставляя в стороне водоросли, обитающие в водоемах и образующие гидрофильные группировки, мы рассматриваем здесь две группы водорослей, свойственные биогеоценозам суши: водоросли на надземных частях растений, валунах и скалах (аэрофильные группировки) и водоросли на поверхности почвы и в толще почвенного слоя (эдафофильные группировки).

АЭРОФИЛЬНЫЕ И ЭДАФОФИЛЬНЫЕ ВОДОРОСЛИ

Основными местообитаниями для аэрофильных группировок водорослей служат поверхности различных живых и неживых внепочвенных объектов, находящихся на территории данного растительного сообщества,— стволы деревьев, кустарников и кустарничков, стебли и листья мхов, валуны и скалы, во влажном тропическом климате также листья деревьев и кустарников и надземные части травянистых растений (в растительных сообществах умеренного пояса эти случаи крайне редки). В сложившихся биогеоценозах эти водоросли входят в состав межъярусной растительности, на обнаженных скалах составляют самостоятельные ценозы. Основной жизненной средой для них служит окружающий их воздух, необходимым условием — твердый субстрат, не оказывающий ясно выраженного физико-химического воздействия. Степень увлажнения различна — от орошения только атмосферной влагой до возникновения постоянного слоя воды (например, скалы под брызгами водопадов).

Эти группировки дают естественные переходы, с одной стороны, к почвенным (постоянные поселения водорослей на поверхности почвы, часто именуемые наземными водорослями), с другой стороны, к водным группировкам (поселения водорослей в лужах на скалах, в заболоченных местах и т. п.).

Типичными условиями местообитаний воздушных водорослей являются максимальная аэрация при непериодическом увлажнении, т. е. частая и непостоянная смена влажности и высыхания, а также резкие колебания температуры — суточные и сезонные. Инсоляция обычно сильная, иногда предельно высокая (например, при поселении на скалах).

Систематический состав и биологические особенности воздушных водорослей. Аэрофильную группировку составляют микроскопические одноклеточные, колониальные и нитчатые водоросли, как правило, способные развиваться в массовом количестве в виде порошкообразных или слизистых налетов, войлокообразных масс, мягких или твердых пленок и корочек. Большинство из них относится к синезеленым (отдел Cyanophyta) и зеленым водорослям (отдел Chlorophyta), значительно меньшим числом видов представлены диатомовые водоросли (отдел Bacillariophyta). Общее количество видов водорослей,

способных вести аэрофильный образ жизни, превышает несколько сотен.

Основной биологической особенностью аэрофильных водорослей является их высокая приспособленность к перенесению резких смен влажности, высыхания, перепадов температуры. В наибольшей мере этим характеризуются синезеленые водоросли, часто образующие массовые разрастания темно-оливковой, при высыхании почти черной окраски на обнаженных сухих и влажных скалах и каменистых россыпях. Они встречаются даже в самых суровых условиях — высоко в горах, в Арктике и Антарктиде. На сухих скалах в черных водорослевых налетах преобладают одноклеточные и колониальные Gloeocapsa, на более влажных местах — нитчатые Stigonema, Scytonema, Tolypothrix, Calothrix и Nostoc. Все они обладают слизистыми чехлами и обвертками темной окраски. На очень влажных скалах, среди слизи синезеленых, могут поселяться и некоторые диатомовые водоросли.

В лесах и древесных насаждениях, при менее резких колебаниях влажности, преобладают различные зеленые водоросли, образующие ярко-зеленые порошковатые налеты на пнях и коре деревьев, особенно при основании стволов с северной стороны. Здесь весьма обычны одноклеточные формы — Protococcus (Pleurococcus), Chlorococcum, Chlorella и некоторые другие, и нитчатые — Hormidium, Stichococcus, Gongrosira и другие, а при наличии аммиачных соединений, обусловленных деятельностью животных, также виды Prasiola. Особенно бросаются в глаза на коре елей и берез обильные налеты нитчатой зеленой водоросли Trentepohlia, выделяющиеся в сухую погоду своим оранжевым цветом, обусловленным накапливающимся в клетках маслом (в сырую погоду, благодаря обильному росту, масло исчезает и клетки зеленеют).

Наименее заметны в лесу разрастания водорослей среди мхов — на их листьях и стеблях. Здесь известна особая группировка бриофильных диатомовых водорослей, специфичны также некоторые формы зеленых и желтозеленых водорослей, поселяющиеся в гиалиновых клетках сфагнов, легко обнаруживаются темноокрашенные пучки нитчатой синезеленой водоросли Schizothrix friesii.

Внешние и внутренние приспособления аэрофильных водорослей к их образу жизни разнообразны и сходны с тем, что обнаруживается у почвенных водорослей, особенно тех, которые обильно разрастаются на поверхности почвы (см. ниже).

Жизнь почвенных водорослей связана с возникновением определенных приспособлений к тем свойствам почвы, которые характеризуют ее как среду обитания. К таким экологическим особенностям почвы относится сходство ее и с водными, и с воздушными местообитаниями: в почве есть воздух, насыщенный водяными парами, что обеспечивает дыхание атмосферным воздухом без угрозы высыхания. Как промежуточная среда почва широко используется организмами при переходе от водного образа жизни к наземному. Для почвы характерно также относительное постоянство ее свойств, обусловленное проточностью и самообновлением. Вместе с тем почва гетерогенна в горизонтальном и вертикальном направлениях. В ней одновременно содержатся жидкие, твердые и газообразные вещества и вследствие этого образуются микрозоны. В почве гораздо значительнее и резче колебания температуры по сравнению с водной средой. При существовании на поверхности почвы водоросли встречаются с неустойчивой влажностью и сильной инсоляцией, а в толще почвы — с недостатком или отсутствием света.

Систематический состав и структура эдафофильных группировок водорослей. Подавляющее большинство водорослей, населяющих почву, представляют собой микроскопические формы. В наибольшем количестве видов и примерно в равных соотношениях в почве представлены синезеленые (отдел Cyanophyta) и зеленые (отдел Chlorophyta) водоросли. Несколько менее разнообразны, но

столь же характерны для почвы диатомовые (отдел Bacillariophyta) и желтозеленые (отдел Xanthophyta) водоросли. Единично встречаются так называемые жгутиковые — эвгленовые (отдел Euglenophyta), золотистые (отдел Chrysophyta), пирофитовые (отдел Pyrrophyta) водоросли. Все это одноклеточные, колониальные или многоклеточно-нитчатые формы, относительно очень мелкие по размерам.

Общее количество обнаруженных в почве видов водорослей приближается уже к 2000. В почвах СССР к настоящему времени обнаружено 1218 видов, разновидностей и форм (в том числе массовых 232), из них синезеленых 403 (массовых 103), зеленых 373 (массовых 78) желтозеленых 120 (массовых 31), диатомовых 298 (массовых 20), эвгленовых 16, золотистых 4, пирофитовых 4. Каждая новая работа приносит сведения об увеличении этого списка.

Группировки почвенных водорослей представлены двумя основными типами: 1) группировки водорослей, более или менее диффузно распределенных между почвенными частицами, без видимых разрастаний на поверхности почвы; 2) макроскопически заметные разрастания водорослей на поверхности почвы с разными типами строения: а) «цветение почвы», т. е. интенсивное размножение микроскопических форм в верхнем слое почвы, обнаруживаемое по изменению окраски почвы; б) кожистые пленки, образованные нитчатыми водорослями (Microcoleus, Phormidium, Schizothrix) — частично эти водоросли проникают в почву и растут там параллельно поверхности; в) слизистые, хорошо оформленные слоевища (преимущественно Nostoc commune с сопутствующими видами); г) войлокообразные скопления нитей синезеленых (Plectonema, Scytonema, Symploca, Tolypothrix) и некоторых зеленых водорослей (Vaucheria, Ulothrix, Hormidium); иногда такие дерновинки переходят с почвы на нижние части растений; д) одиночные колонии или организмы (крупные виды Nostoc, Botrydium и др.). Этим, очевидно, не исчерпывается разнообразие водорослевых группировок.

Количество водорослей в почве. Основная масса водорослей обитает в верхних слоях почвы или на ее поверхности, и численность водорослей резко убывает с глубиной. В целинных почвах, не подвергающихся обработке и перемещению слоев, количество водорослей уже на глубине 10—20 *см* ничтожно. Количество водорослей в почве очень различно в зависимости от сочетания условий жизни, в особенности от водного и солевого режима почвы, от наземной растительности, а в окультуренных почвах — от агротехники. Вместе с тем масса водорослей в той или иной почве очень динамична в связи с сезонными факторами, действующими как прямо, так и косвенно (через состояние высших растений). Так, в целинных почвах численность водорослей в разное время года колеблется в широких пределах, от 0,5 до 300 тыс. клеток в 1 *г* почвы в слое 0—10 *см* и до 8 млн. клеток в 1 *г* в слое 0—2 *см*. В пахотных почвах насчитывается до 800 тыс. клеток в 1 *г* почвы в слое 0—10 *см*.

Таким образом, численность водорослей в верхних слоях почвы выражена цифрами порядка от 10^2 до 10^6 клеток в 1 *г* почвы и может быть сравниваема с численностью грибов, актиномицетов и простейших.

Биологические особенности почвенных водорослей. Несмотря на ряд неблагоприятных условий, водоросли находятся в толще почвы в активном состоянии. Присутствие живых водорослей в почве доказывается как специальными опытами, так и прямым микроскопированием, особенно наблюдениями с помощью люминесцентного микроскопа. Водоросли, обнаруживаемые по интенсивной флуоресценции хлорофилла, образуют микроколонии, которые прикрепляются к почвенным частицам.

В верхних слоях почвы, в пределах проникновения света, водоросли живут за счет фотосинтеза, используя для него даже свет очень слабой интенсивности (0,04% — 0,1% от полного света). В темноте могут сущест-

вовать только те виды водорослей, которые способны переходить на гетеротрофный образ жизни. Таких водорослей довольно много, но их гетеротрофный рост в темноте идет значительно медленнее, чем автотрофный рост на свету.

По потребности в элементах минерального питания и по способам их усвоения почвенные водоросли принципиально не отличаются от высших растений. Исключением являются некоторые синезеленые водоросли, способные усваивать молекулярный азот.

Водоросли, живущие в почве и на ее поверхности, имеют разнообразные морфологические и физиологические приспособления, обеспечивающие их существование при неустойчивой влажности почвы. К ним относятся: относительно мелкие размеры клеток; обильное образование слизи — слизистых чехлов и обверток, состоящих из гидрофильных коллоидных полисахаридов и способных поглощать и удерживать большие количества воды; некоторые особенности протопласта, в частности высокая сосущая сила, позволяющая использовать даже гигроскопическую влагу. Важная особенность почвенных водорослей — эфемерность вегетации, т. е. способность быстро переходить из состояния покоя к активной вегетации, и наоборот. Наземные корочки водорослей, высыхающие в сухие периоды, при увлажнении начинают расти уже через несколько часов. О высокой засухоустойчивости многих почвенных водорослей говорят факты длительного сохранения жизнеспособности в сухом состоянии (до нескольких десятков лет), а также постоянное присутствие жизнеспособных водорослей в воздухе, в поднятой с почв пыли.

Точно так же почвенные водоросли способны переносить резкие колебания температуры почвы, и многие из них остаются живыми при очень высоких и очень низких температурах. Обитание водорослей на поверхности почвы подтверждает их выносливость по отношению к сильной инсоляции, при этом синезеленые обнаруживают особую устойчивость против УФ-облучения.

Таким образом, почвенные водоросли способны существовать даже при крайне неблагоприятных условиях среды. Лабильность обмена веществ, высокая устойчивость против экстремальных условий среды объясняют широкое распространение почвенных и наземных водорослей и быстроту их разрастания даже при кратковременном появлении необходимых факторов. Этим определяется роль водорослей в накоплении органического вещества во вневодных местообитаниях.

РОЛЬ ВОДОРОСЛЕЙ В ЖИЗНИ БИОГЕОЦЕНОЗА

Воздушные (аэрофильные) и почвенные (эдафофильные) водоросли оказывают разнообразное влияние на жизнь биогеоценоза: на почву, на ее живое население и непосредственно на высшие растения. На первых этапах почвообразования воздушные и наземные водоросли участвуют в процессе выветривания горных пород и в создании первичного гумуса на чисто минеральных субстратах. За счет органического вещества водорослей развиваются низшие гетеротрофные организмы. При формировании примитивных почв, лишенных растительности, водоросли образуют начальную стадию сукцессии. Хороший пример значительной роли водорослей в образовании примитивных почв (образование органического вещества и закрепление почвенных частиц) представляют такыры (Болышев, 1962; Голлербах и др., 1956, и др.) и песчаные речные наносы.

В сформированных почвах, покрытых растительностью, роль водорослей еще более разнообразна. Накопление органического вещества водорослями особенно заметно в случае массовых разрастаний на поверхности почвы. Биомасса водорослей (выраженная в сыром весе) достигает 600 *кг/га* в слое 0—10 *см* и 15 *т/га* в поверхностных разрастаниях.

Усваивая зольные элементы из почвы, водоросли осуществляют их биологическое закрепление. При этом происходит избирательное поглощение разных солей, влияющее на перераспределение подвижных форм элементов в почвенных слоях. Поверхностные пленки водорослей могут иметь противоэрозионное значение и влиять на водный режим почвы.

Прямо или косвенно водоросли участвуют в обогащении почвы азотом. Многие синезеленые водоросли (виды, имеющие гетероцисты) являются фиксаторами атмосферного азота и накапливают азота в целинных почвах до 17,5 *кг/га* (Панкратова, 1971), а на поливных полях тропической зоны — до 90 *кг/га* (Singh, 1961).

Как источник органического вещества и начало трофических цепей водоросли оказывают большое влияние на микрофлору и фауну почвы и нередко являются основой микробных ассоциаций. Так, в слизистых чехлах синезеленых водорослей поселяются обильные и трудноотделимые от водорослей разнообразные бактерии, а также водоросли других отделов. Нередко водоросли сопровождаются паразитирующими на них грибами. Альгофагами являются почвенные животные разных групп — простейшие, клещи, нематоды, энхитреиды. Обнаруживаются и антагонистические взаимосвязи, где водоросли выступают как продуценты антибиотических веществ.

Помимо косвенного влияния через почву и ее население, между водорослями и высшими растениями есть и прямые взаимодействия. С одной стороны, обнаружено накопление водорослей в ризосфере разных растений, обязанное, по-видимому, использованию корневых выделений клетками водорослей. С другой стороны, метаболиты водорослей, содержащиеся, в частности, в культуральной жидкости, оказывали стимулирующее действие на рост проростков, особенно корней. Установлена миграция меченых атомов (N^{15}, P^{32}, S^{35}) от водорослей в корни растений, и наоборот.

Случаи конкуренции между водорослями и высшими растениями не наблюдались. Исключением являются, может быть, взаимодействия водорослей и мхов, так как последние на стадии протонемы функционально не отличаются от водорослей.

ОСОБЕННОСТИ РАЗВИТИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ В РАЗЛИЧНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Группировки почвенных водорослей формируются под влиянием генетического типа почвы и растительного покрова. Наземная растительность действует на водоросли не столько через прямое влияние корней, сколько косвенно: через почвообразовательный процесс, гидротермические, световые и другие микроклиматические условия фитоценоза и через опад и войлок, накапливающиеся на поверхности почвы.

При переходе от одной почвенно-растительной зоны к другой меняются состав и количество почвенных водорослей и характер их приспособления к жизни в почве.

В зональном аспекте меняется характер распространения водорослей: от эфемерных поверхностных пленок до постоянных группировок диффузного распространения в толще почвы. В зонах с разреженным растительным покровом водоросли занимают свободную поверхность почвы, где быстро и интенсивно разрастаются в периоды временного увлажнения и благоприятной температуры. В арктической пустыне и в тундре такие пленки образованы зелеными, желтозелеными и синезелеными водорослями и играют заметную роль как пионеры заселения обнаженных грунтов. В толще тундровых почв водоросли (главным образом одноклеточные зеленые) развиваются лишь в самых верхних слоях — в моховой дернине, в слое растительного опада, в торфяном горизонте и слаборазвитом горизонте A_1.

Под сомкнутой травяной растительностью в хорошо сформированных почвах дерново-подзолистой и черноземной зон развиваются диффузные группировки почвенных водорослей, распространенные по всему корнеобитаемому слою. При наличии свободных пространств многие из этих видов также выходят на поверхность, образуя временные пленки.

К луговым ассоциациям дерново-подзолистой зоны приурочены наиболее сложные группировки водорослей, характеризующиеся большим разнообразием видов и жизненных форм. Численность водорослей достигает здесь 300 тыс. клеток в 1 *г* почвы, биомасса — 300 *кг/га*. В луговых и ковыльных степях с густым травостоем развитие водорослей идет менее интенсивно — по-видимому, из-за сухости верхних слоев почвы и накопления массы степного войлока.

Под лесной растительностью в подзолистых и серых лесных почвах водоросли развиваются преимущественно в верхнем слое почвы, а также в опаде. Водорослевые группировки лесных почв однообразны по всей зоне. В них преобладают зеленые и желтозеленые водоросли с количеством до 30—85 тыс. клеток в 1 *г* и биомассой, не превышающей 20 *кг/га*.

На южных почвах с разреженным травостоем (сухие степи, полупустыни и пустыни) усиливается развитие эфемерных поверхностных водорослевых пленок, которые сформированы преимущественно видами Cyanophyta, приспособленными к периодическому высыханию и сильной инсоляции. На каштановых почвах и солонцах это ностоко-сцитонемовый ценоз и диатомеи, на такырах — синезеленые из Oscillatoriales. Масса водорослевой корочки на такырах определена в 500 *кг/га* сухого веса.

Далеко не все почвы и растительные формации изучены в отношении почвенных водорослей. Однако имеющиеся данные показывают четкую картину приуроченности отдельных группировок водорослей к определенным почвенно-климатическим условиям, к определенным биогеоценозам.

ПРОГРАММА ИЗУЧЕНИЯ ВОЗДУШНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

Наблюдения в природе. Изучение воздушных водорослей как компонента биогеоценозов имеет разный объем и направленность в зависимости от того, с каким биогеоценозом имеет дело исследователь. Если речь идет об обнаженных скалах, где водоросли составляют обособленные ценозы или разрастаются совместно с лишайниками и мхами (что зависит от условий влажности и многообразия экологических ниш, создаваемых рельефом), то возникающие здесь задачи приобретают характер уже в значительной мере собственно альгологических или лихенолого-бриологических исследований, требующих особого описания окружающей среды и наблюдаемых разрастаний. В лесной и тундровой зонах в сформированных биоценозах наблюдения над водорослями, естественно, должны накладываться прежде всего на общее описание самих ценозов и дополнительно здесь требуется дать характеристику лишь тех микрокартин, которые вызваны только самими водорослями, и микроусловий их произрастания. При переходе к степной и пустынной зонам воздушные водоросли все более и более теряют свое значение как компонента биогеоценозов, полностью уступая место поверхностным разрастаниям почвенных водорослей.

Сбор наскальных водорослей. При исследовании водорослей, разрастающихся на обнаженных скалах и каменистых россыпях, следует уделить большое внимание описанию рельефа, типу скальных пород (состав водорослей на базальтовых породах и известняках имеет существенные различия), экспозиции склонов, степени увлажнения и других специфических условий, могущих повлиять на характер и степень развития водорослей. Основное значение здесь имеют массовые разрастания водорослей, обнаруживающие себя в виде различного рода налетов, пленок и корочек, преимущественно темного, почти черного

цвета. Необходимо дать описание окраски и характера этих разрастаний и приблизительно оценить степень покрытия. При совместном произрастании водорослей с лишайниками и мхами устанавливается их относительная роль на занимаемой площади.

Наскальные водоросли лучше всего собирать вместе с кусками горной породы, на которой они развились, стремясь, насколько возможно, не повредить поверхности разрастаний. При этом удобнее всего пользоваться зубилом и геологическим молотком, выискивая трещины, выпуклости и другие легкие для скола места. Если это невозможно, то водоросли соскабливаются с поверхности скал и камней ножом, соскоб собирается в бумажный пакет или баночку. Очень сухие налеты бывает удобно предварительно смачивать. Хорошо развитые пленки, особенно во влажном состоянии, нередко легко снимаются ножом без нарушения структуры. Сухие налеты и корочки сохраняют в сухом состоянии, влажные следует фиксировать в 4-процентном формалине.

Сбор водорослей с древесного субстрата. Разрастания водорослей на стволах и ветвях деревьев и других древесных субстратах могут быть весьма различными по систематическому составу в зависимости от микроусловий. Здесь необходимо более всего обратить внимание на расположение разрастаний по вертикали и сторонам света (на стволах), на источники увлажнения, наличие лишайников и мхов, особенности древесного субстрата, цвет и характер скопления водорослей. Собирают эти водоросли обязательно вместе с субстратом. В большинстве случаев (кора деревьев и кустарников, гнилая древесина и т. п.) для этого бывает достаточно крепкого острого ножа, иногда требуется ножовка. Собранные куски коры или древесины завертывают в мягкую бумагу или плотно укладывают в коробки, предохраняя от разламывания. В дальнейшем их сохраняют преимущественно в сухом состоянии, но надо иметь в виду, что при этом окраска налетов нередко меняется. Нежноволокнистые налеты, образуемые некоторыми зелеными нитчатками, лучше сохранять в 4-процентном формалине, так как при высыхании их структура нарушается и они становятся неопределимыми.

Сбор бриофильных водорослей. В тех случаях, когда обитающие на мхах водоросли дают массовые разрастания, их собирают вместе со мхами и сохраняют в 4-процентном формалине. Налеты, образованные синезелеными водорослями, можно хранить также и в сухом виде. Однако эти случаи редки, поэтому чаще возникает задача установления общей заселенности разных мхов водорослями, для чего собирают дерновины самих мхов, которые в дальнейшем и обследуются. Если мхи сильно пропитаны водой, то можно получать из них выжимки, содержащие водоросли. После образования в баночках осадка избыток воды сливается и остаток фиксируется формалином.

Установление систематического состава водорослей. Изучение воздушных водорослей в собранных образцах проводится прямым микроскопированием в обычных препаратах, приготовляемых из небольших порций материала, взятых из различных мест образцов. Для полноты обзора полезно предварительно просмотреть ненарушенные образцы под сильной бинокулярной лупой с целью выявления разнородных участков разрастаний. При слабо выраженных налетах, не дающих при микроскопировании ясной картины, нередко прибегают к микробиологическим методам посева порции соскоба (мелкозема) в культуры по той же методике, какая применяется для почвенных водорослей. Материал, собранный без субстрата и хранящийся в баночках в формалине, просматривается в нескольких пробах, извлекаемых пипеткой.

Для определения воздушных водорослей специальных пособий нет, и оно проводится с помощью общих определителей по водорослям (см. ниже). Количественный учет водорослей в аэрофильных группировках крайне затруднителен, и методы его еще совершенно не разработаны.

ПРОГРАММА ИЗУЧЕНИЯ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

При изучении почвенных водорослей как компонента биогеоценоза необходимо выяснить распространение водорослей на поверхности и в толще почвы, их состав и количество, структуру водорослевых группировок (синузий), взаимодействия с другими компонентами биогеоценоза — живыми и неживыми. Для решения этих вопросов применяются наблюдения в природе, лабораторные исследования природного материала и специальные эксперименты. Характеристика группировок водорослей основывается на тех же критериях, которые используются при описании фитоценозов: видовой состав, комплекс доминирующих видов, количественная характеристика (общее количество клеток водорослей, соотношение численности отдельных групп и их биомасса), встречаемость отдельных видов или групп водорослей, специфические виды и группы видов, распределение водорослей в профиле почв, сезонная динамика.

Соответственно ступеням исследования почвенных водорослей в почве все относящиеся сюда методы разделяются на группы: наблюдения в природе, сбор почвенных проб, установление систематического состава водорослей (качественное исследование), количественный учет водорослей.

Наблюдения в природе. На выбранном для обследования участке следует подробно описать растительность, рельеф местности, для полевых участков — агротехнику. Обязательна точная характеристика почвы. При проведении комплексных исследований наблюдения проводятся в те же сроки, что и анализы почвы, микрофлоры и растительности.

Прежде всего необходимо осмотреть поверхность почвы, чтобы отметить наличие или отсутствие водорослей, заметных невооруженным глазом. Если есть поверхностные разрастания водорослей в виде общего позеленения почвы (зеленые, синезеленые или коричневатые налеты, пленки и пятна), визуально дается количественная оценка их развития, в частности указывается степень покрытия. Кроме того, отмечается зависимость этих разрастаний от особенностей рельефа, густоты травостоя, близости деревьев, характера опада и других структурных особенностей биогеоценоза. Учитывая упомянутое разнообразие поверхностных водорослевых группировок, следует возможно полнее отметить все те особенности данного разрастания, которые можно выявить макроскопически или с помощью лупы.

Сбор проб почвы для качественного и количественного исследования. При сборе почвенных проб для альгологического исследования необходимо соблюдать общие правила микробиологического исследования почвы: 1) правильный отбор средней пробы, 2) стерильность, 3) правила этикетирования и хранения образцов, 4) сопутствующие наблюдения.

Размер, число и глубина взятия почвенных образцов из подповерхностных слоев определяются задачами исследования. Для выявления водорослей в толще целинной почвы берут индивидуальные образцы весом 20—50 *г*, приуроченные к определенной растительной ассоциации. Для количественного учета всегда берут среднюю пробу (1 *г* или 1 *см*^{3} почвы), которая должна наиболее точно отражать состояние всего участка. Учитывая резкое уменьшение количества водорослей с глубиной, каждую пробу необходимо относить к определенному слою почвы. Во многих случаях приходится брать пробы из всего почвенного профиля; при этом рекомендуется отбирать пробы из середины каждого генетического горизонта, начиная с самых глубоких, и следить, чтобы частицы почвы из верхних горизонтов не попали в образцы из нижних слоев.

Для исследования наземных пленок и корочек водорослей собирают в наиболее типичном участке поверхностный слой почвы с водорослями

толщиной около 1 *см*, стараясь не повредить поверхность, покрытую водорослями, и сохранить целостность почвенного образца. Размеры такого образца могут быть различными в зависимости от однородности и компактности водорослевого налета. Обычно берут образец площадью 10—50 *см*^{2}.

Бывают случаи, когда напочвенный покров водорослей обнаруживается на обширных территориях, измеряемых квадратными километрами (например, на такырах в глинистых пустынях Средней Азии). Альгологическое изучение таких территорий проводится методом профилей, закладываемых с учетом рельефа. Число профилей, расстояния между ними и расстояния между точками взятия проб на профиле определяются задачами исследования.

Более подробное описание техники сбора образцов дано в ряде руководств (Голлербах, Зауер, 1959; Штина, 1960; Голлербах, Штина, 1969).

Установление систематического состава водорослей. При исследовании водорослевых пленок или почвенных образцов, заведомо богатых водорослями, целесообразно начинать с непосредственного просмотра небольшой порции почвы под микроскопом в обычных препаратах в капле воды. Однако такие препараты мало наглядны, трудны для исследования при сильном увеличении (вследствие наличия крупных почвенных частиц) и не дают представления о всем многообразии содержащихся в почве форм.

Поэтому главным методом выявления видового состава является метод культур. При постановке культур почвенных водорослей используются общепринятые приемы микробиологической техники, касающиеся стерильности посуды, питательных растворов, воды и инструментов. Основное требование — создание в культуре таких условий, которые были бы благоприятны для всех или большинства видов, находящихся в данной почве. В силу физиологической специфики водорослей как фототрофных организмов их выращивают либо непосредственно на почве, либо в минеральной питательной среде, но обязательно на свету. В первом случае исследуемая почва служит одновременно и объектом изучения и питательным субстратом, во втором случае берется только небольшая порция ее для засева в культуру. Для роста культур используется естественный свет на северных или северо-восточных окнах (прямой солнечный свет вреден). В осенне-зимний период необходимо применять дополнительное искусственное освещение. Все разнообразные методы культивирования почвенных водорослей можно свести к трем группам культур.

Наиболее простым методом являются почвенные (чашечные) культуры. Почвенные культуры привлекают своей простотой, максимальным приближением к природным условиям, быстротой роста и поэтому широко используются для первоначальной ориентировки. Испытуемую почву, по возможности в ненарушенном состоянии, помещают в стерильные чашки Петри или Коха и в увлажненном состоянии (до 80—100% полной влагоемкости) выдерживают на свету. Для увлажнения применяют стерильную дистиллированную воду, иногда питательный раствор.

Удачным вариантом почвенных культур являются почвенные культуры со «стеклами обрастания», впервые примененные Лундом (Lund, 1945) для выявления диатомовых водорослей. На поверхность почвы в чашки Петри помещают покровные стекла (до 5—6), предварительно простерилизованные проведением через пламя спиртовки. Стекла слегка прижимают к почве пинцетом или стеклянной палочкой. На нижней поверхности стекол начинается развитие водорослей, преобладающих в данной почве. Обычно уже через 4—5 дней можно начинать просмотр стекол под микроскопом. Для полного выявления видового состава достаточно 3—6 недель. Большое преимущество этого метода состоит в том, что неподвижные одноклеточные и нитчатые формы оказываются локализованными на стекле, а не смешанными, что значительно облег-

чает изучение их морфологического разнообразия. На «стеклах обрастания» быстро размножаются диатомеи, и стекла можно без дополнительных процедур использовать для приготовления постоянных препаратов.

Водные культуры получили широкое распространение при изучении систематического состава почвенных водорослей. При культивировании водорослей питательная среда должна содержать все необходимые элементы, в частности азот, фосфор, серу, магний, железо, кальций, калий и микроэлементы. Раствор должен быть физиологически уравновешенным и иметь определенный исходный показатель pH, разный для разных почв и видов водорослей. Иногда требуется добавление каких-либо органических веществ, например почвенной вытяжки. Во многих случаях для культивирования можно с успехом применять чистую почвенную вытяжку.

В настоящее время разработано множество рецептов питательных растворов применительно к тем или иным группам водорослей (см. например, сводки: Голлербах, Полянский, 1951; Pringsheim, 1964; Голлербах, Штина, 1969; Venkataraman, 1969). Развитие водорослей в водных культурах обычно становится заметным после 2—3 недель стояния на свету. Наблюдается последовательность появления и исчезновения видов в культурах, что определяет необходимость многократного просмотра водорослей по мере их развития начиная с 3 недель и кончая 3—4 месяцами.

Агаровые культуры имеют разное назначение. Прежде всего, пересев на агаризованные питательные среды применяется для выделения чистых культур водорослей. Но агаровые культуры можно использовать и для выявления видового состава водорослей: на агаризованную почвенную вытяжку (2% агара) производится посев почвенного мелкозема (10—20 *мг*) по Новогрудскому (1948) и Громову (1956). Вместо почвенной вытяжки может быть взята минеральная питательная среда. Здесь, как и на стеклах обрастания, быстро появляются массовые формы водорослей.

Каждый вид культуры имеет свои достоинства и недостатки, поэтому выбор культуры тоже зависит от цели исследования. Водные культуры, хорошо выявляя общий состав обитающих в почве видов, могут дать неправильные представления о количественных соотношениях между видами и о доминирующих формах. Коррективы в эти представления вносят почвенные культуры со «стеклами обрастания», выявляющие в первую очередь массовые и жизнедеятельные формы.

Обнаруженные водоросли определяют с помощью специальных определителей; в них же описаны особенности приготовления препаратов, специально применяемых при определении некоторых групп водорослей. В этом отношении работа с почвенными водорослями не отличается от работы с их водными формами.

Исчерпывающего руководства, которое позволяло бы вести точное определение всех почвенных водорослей до вида, еще нет. Для этой цели могут быть использованы многие сводки и руководства, в первую очередь отдельные выпуски издаваемых в настоящее время двух серий: «Определитель пресноводных водорослей СССР» и «Визначник прісноводних водоростей Української РСР». Однако эти определители не охватывают всех групп водорослей, встречающихся в почве и на внепочвенных субстратах, поэтому в процессе работы приходится привлекать более широкий круг пособий, подробно оговоренный в главе IV последней сводки по почвенным водорослям (Голлербах, Штина, 1969).

Методы количественного учета водорослей. Учет численности и биомассы почвенных водорослей проводится двумя методами, основанными на разных принципах. Первый метод — прямое взвешивание — используется для определения массы поверхностных корочек или пленок водорослей. В этом случае взвешиваются колонии, корочки или

водорослевый войлок, собранные с определенной площади (1 *см*^{2} или 1 *дм*^{2}). Учитывая, что в корочках водорослей немало частиц почвы, подлинный вес органического вещества определяют по убыли веса после сжигания навески. Этот метод был успешно применен для определения массы водорослей в такырной корочке, массы колоний Nostoc commune и N. sphaeroides, т. е. в тех случаях, когда основными или единственными образователями органического вещества в анализируемых корочках были водоросли. Поскольку при прямом взвешивании оказывается невозможным выяснение частной роли отдельных групп водорослей в создании биомассы, для детализации и уточнения зачастую прибегают к дополнительному микроскопированию корочек с подсчетом особей и клеток разных видов.

Вторая группа методов — подсчет водорослей, рассеянных между частицами почвы, включая и те случаи, когда микроскопические водоросли развиваются в поверхностном слое почвы, вызывая «цветение» почвы. Относящиеся сюда методы подразделяются на культуральные, основанные на последовательном разбавлении почвенной суспензии и засеве ее в питательные среды, и прямые, состоящие в подсчете клеток при микроскопировании почвы. Культуральные методы учета имеют ряд недостатков, обусловленных неодинаковой скоростью роста разных видов, трудностью подбора сред, одинаково подходящих для всех групп водорослей, и неравномерностью распределения водорослей в суспензии. Вследствие этих недостатков культуральные методы дают, как правило, заниженные результаты, а повышение точности достигается очень большой повторностью культуральных сосудов (см. например: Gruia, 1966) и соответственно большой трудоемкостью. Кроме того, при культуральном методе учета исключается возможность вычисления биомассы, т. к. размеры клеток в культурах существенно отличаются от природных.

При прямом учете численности водорослей просматривается под микроскопом либо определенная навеска свежей почвы, либо почвенная суспензия, специально подготовленная отмучиванием и центрифугированием. Наибольшее распространение получил прямой метод С. Н. Виноградского, приспособленный для счета водорослей (Штина, 1959). Главным недостатком этого метода является трудоемкость, связанная главным образом с трудностью обнаружения клеток, особенно мелких, среди почвенных частиц. Этот недостаток удачно устраняется применением люминесцентной микроскопии, позволяющей обнаруживать живые клетки водорослей по естественной флуоресценции хлорофилла (Tchan, 1953; Помелова, 1969).

В зависимости от того, как была взята проба почвы, пересчет ведут на 1 *г* или на 1 *см*^{3} почвы, а при анализе поверхностного слоя почвы с водорослями, не образующими крупных колоний,— на 1 *см*^{2} поверхности. Для дальнейшего пересчета на бóльшую площадь необходимо учитывать, с какой глубины взята проба.

После определения числа клеток определяют биомассу, исходя из объема клеток и принимая удельный вес клеток за единицу, подобно тому, как это принято в гидробиологии (Киселев, 1956). Одной из распространенных ошибок при таких пересчетах является использование каких-либо условных осредненных показателей объема клеток, как это было сделано, например, Расселом (1955), принявшим условно объем клетки водорослей за объем шара с радиусом в 10 *мк*. На самом деле объемы клеток очень разнообразны и, как правило, значительно меньше. Поэтому необходимо определять размеры клеток в каждой данной пробе, которая используется для вычисления биомассы водорослей. При большом разнообразии водорослей можно ограничиться определением размеров клеток всех доминирующих видов. Для примера приводим объемы клеток некоторых видов почвенных водорослей, рассчитанные на сырой вес (см. таблицу).

Расчетный сырой вес почвенных водорослей (примеры)

Вид водорослей	Средние размеры клеток, *мк*		Объем клетки, *мк*³	Средний вес 1 млн. клеток, *мг*	Количество клеток, весящих 1 *мг*
	диаметр	длина			
Nostos sp. sp.	3		14	0,014	70 млн.
Nostos sp. sp.	4		35	0,035	28,5 млн.
Cylindrospermum muscicola	4	5	63	0,063	16 млн.
C. licheniforme	3	4	30	0,03	33 млн.
Chlorella vulgaris	5		65	0,065	15,5 млн.
Chlorococcum sp. sp.	10		520	0,52	1,9 млн.
Hormidium sp. sp.	6,5	8,5	280	0,28	3,5 млн.
Closterium pusillum	10	37	1700	1,7	0,6 млн.
Navicula sp. sp.		12	50	0,05	20 млн.
Hantzschia amphioxys		40	1000	1,0	1 млн.

Как все расчетные методы, косвенный способ выяснения биомассы водорослей дает очень приближенные показатели. По-видимому, и для почвенных водорослей эти расчеты занижены. Здесь не учтено вещество слизистых чехлов и обверток, а также внеклеточные прижизненные выделения, которые, по данным Фогга (Fogg, 1967), составляют в природных условиях до 10% усвоенного углерода.

Два метода определения биомассы — прямое взвешивание наземных корочек и расчетный метод для диффузно распространенных водорослей — дают результаты не только неравноценные по достоверности, но и выраженные разными показателями: при взвешивании, по первому методу, определяется сухое органическое вещество, при расчетах объемов, по второму методу,— сырой вес организмов, или сырая биомасса. Пока нет достаточных данных для перевода показателей сырой биомассы микроскопических водорослей в сухой вес, поэтому приходится использовать оба эти показателя. Под термином «биомасса водорослей» мы понимаем их сырой вес в живом состоянии.

В связи с несовершенством методов количественного учета водорослей делаются попытки найти новые подходы к решению этого вопроса. Так, Л. Н. Новичкова и Н. В. Сдобникова (1968б) предполагают возможным использовать для оценки количества почвенных водорослей определение концентрации хлорофилла.

Надо иметь в виду, что во всех случаях определения биомассы водорослей мы учитываем лишь одномоментную массу, но не получаем представления о подлинной массе органического вещества, образуемой за вегетационный период, потому что не имеем данных о числе генераций водорослей в почве и о динамике образования и разрушения их органического вещества. Применяя термины Л. Е. Родина и Н. И. Базилевич (1965), можно сказать, что пока имеются данные лишь о «биологической массе» водорослей, но нет сведений о «годичном приросте» и «опаде» первичной продукции, создаваемой водорослями.

Одним из способов уточнения годичного прироста массы водорослей может быть систематическое наблюдение за колебаниями биомассы водорослей на определенном участке, которое позволило бы установить число генераций. Панкратова (1971) таким образом определила продуктивность Nostoc commune на заливном лугу в пойме р. Вятки: за вегетационный период, с учетом степени покрытия почвы (от 7 до 22%), сухая масса водоросли составила 40,3 *кг/га*.

Очень перспективным представляется изучение скорости роста наземных водорослей с помощью радиоуглерода (Fogg, 1967).

Качественные и количественные методы исследования водорослей взаимно дополняют друг друга и в сочетании позволяют получить наиболее достоверные результаты.

ГЛАВА VII

ИЗУЧЕНИЕ ГРИБОВ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Грибы широко распространены во всех биогеоценозах и делятся на две большие группы: макромицеты и микромицеты. Несмотря на выдающуюся роль грибов в процессах превращения и переноса веществ и энергии, протекающих в природе, иследование их до сих пор не получило у нас широкого распространения.

ИЗУЧЕНИЕ МАКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ (МАКРОМИЦЕТОВ)

Макромицеты особенно широко распространены в лесных биогеоценозах. Их можно разделить на две группы: напочвенные и стволовые грибы. В первую группу входят микоризообразователи и сапрофиты (подстилочные и гумусовые), во вторую — пневые и стволовые сапрофиты и паразиты. Роль микоризообразующих грибов в биогеоценозах очень велика. Мутуалистические взаимодействия микоризообразователей с высшими растениями приносят пользу обоим симбионтам. Гриб заимствует из тканей корня главным образом безазотистые органические вещества (углеводы), в свою очередь он снабжает своего симбионта продуктами минерального питания: азотом, фосфором, кальцием. Предполагается, что микоризообразующие грибы вырабатывают вещества, стимулирующие рост высших растений-симбионтов. Микотрофное питание растений наиболее выражено и важно на обедненных почвах, в частности в местообитаниях, где происходит особенно напряженная корневая конкуренция за питательные вещества. Напочвенные сапрофиты вместе с бактериями, актиномицетами, беспозвоночными участвуют в биологическом разложении подстилки. По данным В. Я. Частухина (1932, 1962, 1969), агариковые и сумчатые грибы играют решающую роль в разложении наиболее стойких лигно-целлюлозных органических компонентов и клетчатки. Наиболее активными из них в разложении елового опада, например в елово-широколиственных лесах Подмосковья, являются представители макромицетов из родов Marasmius, Mycena, Collybia.

Группа ксилофитов-сапрофитов участвует в разложении сухостойных деревьев, валежа и пней. Они обладают специфическими ферментами, воздействующими на сложный лигно-целлюлозный комплекс. А. Н. Шиврина (1965) отмечает для некоторых ксилофитов способность накапливать в большом количестве гуминоподобные вещества, которые поступают в почву после отмирания карпофоров и мицелия.

Группа стволовых макромицетов представлена особой группой грибов-паразитов. Поселяясь на живом дереве, они нарушают анатомическое строение древесины, уменьшают ее прочность и вызывают выпадение своих хозяев-деревьев из древостоя. Многие из этих грибов не заканчивают своего развития при отмирании дерева, а продолжают развиваться на мертвых деревьях как сапрофиты.

Однако несмотря на важность изучения грибов, исследования их до сих пор по различным причинам ограничены (Васильков, 1938; Шенников, 1943; Hefler, 1955). О наличии или отсутствии того или иного вида грибов пока судят по наличию плодовых тел, и все работы в природе проводятся именно с карпофорами, хотя основной частью гриба, его

рабочей частью, является мицелий, в котором происходят химические и энергетические превращения и изменения. Однако из-за несовершенства методики выделить и определить массу мицелия в природе пока не представляется возможным, поэтому в микоценологии прежде всего необходима разработка новых методов учета мицелия.

Методика микоценологических исследований до сих пор далеко не полностью разработана, и каждый исследователь пользуется своей, удобной для поставленных перед ним задач методикой. Такой подход затрудняет сравнение материалов микологических исследований, проведенных разными авторами в различных районах. Кроме того, ограниченное количество специалистов-микологов и незнание геоботаниками даже наиболее распространенных и массовых грибов не позволяют широко развернуть микоценологические исследования. Несмотря на это, в последние годы, особенно когда вплотную встал вопрос о необходимости широкого изучения всех гетеротрофных организмов (Лавренко, Дылис, 1968), играющих важнейшую роль в превращении веществ в биогеоценозах, все чаще появляются работы микоценологического направления с данными об экологии и фенологии макромицетов (Васильева, 1950, 1959, 1965, 1967; Каламеес, 1960, 1965а, б; Томилин, 1964, 1969; Васильков, 1966, 1968; Нездойминого, 1968; Бурова, 1968а, б, 1971а, б, 1972).

До недавнего времени в микоценологии применялся почти исключительно маршрутный метод исследований, сводящийся главным образом к оценке обилия и общественности видов по шкалам Гааса:

Шкала обилия: 5 — всюду часто, 4 — во многих местах, 3 — неравномерно, рассеянно, 2 — очень рассеянно, 1 — единично, (+) — только в одном месте.

Шкала общественности: 5 — равномерно во всей площади, 4 — рядами, кольцами или другими скоплениями, 3— большими группами, 2— маленькими группами, 1— одиночными экземплярами.

Одноразовые маршрутные исследования дают только общее представление о флористическом составе макромицетов данного фитоценоза для определенного срока, но не для всего срока вегетации. Даже одногодичные стационарные исследования с регулярным посещением пробных площадей не могут полностью выявить флористический состав грибов, дающих плодовые тела в силу физиологических причин и погодных условий не ежегодно. Тем более маршрутные исследования не могут дать необходимых данных об экологии и фенологии грибов. По нашим наблюдениям, проведенным в годы с различными метеорологическими условиями (1964—1969), первый год стационарных наблюдений позволяет выявить лишь около 40% видов грибов, найденных за пять последующих лет. Однако маршрутный метод исследований нельзя полностью отвергать, так как многие районы Советского Союза совершенно не охвачены микологическими исследованиями и поэтому в них маршрутные рекогносцировочные наблюдения совершенно необходимы.

В геоботанике для познания сообществ в последнее время предлагается методика, сочетающая в себе маршрутные, стационарные и экспериментальные методы анализа.

В микоценологии также необходимо применение такой методики, так как только при сочетании названных методов можно подойти к изучению взаимосвязей макромицетов со средой обитания и с компонентами биогеоценоза, понять и изучить экологические особенности видов, найти пути выделения мицелия.

Многие микоценологические работы отечественных и зарубежных авторов посвящены разработке микологических исследований, в основе которых на настоящем этапе лежит выбор величины учетной площади. Величина выбранной площади должна охватывать наиболее полное ко-

личество субстратов и экологических ниш макромицетов. На этой площади должны сохраняться основные соотношения трофических групп макромицетов и характер их распределения.

При выборе методики исследования и учетных площадей авторы исходят из основных положений той геоботанической школы, взглядов которой они придерживаются. Так, последователи школы Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1952) работают на пробных площадях с гомогенной высшей растительностью. М. Ланге (Lange M., 1948) применяет в своих исследованиях метод скандинавской школы, и величина его учетных площадей не превышает 1 $м^2$, но количество их велико (до 100 и более). Английские микологи (Wilkins, Ellis a. Harlly, 1937) пользуются трансектами, австрийские микологи (Friedrich, Haas, Höfler) используют в качестве учетных площадей гомогенные квадраты 10×10 *м*, которые, по их мнению, не соответствуют минимуму-ареалу в смысле Браун-Бланке. Г. Гаас (Haas, 1953) закладывал квадраты с величиной стороны в 100, 150 и 200 *м* и подтвердил мнение австрийских микоценологов о минимум-ареале для макромицетов. Однако и в последующих работах названные авторы пользуются квадратами в 100 *м*, хотя еще в 1938 г. К. Хефлер (Höfler) доказал, что при учете на таких квадратах упускается около 70% характерных видов. Венгерские микологи Г. Бохуш и М. Бабош (Bohus, Babos, 1960) проводят свои исследования на площадях различного размера, выбирая величину их в зависимости от объекта исследований. Например, в широколиственных лесах Венгрии макромицеты изучались ими на площадях в 500 $м^2$. При использовании методики английских микоценологов не учитывается около 25% видов, несмотря на то, что общая площадь учета у них велика.

М. Ланге считает, что квадраты 1×1 *м* наиболее удобны для проведения микологических работ фитоценотического направления, а также для исследований по экологии, обилию и характеру распределения макромицетов. В своих работах он особое место уделяет частоте наблюдений и считает, что шести — восьми наблюдений за вегетационный период, позволяющих выявить около 90% всех грибов, вполне достаточно. С другой стороны, он отмечает, что даже трехгодичные стационарные исследования на одних и тех же учетных площадях не могут выявить всех находящихся в почве мицелиев.

В нашей стране методика микоценологических исследований разработана, на наш взгляд, недостаточно полно. На всех совещаниях и симпозиумах по низшим растениям неизменно встает один и тот же вопрос — о разработке единой методики микоценологических исследований, однако к единому решению до сих пор прийти не удается.

К. Каламеес (1965), проводивший изучение макромицетов в различных типах леса Восточной Эстонии, предлагает учетную площадь в 900 $м^2$, поделенную для удобства наблюдений и сбора грибов на полосы шириной 2 *м* с расстоянием между ними 0,5 *м*. Л. Н. Васильева (1965, 1967), изучавшая макромицеты в лесах Дальнего Востока, предлагает проводить исследования на стационарных площадях величиной в 100 $м^2$ (квадраты 10×10 *м*), расположенных по углам и в центре пробной площади, применяемой для изучения лесных биогеоценозов. По обработанным ею материалам такой метод учета позволяет выявить видов на 15—20% больше, чем на одной 500-метровой площади.

Предложенная К. Каламеесом и Л. Н. Васильевой методика изучения макромицетов применима, по-видимому, лишь в биогеоценозах с относительно гомогенной растительностью, где можно найти однородные участки такой величины. Но в биогеоценозах со сложной горизонтальной и вертикальной структурой (например, хвойно-широколиственные леса Европейской части СССР) или в горных лесах Кавказа и Средней Азии эту методику применить нельзя. В подобных ситуациях более перспективен метод раздельного изучения макромицетов на участках одно-

то и того же биогеоценоза (парцеллах, ценоэлементах). В зависимости от их величины изменяется и учетная площадь для макромицетов.

По данным наших исследований, проведенных в елово-широколиственных лесах Подмосковья, выделенные парцеллы резко отличались друг от друга по флористическому составу, количеству и биомассе макромицетов. Изучение макромицетов проводилось на пробных площадях, выбранных геоботаниками для изучения лесных биогеоценозов, с начала вегетационного периода (с конца апреля для Подмосковья) и до полного исчезновения плодовых тел напочвенных макромицетов, через 7—10 дней, а в период массового появления карпофоров — не реже чем через 5 дней. Фенологические наблюдения за напочвенными сапрофитами должны проводиться по возможности ежедневно с картированием стационарных площадок, на которых ведутся наблюдения. При сборе грибов обязательно отмечается субстрат, на котором был найден в данном месте гриб, а также кратко описывается местообитание (древостой, проективное покрытие и доминанты травяного покрова, для напочвенных сапрофитов особенно важно отметить наличие или отсутствие мохового покрова, его состав и характер сложения, строение подстилки). Для экологических исследований грибов необходимо закладывать стационарные площади не более 1 $м^2$ и регулярно проводить наблюдения за влажностью субстрата, температурным режимом, освещенностью. Для напочвенных сапрофитов особенно важен суточный ход температуры верхнего слоя подстилки, особенно минимальная температура субстрата. В отдельных случаях при экологических исследованиях полезно проводить картирование макромицетов [1]. При изучении взаимосвязей напочвенных макромицетов с травяным и моховым покровом, опадом, подстилкой необходима однородная площадь размером 4 $м^2$, разделенная на четыре равные части. Одна часть остается контрольной, с другой удаляется травяной покров, с третьей — моховой, с четвертой — опад и подстилка. В течение вегетационного периода ведутся наблюдения за флористическим составом, обилием макромицетов и за основными характеристиками условий местообитания (влажность субстрата, микроклимат). О взаимоотношениях микоризообразователей с древесной породой можно судить по результатам опытов с изоляцией стационарных площадок от корней древесных растений.

При стационарных исследованиях наиболее достоверные результаты дает метод раздельного учета макромицетов в зависимости от размеров их плодовых тел. Для подстилочных сапрофитов, сапрофитов на опаде и некоторых гумусовых сапрофитов с небольшими плодовыми телами самыми результативными площадками являются учетные площади в 1 $м^2$, причем общая площадь учета должна составлять не менее 25—30% величины всей изучаемой площади. Для гумусовых сапрофитов, например из рода Inocybe с бо́льшими размерами карпофоров наилучший результат дают трансекты 1×10 $м$, но при той же общей площади учета, какая была указана для подстилочных сапрофитов.

Микоризообразователи по возможности следует собирать на всей пробной площади, абсолютный учет достаточно проводить два раза в месяц, поскольку продолжительность жизни их плодовых тел, по данным Е. Хорака (Harak, 1959), исчисляется 12—28 днями. В периоды массового появления микоризообразователей абсолютный учет проводить трудоемко, поэтому его можно заменить учетом с трансект шириной в 1 $м$, заложенных по периметру пробной площади на расстоянии 2 $м$ друг от друга.

В различные фенологические сроки результативность площадей учета меняется: при массовом появлении грибов точность определения

[1] Например, при изучении зависимости распределения напочвенных сапрофитов от распределения подстилки у стволов и на межстволовых пространствах.

средних значений количества экземпляров и биомассы увеличивается (средняя ошибка уменьшается), при уменьшении обилия ошибка увеличивается. Кроме того, для различных парцелл средняя ошибка оказывается неодинаковой при одинаковой величине общей учетной площади и равном количестве учетных площадей. Для того, чтобы решить вопрос о количестве учетных площадей, которые необходимо заложить для учета макромицетов в данной парцелле или биогеоценозе, полезно высчитать коэффициент вариации, показывающий, насколько однородны условия местообитания для грибов.

Пневые и стволовые макромицеты должны учитываться на всей пробной площади, без закладывания специальных учетных площадей.

Все собранные грибы необходимо взвешивать в сыром и абсолютно сухом состояниях, поскольку содержание воды в плодовых телах различных грибов неодинаково и различия эти очень существенны. Так, если карпофоры большинства микоризообразователей и других грибов с крупными плодовыми телами содержат до 80—90% воды, то многие сапрофиты на опаде — всего лишь 40—50%. Кроме того, вес плодовых тел меняется в зависимости от условий местообитания, погодных условий, фенологических сроков. Осенью грибы «тяжелее», чем летом, вес многих подстилочных сапрофитов после дождей увеличивается на 15—20%.

ИЗУЧЕНИЕ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ (МИКРОМИЦЕТОВ)

Микромицеты так же, как и макромицеты, очень широко распространены в природе и встречаются в самых разнообразных биогеоценозах. Об обилии микроскопических грибов можно судить по данным Бисби и Айсворта (Bisby, Ainsworth, 1943), которые отмечают, что видовой состав микромицетов, как правило, в два раза превышает видовой состав цветковых растений конкретной флоры. Микромицеты делятся на две большие биологические группы: облигатные паразиты и облигатные сапрофиты. Между этими группами имеются переходные группы: полупаразиты и полусапрофиты.

Паразитные микроскопические грибы развиваются в течение всего вегетационного периода на живых частях травянистых, кустарниковых и древесных растений, преимущественно на листьях и плодах. Жизнедеятельность паразитных грибов оказывает значительное влияние на интенсивность фотосинтеза, семенную продуктивность и другие процессы роста и развития цветковых растений.

Сапрофитные грибы развиваются в течение всего вегетационного периода на отмерших частях растений. В результате жизнедеятельности этих микромицетов происходит разложение растительных остатков. Сведения о характере и масштабах этого процесса можно почерпнуть из книги В. Я. Частухина и М. А. Николаевской (1969).

В зависимости от того, на каких частях цветковых растений развиваются названные грибы, они могут производить совершенно разную «работу». В связи с этим их можно разделить на несколько эколого-биологических групп, которые некоторыми авторами рассматриваются в качестве синузий микромицетов (Томилин, 1969; Черемисинов, 1971). Указанное подразделение весьма полезно, так как облегчает анализ огромного многообразия микромицетов, встречающихся в различных биогеоценозах. Исследование микроскопических грибов как компонентов фитоценозов и биогеоценозов — для микологии проблема новая и слабо разработанная. В настоящее время практически нет каких-либо методик работы в этой области биологии.

Программа изучения грибов в биогеоценозах должна включать следующие разделы работ.

1. Возможно полное выявление видового состава микромицетов,

входящих в состав флоры конкретной территории, на которой проводятся стационарные биогеоценологические исследования.

2. Исследование экологии и ценологии микроскопических грибов.

3. Выявление формы и степени воздействия микромицетов различных эколого-биологических групп на цветковые растения и их группы в биогеоценозе.

Изучение флоры микроскопических грибов. Проведение флористических работ с микромицетами имеет первостепенное значение, поскольку флора микромицетов изучена еще весьма слабо. Мы еще не имеем более или менее полных сводок о видовом составе микромицетов даже центральных районов нашей страны [1].

Изучение экологии и ценологии микромицетов. Распределение микроскопических грибов по растительным сообществам зависит прежде всего от распределения растений (в первую очередь цветковых), с которыми грибы находятся в той или иной связи. Особенно тесна эта зависимость у паразитных микромицетов, и прежде всего у монофагов. Другие паразитные микромицеты имеют более широкий круг питающих растений, в связи с чем они могут поражать многие виды цветковых растений какого-нибудь одного рода. Наконец, среди паразитных микромицетов имеются виды, степень специализации которых очень мала: это полифаги, круг питающих растений у которых достаточно велик, чем объясняется их широкое распространение. Например, аскомицет Phyllachora graminis (Fr.) Fuck. поражает листья злаков из самых разнообразных родов.

Что касается большинства сапрофитных микромицетов, принадлежащих к группам сумчатых и несовершенных грибов, то они в основном мало разборчивы в выборе питающего растения, что, несомненно, отражается на их распространении.

Следует, однако, отметить, что и среди сапрофитных микромицетов встречаются виды, которые свойственны только строго определенным питающим растениям, например аскомицеты Clithris quercina (Fr.) и Diatrypella decorata Nits., произрастающие соответственно только на ветвях дуба и березы.

Большое влияние на распространении микромицетов оказывают и другие факторы среды, прежде всего влажность почвы и характер освещения. Некоторые данные по этим вопросам можно найти в работах А. А. Потебни (1910), Н. А. Наумова (1939), П. Н. Головина (1944), Б. А. Томилина (1959, 1962, 1964, 1969, 1971). По мнению Э. Геймана (1954), инсоляция — решающий фактор в развитии некоторых мучнисторосяных грибов.

После проведения маршрутных исследований, которые позволяют выявить основные закономерности в распространении грибов по растительным сообществам, следует перейти к количественным методам работы. К сожалению, количественные методы экологических и микоценологических работ с микромицетами до настоящего времени совершенно не разработаны. В связи с этим для проведения подобных исследований в ряде случаев могут быть использованы некоторые фитопатологические приемы, изложенные в «Указателе возбудителей болезней сельскохозяйственных растений» (1966). Методика работ, изложенная в этой книге, касается в основном ржавчинных, головневых и некоторых несовершенных грибов. В известной степени она, однако, может быть использована для мучнисторосяных и некоторых других микромицетов.

При исследовании микроскопических грибов для микоценологических и биогеоценологических целей следует учитывать и определять

[1] Более подробные сведения о микрофлористических исследованиях в СССР можно найти в статье Б. П. Василькова (1967).

частоту их встречаемости (распространение), интенсивность поражения (обилие) и вредоносность.

Встречаемость определяется по формуле: $P=H\cdot 100/N$, где H — количество пораженных растений; N — общее количество учтенных растений.

Интенсивность поражения растений учитывают, как правило, по десятибалльной шкале в процентах: 1 балл — 10% поражения листа; 2—20%; 3—30% и т. д. Используются и другие шкалы, особенно Ангилонова (1962, цит. по «Указателю возбудителей болезней сельскохозяйственных растений», 1966), а также Питерсона (цит. по «Указателю возбудителей болезней сельскохозяйственных растений», 1966).

Взятие проб при сравнительно равномерном распределении грибов в пределах фитоценоза можно проводить выборкой их по диагонали, реже — по двум полудиагоналям. При неравномерном распределении пробы берутся по нескольким параллельным линиям, наискось от края учетной площади. Места выборки проб располагаются в шахматном порядке. Учет проводят на 10—20 пробных площадях, где для пробы отбирается 100—200 пораженных растений. В случае с головневыми грибами берется не менее 1000—1500 растений.

Вредоносность болезни, вызываемой тем или иным грибом, определяется через коэффициент вредоносности, который вычисляется по формуле: $B=Y_б\cdot 100/Y_н$, где $Y_б$ — урожай больных растений; $Y_н$ — урожай непораженных растений.

Что касается учета обилия и распространенности всех остальных микромицетов (большинства сумчатых и несовершенных грибов), то в настоящее время предложить для этого какие-либо методики невозможно. Это объясняется главным образом тем, что в полевых условиях определение этих микромицетов даже до рода практически невозможно. В связи с этим для их учета требуется разработка принципиально новой методики.

При определении частоты встречаемости микроскопических грибов можно пользоваться также методом выделения пробных площадей, на которых подсчитывается общее количество здоровых и пораженных листьев, ветвей и плодов соответствующих питающих растений. Данный метод учета был разработан и использован автором этой статьи в тундрах Тарейского стационара Ботанического института АН СССР на п-ове Таймыр.

При поражении листьев травянистых растений ржавчинными, головневыми, мучнисторосяными, несовершенными и некоторыми другими грибами на всей учетной площади подсчитывается общее количество листьев соответствующего растения и количество пораженных листьев. При поражении головневыми грибами плодов (особенно семян) травянистых растений на всей учетной площади подсчитывается общее количество плодов и количество пораженных плодов. Кроме того, если грибом поражаются колосья злаков, осок или соцветия некоторых других растений (например, видов рода Polygonum), в каждом колосе или соцветии подсчитывается количество всех семян и количество пораженных семян.

Что касается размеров учетных площадей, то они могут быть 0,25; 0,5; 1 $м^2$. Следует только отметить, что, поскольку полный подсчет пораженных и непораженных листьев, ветвей или плодов — процесс очень трудоемкий, лучше брать площади меньшего размера, увеличив при этом число взятых пробных площадей. Увеличение повторностей даст бо́льшую достоверность учета и позволит при обработке материала воспользоваться методами вариационной статистики.

При определении частоты встречаемости грибов, поражающих древесные и кустарниковые растения, следует брать равномерные выборки их листьев, ветвей и плодов. На кустарниках со всего растения сле-

дует брать по одной выборке, на деревьях — по две-три выборки в разных биогеогоризонтах.

В качестве примера использования описанного метода определения частоты встречаемости грибов можно привести результаты подсчета, проведенного автором данной статьи в тундрах Тарейского стационара (табл. 1).

Таблица 1

Учет поражения Salix arctica и S. pulchra ржавчинным грибом Melampsora salicina в различных растительных сообществах стационара Тарея в 1970 и 1971 гг.

Растительное сообщество	Вид питающего растения	Общее количество листьев на пробной площади	Количество листьев		Процент поражения
			непораженных	пораженных	
		1970 г.			
Кустарничково-осоково-моховая пятнистая тундра	S. pulchra	1 815	165	1 650	90
Полигональные болота	S. pulchra	2 560	40	2 520	98
Разнотравно-злаковая тундра	S. arctica	1 422	1 170	252	17,7
		1971 г.			
Кустарничково-осоково-моховая пятнистая тундра	S. pulchra	4 082	3 842	240	6
Полигональные болота	S. pulchra	10 154	9 567	597	5,9
Разнотравно-злаковая тундра	S. arctica	2 437	2 265	172	7

Как видно из таблицы, количественное определение частоты встречаемости грибов позволяет более детально проанализировать зависимость распространения микромицетов от эколого-фитоценотических условий. Этот метод позволяет также провести сравнения, касающиеся степени развития грибов в разные годы и разные сезоны одного и того же года. Для изучения сезонной динамики развития микромицетов учет следует проводить два-три раза в течение вегетационного периода. Сроки постановки этих исследований зависят от географического положения региона, в котором проводится работа, и поэтому должны определяться местными условиями.

Изучение влияния микроскопических грибов на цветковые растения. Исследования в этом направлении обычно определяются следующим кругом вопросов: 1) влияние грибов на семенную продуктивность цветковых растений; 2) влияние грибов на фотосинтетическую активность автотрофных, в первую очередь цветковых растений; 3) влияние грибов на разложение растительных остатков.

Наибольшее воздействие на семенную продуктивность цветковых растений оказывают некоторые головневые грибы, поражающие колосья злаков и осок, а также соцветия других растений. В результате жизнедеятельности этих грибов плоды растений полностью уничтожаются. В качестве примера, показывающего влияние грибов на семенную продуктивность автотрофных растений, можно привести результаты исследований автора данной статьи на стационаре Тарея Polygonum viviparum, луковички которого поражены головневым грибом Sphacelotheca ustilaginea (DC) Ito. Среднее число луковичек в колосовидном соцветии Polygonum viviparum в таймырских тундрах достигает 27—30. Число луковичек, пораженных грибом, может достигать 8—26.

Что касается методов изучения влияния грибов на семенную продуктивность цветковых растений, то этот вопрос уже был освещен в предыдущем разделе. Следует при этом отметить, что семенная продук-

тивность растений может снижаться не только паразитными, но и сапрофитными грибами. Например, на желудях дуба в изобилии развиваются многие сапрофитные грибы из родов Aspergillus, Penicillium и др. В результате желуди так же, как и семена других растений, теряют всхожесть, что, несомненно, влияет на возобновление растений.

Чрезвычайно большое влияние на фотосинтетическую активность автотрофных растений оказывают ржавчинные, мучнисторосяные, некоторые паразитные аскомицеты, например виды родов Dothidella, Phyllachora, Rhytisma и т. д., а также несовершенные грибы, вызывающие пятнистость листьев. В результате развития этих микромицетов сокращается фотосинтезирующая поверхность листьев, а также происходит частичное разрушение хлоропластов. Для иллюстрации приводится табл. 2, в которой показывается влияние ржавчинников Puccinia polygoni-vivipari Karst., P. saxifragae Schlecht. и Melampsora salicina Lew. на фотосинтез Polygonum viviparum, Saxifraga punctata и Salix arctica (данные исследований Б. А. Томилина в Тарейском стационаре).

Таблица 2

Влияние ржавчинных грибов на фотосинтез цветковых растений

Питающее растение	Гриб	Степень поражения растений, баллы	Интенсивность фотосинтеза, *мг* CO_2 на 1 *г* сухого вещества в час		Отношение фотосинтеза пораженных и здоровых растений, %
			здоровые растения	пораженные растения	
Polygonum viviparum	Puccinia polygoni-vivipari	8	32	4	11
Saxifraga punctata	Puccinia saxifragae	2	28	22	79
Salix arctica	Melampsora salicina	5	48	16	33

Определение фотосинтетической активности растений проводилось радиометрическим методом при насыщенной концентрации CO_2.

Процесс минерализации (разложения) растительных остатков имеет огромное значение в функционировании биогеоценозов [1]. Этот процесс весьма сложен, и в его реализации принимают участие представители различных групп животного и растительного мира, и прежде всего грибы, в том числе и микромицеты. Разрушая растительные остатки, грибы играют важную роль в круговороте веществ в природе.

Процесс распада растительных остатков подстилки проходит через ряд фаз, для которых характерны определенные группы микромицетов и других микроорганизмов. Последовательность появления отдельных видов и комплексов видов микроскопических грибов обусловлена химическими изменениями, происходящими в субстрате благодаря деятельности тех или иных организмов. Изучение биологического распада органических веществ следует начинать с эколого-систематических исследований.

Подстилка представляет собой сложную смесь различных растительных остатков. В связи с этим исследование микофлоры подстилки необходимо по возможности привязывать к составным элементам субстрата, что особенно необходимо при изучении микроскопических грибов. При этом очень важным моментом является отбор проб для изучения. Для выделения микромицетов пробы отбираются по крайней мере из трех слоев подстилки: 1) верхнего (прошлогодний опад и отпад), 2) среднего, состоящего из мелких обломков различных фракций

[1] Раздел статьи, посвященный разложению растительных остатков, написан О. А. Степановой.

подстилки, и 3) нижнего, состоящего из частично гумифицированных элементов. (О технике взятия проб, подборе питательных сред, посеве и выращивании микромицетов см. в главе XI настоящей книги и книге М. А. Литвинова, 1969.)

В результате эколого-систематических исследований удается установить, какие виды и в какой последовательности появляются при разложении растительных остатков, а также какие из них являются доминирующими в данном процессе.

Далее при изучении процесса распада растительных остатков необходимо проведение экспериментальных работ, цель которых установить глубину и характер изменений, происходящих под влиянием того или иного вида гриба или комплекса видов; воспроизвести отдельные этапы процесса, начиная с исходных растительных остатков и кончая их минерализацией; изучить химическую сторону процесса.

Для проведения такого рода исследований необходимо иметь чистые культуры интересующих видов грибов.

Изучение процессов распада в лабораторных условиях удобно проводить в колбах со сливными трубками. В таких колбах удается в стерильных условиях периодически проводить промывку разлагающегося материала и грибных пленок для удаления продуктов распада и тем самым приблизить условия проведения опыта к естественным.

Конструкция колб со сливными трубками, подробное описание порядка постановки различного рода работ по разложению растительных остатков и методика физиологических исследований описаны в работах В. Я. Частухина и М. А. Николаевской (1948, 1969).

Исследуемый материал (отдельные элементы подстилки или их смесь, в зависимости от задач опыта), помещенный в колбы, стерилизуется. Стерильный материал инокулируется культурами того или иного вида грибов. В зависимости от поставленной задачи опыты можно проводить как с монокультурами, так и комплексами организмов, засевая материал одновременно несколькими видами или проводя инокуляцию последовательно, в определенный момент по ходу опыта (стерильно, через сливные трубки). Количество помещаемого в колбы материала, а также продолжительность опыта могут быть различными и определяются целью работы, характером исследуемого материала и инокулюма.

В ходе опыта проводится периодическое промывание разлагающихся растительных остатков. Количество промываний зависит от продолжительности опыта и его задач. Анализируя промывную жидкость и разложившийся материал, можно судить об изменениях, происходящих под влиянием того или иного вида грибов или комплекса видов. Продукты распада, находящиеся в сливной жидкости, и остающиеся в результате опыта вещества можно анализировать с различных точек зрения. Результаты деятельности грибов оцениваются по следующим показателям: общая потеря веса, изменение в содержании важнейших зольных элементов и динамика отдельных элементов, в первую очередь азота и фосфора. Отмечаются также изменения кислотности среды. Методы проведения анализов описаны во многих руководствах (Петербургский, 1959; Плешков, 1968, и др.).

Понятно, что в лабораторных условиях невозможно полностью повторить процессы, происходящие в природе, однако данные, получаемые описанным выше образом, важны для понимания явлений разложения растительных остатков в биогеоценозах.

ГЛАВА VIII

ИЗУЧЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза в конечном итоге сводится к выяснению их роли в процессах превращения вещества и энергии. Указанную задачу можно решить, лишь опираясь на все вскрытые экологией закономерности взаимоотношений животных друг с другом и со средой обитания. При этом нужно учитывать, что позвоночные не только трансформируют вещество и энергию по трофическим уровням, но и влияют на характер, состояние и степень участия в этом процессе других компонентов биогеоценоза.

Трансформация животными вещества и энергии по трофическим уровням включает в себя превращение съеденной пищи в зоомассу ее потребителей, в животный опад (трупы и экскременты) и энергию жизнедеятельности популяций. В последние годы этот процесс привлек внимание исследователей в связи с изучением биологической продуктивности природных экосистем. Установлено, что в биогеоценозах с переходом от одного трофического уровня к другому биомасса организмов резко сокращается (Макфедьен, 1965; Phillipson, 1966; Одум, 1968, и др.). На территории СССР, например, в биогеоценозах различного типа надземная часть фитомассы оценивается величинами порядка $n \cdot 10^2$—$n \cdot 10^5$ *кг/га*, биомасса[1] позвоночных-фитофагов — $n \cdot 10^{-1}$—$n \cdot 10^0$ *кг/га*, а биомасса хищников — $n \cdot 10^{-3}$—$n \cdot 10^{-2}$ *кг/га* (Ходашова, 1966). Изучению влияния позвоночных животных на характер, состояние и участие в обменных процессах других компонентов биогеоценоза далеко не всегда уделяется должное внимание. Между тем оно очень многообразно, а значение его исключительно велико. Это хорошо видно на примере фитофагов, играющих большую роль не только в нарастании фитомассы, но и в ее деструкции (рис. 12). Объедание фитофагами побегов отрицательно сказывается на скорости роста поврежденных растений, в результате чего заметно меняется синузиальная структура растительного покрова (Динесман, 1961; Ходашова, 1970б, и др.). Из-за уменьшения листового индекса возрастает доля солнечной радиации, проникающей до поверхности земли, меняются температура и влажность приземного слоя воздуха, гидротермический режим почвы, интенсивность транспирации и продолжительность вегетации растений, фиксация ими углекислоты, выделяющейся из почвы, и т. п. (Ходашова, 1970; Злотин, Ходашова, 1972б). Экскременты фитофагов представляют очень благоприятный субстрат для развития микроорганизмов, поэтому их поступление в подстилку стимулирует деятельность микробов и ускоряет разложение опада (Ходашова, 1970б; Злотин, Ходашова 1972а, б). Вместе с тем позвоночные-землерои, перемешивая почву, возвращают в зону активного обмена значительное количество веществ, вынесенных оттуда иллювиальным процессом (Абатуров, 1966; Злотин, Ходашова, 1972б). Все это очень сильно отражается на перемещении веществ в системе почва — растение и на величине чистой продукции растительного покрова (Злотин, Ходашова, 1972б).

Прямые наблюдения в природе показали, что на участках постоянного обитания позвоночные-фитофаги используют в пищу от доли про-

[1] Все значения биомасс приведены к сухому весу.

цента до 25—30% годичного прироста кормовых растений (Динесман, Шмальгаузен, 1961; Динесман, 1964; Ходашова, 1970а; Hendrich, 1970; Gebezynska, 1970; Hansson, 1971, и др.). 70—90% съеденной пищи идет на образование зоомассы и покрытие энергетических затрат организма и только 10—30% поступает в опад в виде экскрементов (Petrusewicz, Macfadyen, 1970).

Однако даже при таких незначительных кормовых нагрузках падение скорости роста поврежденных растений вызывает сокращение продукции растительного покрова, близкое к 50% (Dinesman, 1966; Динесман, Шмальгаузен, 1967; Ходашова, Елисеева, 1967; Ходашова, 1970). Очевидно, более интенсивная деятельность фитофагов поставила бы биогеоценоз в критическое положение, вызвав зоогенную сукцессию растительного покрова или даже отмирание его автотрофной части. Вероятно, поэтому в среднем для биогеоценоза общее сокращение первичной продукции, связанное с деятельностью фитофагов, обычно не превышает 5—8%.

Аналогичные процессы, видимо, характерны и для других трофических уровней. Известно, например, что истребление хищниками части поголовья жертв по своим масштабам значительно уступает последствиям, связанным с влиянием этого истребления на структуру, ход размножения и динамику численности популяций. Подобные явления представляют особую форму превращения вещества и энергии позвоночными животными, заключающуюся в их воздействии на состояние и степень участия в биогеоценотическом процессе других компонентов биогеоценоза. Очевидно, масштабы этого воздействия каким-то образом определяют низкую величину коэффициентов трансформации позвоночными животными вещества и энергии. Исследование механизмов, регулирующих соотношение трансформации животными вещества и энергии, с их влиянием на участие в биогеоценотическом процессе других

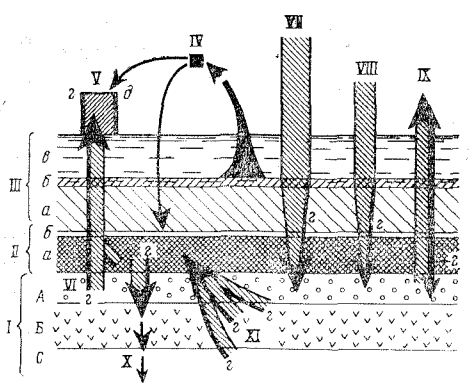


Рис. 12. Участие позвоночных животных в биологическом круговороте (показаны только процессы, получившие количественную оценку)

I — генетические горизонты почвенного профиля; II — опад: *а* — фитогенный; *б* — зоогенный; III — фитомасса: *а* — чистая продукция; *б* — трансформированная животными; *в* — общие зоогенные потери; IV — зоомасса; V — углекислота приземного слоя воздуха, связанная: *г* — с дыханием животных; *д* — с зоогенными изменениями дыхания почвы и подстилки; VI — общее выделение почвой углекислоты, в том числе связанное с зоогенным усилением биохимических процессов в гумусовом горизонте, подстилке и опаде (*г*); VII — поступление на поверхность почвы солнечной радиации, в том числе связанное с ее увеличением в результате зоогенных изменений растительности (*г*); VIII — поступление на поверхность почвы осадков; IX — расход влаги на транспирацию, в том числе его сокращение, вызванное деятельностью животных (*г*); X — вынос минеральных и органических веществ нисходящим током воды, в том числе его сокращение деятельностью животных (*г*); XI — общий перенос минеральных и органических веществ в почве в зону активного биологического круговорота, в том числе роющей деятельностью позвоночных животных (*г*)

Стрелки показывают направление процесса

компонентов биогеоценоза представляет большой интерес. Вероятно, эти механизмы являются одними из звеньев, воздействуя на которые можно управлять продуктивностью биосферы.

Многообразие проявления рассмотренных форм участия позвоночных животных в превращении вещества и энергии определяется структурой зооценоза — видовым составом, трофическими связями, синузиальным распределением и численностью составляющих его биологических форм. Обычное деление зооценоза на трофические уровни фитофагов и хищников первого и второго порядков является очень грубой и примитивной схематизацией, плохо отражающей сложные пищевые связи и взаимоотношения животных. Поэтому изучение структуры зооценозов представляет важный раздел биогеоценологических исследований. Оно должно выявить реально существующие трофические уровни, направления потоков вещества и энергии и виды, играющие в них наибольшую роль. Это позволит сосредоточить внимание на главных зоогенных процессах, развивающихся в биогеоценозе.

Таким образом, биогеоценологические исследования позвоночных животных распадаются на три тесно связанных между собой раздела:

I. Изучение структуры зооценоза.

II. Изучение трансформации животными вещества и энергии по трофическим уровням.

III. Изучение влияния животных на другие компоненты биогеоценоза и их участия в функционировании биогеоценозов.

Выясняя роль позвоночных животных в биогеоценозе, исследователь вынужден пользоваться полевыми и лабораторными методами зоологии, геоботаники, почвоведения и ряда других наук. Их описанию посвящены специальные руководства. Это позволяет рассмотреть здесь лишь сравнительно немногие специфические вопросы, возникающие при изучении участия позвоночных животных в биогеоценотическом процессе.

СТРУКТУРА ЗООЦЕНОЗА

Основные задачи изучения структуры зооценозов сводятся к следующему:

1. Выявление экобиоморф, объединяющих виды, которые характеризуются однотипными взаимоотношениями с другими компонентами биогеоценоза и однотипным участием в функционировании биогеоценоза.

2. Оценка обилия видов, составляющих одну экобиоморфу, и соотношения численности различных экобиоморф.

3. Выяснение сезонной и многолетней динамики численности различных экобиоморф и закономерностей смены аспектов зооценозов.

Выделение экобиоморф следует проводить, основываясь на принципах классификации жизненных форм, разработанных А. Н. Формозовым (1956). В основу этой классификации положены синузиальное распределение животных и характер их пищи, служащие признаками биологических классов. Биологические классы, в свою очередь, делятся на экологические формы, отличающиеся по способам добывания корма, особенностям движения, строения убежищ и приспособлению к переживанию неблагоприятных сезонов года (спячка, миграции, запасание корма и т. п.).

Такая классификация хорошо отражает специфику деятельности позвоночных животных и особенности их участия в превращении вещества и энергии. Поэтому можно предполагать, что виды, относящиеся к одной экобиоморфе, образуют самостоятельный трофический уровень. Представление о трофических уровнях зооценоза удается еще более уточнить, если выделять экобиоморфы не только по пищевым связям и синузиальному признаку, но и по отношению животных к элементам горизонтальной структуры биогеоценозов.

Определения численности позвоночных животных при биогеоценологических исследованиях необходимы не только для выяснений структуры зооценоза. Они нужны также для вычисления зоомасс и потоков вещества и энергии по трофическим уровням. Численность позвоночных животных, как известно, выражается в относительных или абсолютных величинах («Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных», 1952; «География населения наземных животных и методы ее изучения», 1959; «Ресурсы фауны промысловых зверей СССР», 1963; «Организация и методы учета птиц и вредных грызунов», 1963).

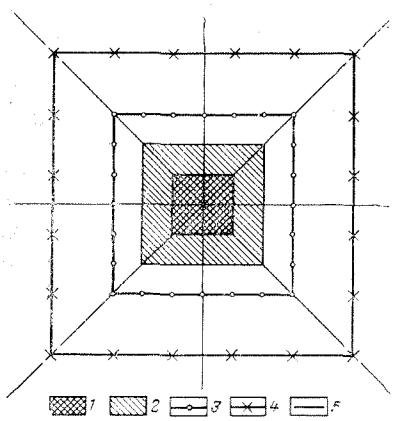


Рис. 13. Пробная площадь для учета абсолютной численности мелких млекопитающих подкормкой зверьков окрашенной приманкой и их отловом

1 — центральная часть пробной площади (6×6 линий приманочных точек и ловушек);
2 — внешняя часть пробной площади (16×16 линий, приманочных точек и ловушек);
3 — внутренний пояс окрашенных приманок;
4 — внешний пояс окрашенных приманок;
5 — четыре линии ловушек, пересекающие пробную площадь

Показателями относительной численности можно пользоваться для оценки особенностей пространственного размещения, а также сезонной и многолетней динамики популяций отдельных видов. Вычисление же трофодинамических характеристик и получение других оценок участия позвоночных (амфибий, рептилий, птиц, млекопитающих) в обменных процессах биогеоценоза требует отчетливого представления об абсолютной численности животных. Для многих мелких животных оценка этого показателя представляет довольно сложную задачу. Для мелких млекопитающих хорошие результаты дает полный вылов зверьков на огороженных площадках (Першаков, 1934; Орлов, Лысенко, Лозингер, 1939, и др.) и многодневный облов пробных площадей живоловками, сопровождающийся меченьем и выпуском пойманных зверьков (Наумов, 1951, и др.). В связи с большой трудоемкостью этих методов, ограничивающей их массовое применение, была сделана попытка найти переходные коэффициенты от относительной к абсолютной численности грызунов (Никитина, 1961; Никифоров, 1963; Petrusewicz, Macfadyen, 1970). Полученные результаты позволяют считать указанный прием перспективным, но еще недостаточно разработанным.

В связи с работами по Международной биологической программе за рубежом предложен метод абсолютного учета мелких млекопитающих обловом пробных площадей с предварительной прикормкой зверьков окрашенными приманками (Riszcowsky, 1971; Riszcowsky, Gentry, Smith, 1971). Он может успешно использоваться и при биогеоценологических исследованиях.

При работе этим методом на площадке, избранной для проведения учета (5,06 *га*), маркируется сеть из 16×16 взаимно перпендикулярных линий, отстоящих друг от друга на 15 *м*. В местах пересечения линий раскладывается окрашенная приманка. Площадка окружается двумя поясами меченых приманок на расстоянии 30 и 150 *м* от ее границ (рис. 13). В каждой из четырех сторон внутреннего пояса делается по 20 приманочных точек, а внешнего — по 30. Окрашенная приманка

представляет собой шарики из муки и сала, смешанных в отношении 1 : 1, в которые закатываются шерстяные ниточки 1—2 *мм* длиной. Ниточки четырех разных цветов используются для приманки, раскладывающейся: 1) в центре площадки, в квадрате из 6×6 линий, 2) на остальной части площадки, 3) во внутреннем и 4) во внешнем поясах, окружающих площадку. Ежедневно, в течение трех суток, приманка просматривается и возобновляется. На четвертые сутки с площадки убирают приманку и вместо нее ставят по две ловушки. Пойманных зверьков собирают утром и вечером. Содержимое их пищеварительного тракта тщательно просматривается, и по цвету обнаруженных ниток устанавливается местонахождение кормовых участков животных. В желудке и кишечнике шерстяные цветные нитки сохраняются пять дней. Отлов ведется трое суток, после чего ловушки снимают с учетной площади и ставят на четырех пересекающих ее линиях (рис. 13). Здесь отлов продолжается четверо суток. Одновременно в том же биотопе окрашенные приманки раскладываются (через каждые 15 *м*) на трех параллельных линиях длиной в 105 *м*, расположенных друг от друга в 150 *м*. Приманку возобновляют в течение четырех суток, после чего ее заменяют ловушками, которые работают три дня. Сравнение результатов отлова на этих линиях и на линиях, пересекающих пробную площадь, позволяет судить о подвижности зверьков и влиянии на нее отлова.

Плотность населения животных вычисляется по формулам:

$$N_t = \frac{N_c I_t}{I_c},$$

$$I_c = 4(75a) + \pi a^2 \quad \text{и} \quad I_t = 4(225\,a) + \pi a^2,$$

где N_t — общее количество зверьков, обитающих на отловленной территории; N_c — число зверьков, кормовые участки которых находятся в пределах внутреннего квадрата из 6×6 ловчих линий; I_c — величина участка, с которого зверьки забегают в этот квадрат; I_t — величина участка, с которого зверьки забегают на всю площадь отлова; a—средняя протяженность кормового участка; 75 и 225— длина сторон внутреннего квадрата и всей площади отлова (*м*).

ТРАНСФОРМАЦИЯ ВЕЩЕСТВА И ЭНЕРГИИ ПО ТРОФИЧЕСКИМ УРОВНЯМ

Исчерпывающая трофодинамическая характеристика зооценоза представляет собой довольно сложную задачу. Для ее решения целесообразно расчленить единый процесс трансформации позвоночными животными вещества и энергии на циклы, соответствующие отдельным звеньям цепей питания. Для каждого звена нужно определить баланс вещества и энергии. При этом приходится пользоваться следующими основными величинами, которые выражаются в весовых или энергетических показателях (Petrusewicz, Macfadyen, 1970): C — количество корма, съеденного животными за определенное время на единице площади; D — количество корма, усвоенное за определенное время животными, обитающими на единице площади; F — часть корма, не усвоенная животными и поступившая за определенное время на единицу площади в виде помета; P — продукция (биомасса) животных, образующаяся за определенный период на единице площади; R — количество вещества и энергии, затраченное за определенное время на метаболизм животными, обитающими на единице площади; U — продукты метаболизма, выводимые из организма за определенное время и поступившие на единицу площади с мочой.

Перечисленные величины связаны между собой уравнением

$C = P + F + R + U$ или $C = F + D$.

Отдельные составляющие этих уравнений с большей или меньшей точностью определяются непосредственно в природе или рассчитываются по результатам лабораторных экспериментов. При этом переход от биомасс к элементарному составу и энергетическим показателям осуществляется при помощи химических анализов и калориметрической характеристики растительного и животного вещества.

Методы определения количества съеденной животными пищи очень разнообразны, и специфика их зависит от особенностей экологии изучаемого вида. Они делятся на две группы. В первую группу входят способы непосредственной оценки этой величины в природных условиях. В качестве примера можно привести способ, примененный Д. Н. Даниловым (1937, 1944) при изучении использования урожая семян хвойных деревьев белкой и мышевидными грызунами. Автор подсчитывал на пробных площадях количество шишек со следами деятельности каждого из перечисленных животных и определял вес сохранившихся в них семян. Разница между полученной величиной и весом семян в таком же количестве неповрежденных шишек дает биомассу корма, съеденного за определенный период [1].

Легко поддается непосредственной оценке и биомасса веточного корма, съеденного копытными. Она определяется произведением числа поедей в течение сезона питания древесными кормами на средний вес одного съеденного побега. Число поедей подсчитывается на пробных площадях. Средний вес одного съеденного побега устанавливается следующим образом: массовыми промерами определяется средний диаметр места погрыза каждой кормовой породы; затем в точках с диаметром, равным этой величине, срезается большое число неповрежденных побегов, общий вес которых делится на их количество (Динесман и Шмальгаузен, 1961; Schafer, 1963). Средний вес одного съеденного побега может быть установлен и на модельных растениях.

Количество животных, добытых крупными хищниками, можно установить регулярным осмотром территории с самолета (Jordan, Botkin, Wolfe, 1971).

Подобные методы определения съеденной животными пищи дают удовлетворительные результаты только при изучении видов, оставляющих хорошо заметные следы кормежки.

Другую группу составляют методы, в которых биомасса пищи вычисляется как произведение величины суточного рациона животного на плотность его населения и на продолжительность (в сутках) питания определенным кормом. Величина суточного рациона устанавливается наблюдениями в природе за привязанными (Формозов, Воронов, 1939) или прирученными (Кнорре, 1959) животными, за животными, содержащимися в загонах (Заблоцкая, 1957; Ланина, 1963, и др.), за кормящимися животными в астрономический телескоп (Anderson, 1950; Hunter, 1967) или из укрытий, отбором корма, доставляемого птенцам, или автоматической киносъемкой (Мальчевский, Кадочников, 1953; Buckner, 1967) а также учетом поедей и остатков пищи на кормовых столиках (Донауров, Теплов, Хонякина, 1938, и др.).

Милнер (Milner, 1967) предложил определять количество корма, съеденного животными, при помощи отношения веса помета и скормленной пищи, установленного в лаборатории. Зная это отношение и подсчитав в природе количество помета, оставленного животными за определенный период, можно найти количество съеденного ими корма: $C=F/(F/C)$.

[1] При биогеоценологических исследованиях все характеристики массы вещества, в том числе и биомассы животных, должны приводиться в абсолютно сухом весе. Только при этом условии возможно сравнивать между собой показатели, полученные для разных компонентов биогеоценоза.

Определяя в лаборатории величину F/C, необходимо иметь в виду, что ограничение двигательной активности животных ведет в начале опыта к резкому снижению способности усваивать корм. У белохвостового оленя она восстанавливается лишь к 20-му дню эксперимента (Mautz, 1971). Количество съеденной пищи можно установить также по содержанию в помете непереваренных компонентов корма, таких как кремний или целлюлоза (Petrusewicz, Macfadyen, 1970). Наконец, возможно определение суточного рациона животных при их содержании в клетках, хотя, по данным А. Г. Воронова (1955), этот метод дает заниженные результаты.

Следует отметить, что определение биомассы съеденной пищи по суточному рациону по своей точности, видимо, уступает методам непосредственного определения этой величины в природных условиях. Однако в настоящее время оно дает единственную возможность установить количество пищи, поедаемой животными, оставляющими плохо заметные следы кормежки.

Определение массы помета (F). Достаточно точно установить массу экскрементов, поступающих на единицу площади, возможно только при сочетании полевых наблюдений и определения в лаборатории величины F/C. Непосредственно на пробных площадях удается подсчитать количество помета лишь немногих видов. Это давно делается для оценки численности некоторых промысловых животных (Юргенсон, 1961, 1963). Выяснилось, что такие подсчеты дают несколько заниженные результаты (Neff, 1968), что связано с пропуском фекалиев, скрытых растительностью. Для животных, экскременты которых остаются в укрытиях или плохо заметны, визуальный подсчет помета на пробных площадях вообще не дает полноценного материала.

Количество корма, усвоенного животными (D), определяется как разность биомассы съеденной пищи и помета: $D = C - F$.

Биомасса позвоночных животных (B) представляет собой их количество на определенной площади, выраженное в весовых единицах. При биогеоценотических исследованиях чаще всего приходится устанавливать ее валовой запас в определенный момент B и прирост за изучаемый период ΔB. Валовой запас биомассы находится умножением среднего веса одной особи на среднюю плотность населения вида.

Достоверности полевых определений средней плотности населения позвоночных животных экологи уделяют большое внимание. Способы ее оценки можно найти в специальных исследованиях, посвященных методам учета численности различных видов. Средний вес особи представляет собой средневзвешенный вес всех возрастных и половых групп, составляющих популяцию. Вычислить его с достаточной точностью можно, зная структуру поголовья животных и располагая достаточно обширным материалом. При определении веса животных необходимо учитывать, что его истинные значения нередко существенно искажаются различной наполненностью мочевого пузыря и пищеварительного тракта (Хренов, 1965, и др.).

При анализе продукции популяций позвоночных большой интерес представляет оценка биомассы павших животных (B_m). Это очень трудная и методически совершенно неразработанная задача. Лишь для копытных делались попытки ее решения визуальными поисками трупов (Слудский, 1963; Насимович, 1955, и др.).

Энергия, затраченная животными на метаболизм (R), обычно определяется по результатам измерения газообмена в респирационных камерах. Существуют попытки экстраполяции материалов, полученных указанным методом, на популяции, обитающие в естественных условиях (Башенина, 1967, и др.). Этот прием, однако, мо-

жет дать лишь самое ориентировочное представление о процессах, протекающих в зооценозах.

Методика полевого изучения газообмена позвоночных животных находится в начальной стадии разработки. Недавно стали появляться сообщения об успешном использовании для этого телеметрии (Эльяссен, 1965; Норрис, 1965, и др.). Большой интерес представляют попытки исследования в полевых условиях метаболизма животных по скорости выведения из организма радиоактивных (Zn^{65}, Mn^{54} и др.) изотопов. Но этот способ еще нуждается в доработке (Petrusewicz, Macfadyen, 1970). Видимо, более надежные результаты дает применение для указанной цели стабильных изотопов кислорода и водорода в виде дважды меченной воды — D_2O^{18} (La Febra, 1964, и др.). Однако их количественное определение ведется на масс-спектрометре, что очень сильно ограничивает возможности практического использования метода.

Определение количества мочи (U) позвоночных в полевых условиях не разработано. Предложено несколько систем специальных клеток, содержание животных в которых позволяет точно установить количество съеденного ими корма и выделенного помета и мочи (Шафиров, 1968; Lewis, Rentmore, 1968; Hofrichter, Liem, 1968; Myrche, 1968, и др.). Однако сложная зависимость объема метаболизма от двигательной активности животных и других факторов очень осложняет экстраполирование на природные популяции результатов, полученных этим методом. Очевидно, в настоящее время энергия, затраченная на метаболизм и заключенная в продуктах обмена, удаляемых из организма с мочой, может быть достаточно точно определена лишь как разность энергий съеденной пищи, помета и прироста зоомассы:

$$R+U=C-(P+F).$$

ВЛИЯНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НА УЧАСТИЕ В ФУНКЦИОНИРОВАНИИ ДРУГИХ КОМПОНЕНТОВ БИОГЕОЦЕНОЗА

Задача этого раздела сводится к количественной характеристике участия позвоночных животных в следующих процессах:

1) формирование газового состава атмосферы;

2) распределение воды—формирование поверхностного стока и распределение влаги в почве;

3) формирование гидротермического режима приземного слоя воздуха;

4) почвообразование, водная и ветровая эрозия, поступление в почву органических и минеральных веществ, их превращение и перемещение по почвенному профилю;

5) формирование первичной продукции в автотрофном цикле превращения веществ и энергии, обусловленное участием животных в перечисленных выше процессах и их непосредственным влиянием на рост и развитие растительности.

Как нетрудно заметить, содержание рассматриваемого раздела частично сводится к оценке влияния трансформации животными вещества и энергии по трофическим уровням на другие компоненты биогеоценоза. В целом же его задача оказывается значительно сложнее.

Участие позвоночных животных в формировании газового состава атмосферы. В формировании газового состава атмосферы позвоночные животные участвуют как непосредственно,— поглощая кислород и выделяя углекислоту,— так и косвенно,— влияя на фотосинтетическую деятельность растений, дыхание подстилки и почвы. О методах исследования газообмена и метаболизма популяций животных уже говорилось в предыдущем разделе. Здесь

следует лишь сказать, что эта форма их жизнедеятельности, видимо, играет заметную роль в балансе газового состава атмосферы. Судя по характеристикам (полученным, правда, в респирационных камерах), в широколиственных лесах одни только рыжие полевки выделяют в течение суток до 10% углекислоты, одновременно содержащейся в приземном слое воздуха. В полупустынях примерно такое же количество углекислоты выделяют суслики, а в пустынях — песчанки [1]. Более точная оценка этой стороны жизнедеятельности животных станет возможна после разработки полевых методов изучения их газообмена.

Исследования, проведенные ИГ АН СССР в Центрально-черноземном заповеднике, показали, что деятельность зеленоядных грызунов приводит к усилению микробиологических процессов, протекающих в почве, и нарушает соотношение массы корней, продуцирующих CO_2, и ассимилирующей листовой поверхности. Это вызывает заметное увеличение содержания углекислоты в приземном слое воздуха. Для интегральной количественной оценки указанного явления применялся метод Штатнова, используемый при определении интенсивности дыхания почвы (Макаров, Мацевич, 1966).

Участие позвоночных животных в формировании гидротермического режима приземного слоя воздуха определяется преимущественно их влиянием на структуру растительного покрова. Вызванные ими изменения затенения почвы существенно отражаются на инсоляции, температуре и влажности. Все эти изменения легко улавливаются общепринятыми методами изучения микроклимата.

Влияние животных на перемещение воды, превращение и перемещение веществ в почвенном профиле и на эрозию почв связано преимущественно с роющей деятельностью млекопитающих. Поэтому методы изучения этих процессов имеют много общего и должны рассматриваться совместно.

Изучение роющей деятельности млекопитающих следует начинать с определения ее размеров. Для этого используются различные показатели, важнейшие из которых — среднее количество нор, ходов, прикопок и выбросов на единицу площади, вертикальное и горизонтальное распределение ходов и прикопок, размеры перерытой животными площади и количество перемещенного ими почвенного материала. Методика определения численности нор, прикопок и выбросов описана В. Б. Кучеруком (1952). Вертикальное распределение проложенных в почве ходов выясняется или их подсчетом во время послойных раскопок специальных пробных площадок (Попова, 1962), или послойным подсчетом их на стенках траншей (Абатуров, 1966; Абатуров, Бязрова, 1967). При послойной раскопке выясняется и другая интересная особенность роющей деятельности — протяженность ходов на единице площади. Вертикальное распределение прикопок определяется простым измерением их глубины.

Площадь, занятая пороями, определяется умножением их среднего количества на 1 *га* на среднюю площадь одного пороя. Таким же образом определяется площадь, занятая выбросами, колониями и т. п. Подсчитать перерытую животными площадь можно и на подробном плане изучаемого участка. Наконец, эту же величину легко получить при помощи маршрутного учета роющей деятельности (Формозов, Воронов, 1939). Она вычисляется как процентное отношение части маршрутов, пришедшихся на перерытые участки, к общей протяженности маршрутов. Если позволяют размеры изучаемого биогеоценоза, послед-

[1] Доля зоогенной углекислоты в общем потоке углекислоты, выделяемой почвой, подстилкой и растительными организмами, конечно, значительно меньше.

нему способу следует отдать предпочтение. При минимальной затрате времени он дает достаточно точные результаты.

Количество почвенного материала, вынесенного животными на поверхность, лучше всего характеризовать его весом. Эту величину нетрудно установить умножением среднего веса одного выброса на их количество. Хорошие результаты дает многократное картирование выбросов на постоянных участках. Оно позволяет вскрыть сезонную и многолетнюю динамику роющей деятельности и ее влияние на растительный покров.

Влияние роющей деятельности млекопитающих на эрозию почв устанавливается анализом планов и аэрофотоснимков их поселений (Воронов, 1936; Tivy, 1957). Количественную характеристику влияния животных на водную эрозию можно получить измерением твердого стока на перерытых и контрольных пробных площадях (Longhorst, 1957), на ветровую эрозию — измерением очагов дефляции, связанных с норами, колониями и тропами животных (Ходашова, 1953). Для оценки развевания выбросов Ю. А. Дубровский (1965) использовал серию колышков, вбитых вровень с поверхностью земли. Скорость их обнажения позволяет судить о размерах дефляции.

В результате роющей деятельности животных в почвенной толще образуются многочисленные полости и увеличивается ее порозность. Последнее отражается как на величине и характере водного стока, так и на капиллярном передвижении влаги. Для оценки роющей деятельности животных на стенках почвенных траншей измеряется площадь всех ходов, нор и земляных проток («кротовин»). Определяется объемный вес этих проток и всей почвенной толщи, а также водопроницаемость последней.

Влияние роющей деятельности на распределение воды выявляется сравнением режима влажности в перерытых и контрольных, не нарушенных животными участков (Ходашова, Динесман, 1961; Попова, 1962; Абатуров, 1964; Абатуров, Карпачевский, 1967). Влажность почвы определяется весовым методом. Образцы берутся буром или на стенках разрезов, заложенных через изучаемый объект. Их необходимо отбирать таким образом, чтобы охватить все элементы созданного землероями микрорельефа. Отбор образцов должен сопровождаться определением объемного веса почвы. Последнее позволяет пересчитать влажность, выраженную в весовых процентах, в миллиметры водного слоя (Роде, 1969).

Одновременно с изменением водного режима перерытых почв меняются их температурный режим и аэрация. Для получения этих показателей применяются обычные методы изучения физических свойств почв.

Влияние роющей деятельности животных на превращение и перемещение минеральных и органических веществ в почвенном профиле устанавливается изучением разрезов, заложенных через исследуемые объекты, и химическими анализами взятых на них образцов (Франссон, Савинов, 1928; Формозов, Воронов, 1939; Андрушко, 1939; Абатуров, 1963; Зимина и др., 1970, и др.). При этом особое внимание следует обращать на нарушение животными почвенного профиля.

Расположение разрезов и мест отбора образцов для анализа должно быть таким же, как и при исследовании влияния роющей деятельности на влажность почвы. При взятии образцов следует строго соблюдать приемы, предотвращающие их загрязнение.

Результаты химических анализов выражаются в грамм-эквивалентах на 100 *г* сухой почвы и в весовых процентах. Это позволяет оценивать роющую деятельность животных в весовых количествах перемещенных ими химических элементов и соединений.

Влияние роющей деятельности позвоночных животных на направление и интенсивность процессов гумусообразования совершенно не изу-

чено. Разработку методики исследования этого очень интересного вопроса нужно считать одной из первостепенных задач. В настоящее время рассматриваемую сторону деятельности животных мы можем оценить лишь некоторыми косвенными показателями их участия в микробиологических и биохимических процессах минерализации и синтеза органического вещества почвы. В перерытых животными почвах изменяется состав гумуса и возрастает интенсивность выделения углекислоты. Последнее, видимо, связано не только с биологическими процессами, но и с превращениями карбонатов (Злотин, Ходашова, 1972б).

Состав гумуса и обилие микроорганизмов изучается общепринятыми методами. Измерение интенсивности выделения углекислоты проводится в лаборатории модифицированным методом Штатнова (Злотин и др., 1970). Образцы почвы весом около 100 *г*, очищенные от корней и почвенных беспозвоночных, помещаются в стеклянные банки объемом 0,5 *л* с притертыми крышками. На почву на подставке (треножнике высотой 3—5 *см*) ставится бюкс со щелочью. Через 2 часа количество CO_2, выделенное почвой и поглощенное щелочью, определяют титрованием. Опыт ведется в четырехкратной повторности, контролем служит поглощение углекислоты в банках без почвы.

Трупы, экскременты и остатки корма животных представляют собой источник поступления в почву органических и минеральных веществ. Несмотря на то, что эта форма опада используется различными организмами, опад нередко сохраняется длительное время. Особенно медленно разлагаются экскременты. Поэтому количественная оценка животного опада недостаточна для характеристики его роли в почвообразовании. Для этого необходимо еще знать судьбу трупов и экскрементов и вызванные ими изменения почвы. Последнее устанавливается химическими анализами унавоженных животными участков и отчасти наблюдениями за разложением помета в естественных условиях. Для проведения таких наблюдений К. С. Ходашова и В. И. Елисеева помещали навески помета на поверхность песка, полностью заполняющего стеклянную воронку, вкопанную до краев в землю. Сверху воронка прикрывалась ветошью. Растворы, просачивающиеся через песок, собирались в бутылку и анализировались. После окончания опыта химическому анализу подвергались и остатки помета, и песок из воронки. Скорость разложения и выщелачивания экскрементов можно проследить, помещая их в деревянные или проволочные рамки, затянутые с одной стороны мельничным газом (Злотин, Ходашова, 1972а). Размер рамок при опытах с пометом мелких зверьков —10×10 *см*, крупных —25×25 *см*. В рамку насыпается почва и выкладывается 25—50 *г* (сухой вес) помета. Предварительно в сите делаются отверстия, через которые могут проникнуть почвенные беспозвоночные — капрофаги и сапрофаги. Рамка слегка углубляется в почву с таким расчетом, чтобы гидротермические условия и доступность помета почвенным беспозвоночным максимально приближались к естественным. Взвешивание помета проводится осенью и весной до полного его разложения. В условиях лесостепи оно наступает через 3—4 года. Опыт ведется в трех-, четырехкратной повторности. Одновременно для выяснения химических изменений разлагающегося помета на рамку такой же конструкции размером 50×50 *см* выкладывается 100—500 *г* помета (сухой вес). Перед началом опыта и ежегодно весной и осенью в нем определяется содержание азота, углерода, зольных элементов, а также клетчатки, жиров, протеинов и прочих органических соединений.

Для выяснения динамики количества помета на поверхности почвы закладываются две серии площадок, с которых удаляются все находящиеся там экскременты. Затем на одной серии площадок помет собирается каждые 5 дней, на другой — в конце периода наблюдений. Общий вес сборов с первой серии площадок дает общее количество поме-

та, поступившего на единицу площади; разница между этой величиной и весом помета со второй серии площадок — массу разложившегося помета (Ходашова, 1970б).

Наконец, поступление помета на поверхность почвы и его разрушение можно проследить, помечая экскременты эмалевыми красками (Kufeld, 1968).

Для выяснения влияния помета позвоночных на скорость разложения растительного опада применима методика, предложенная Р. И. Злотиным (1969) для изучения роли в этом процессе сапрофагов. Определенные навески опада и экскрементов помещают в деревянные рамки 25×25 *см*, затянутые снизу мельничным газом, а сверху рыбачьей сетью. Последняя предохраняет от случайных потерь и заноса свежего опада. Рамки ставятся на поверхность почвы, освобожденную от подстилки. Весной и осенью экскременты и опад взвешиваются и вновь помещаются в рамки. Контролем служат рамки с опадом без экскрементов.

Методика изучения судьбы трупов разработана гораздо слабее. Хорошие результаты дало их выкладывание на взрыхленные или пылевые площадки, на которых сохраняются следы подходивших к ним животных (Акопян, 1958; Пенько, 1968).

Изменение почв под влиянием роющей деятельности животных представляет собой длительный процесс, нередко заканчивающийся лишь много лет спустя после нарушения почвенного покрова животными. Для выяснения роли этого процесса в превращении вещества и энергии необходимо изучать все стадии его развития. Проще всего это сделать, изучая изменения участков, на которых время возникновения нор, ходов, выбросов и прикопок точно фиксировано. Последнее, однако, не всегда возможно, что заставляет прибегать к относительным датировкам различных следов роющей деятельности животных по их внешним признакам. В некоторых случаях особенности растительного покрова нор и выбросов позволяют перейти от такой относительной датировки к абсолютной (Формозов, Ходашова, Голов, 1954; Ротшильд, 1957, 1962; Абатуров, Карпачевский, 1965; Ходашова, 1967).

Влияние позвоночных животных на формирование первичной продукции биогеоценоза. Влияние позвоночных животных на формирование первичной продукции еще находится в начальной стадии изучения, однако уже найдены некоторые методические приемы исследования этого процесса.

Для выяснения влияния позвоночных на продукцию растительного покрова А. Н. Формозов и А. Г. Воронов (1939), К. С. Ходашова (1960), Б. Д. Абатуров (1964) подсчитывали на больших маршрутах площадь участков с измененной животными растительностью. Затем на пробных площадях они определяли среднюю для таких участков величину биомассы растительного покрова. Полученные цифры позволяют оценить влияние позвоночных животных на биомассу первичной продукции.

Влияние позвоночных животных на видовой состав, структуру, рост, развитие и сукцессии растительного покрова часто можно установить, сравнивая по этим показателям нетронутые и потравленные участки одной ассоциации (Формозов, Воронов, 1939). Для древесно-кустарниковой растительности хорошие результаты дает таксация, выполненная с учетом характера повреждений (Niels, Adams, Blair, 1956; Динесман, 1961). В тех случаях, когда границы потравленных животными площадей выражены плохо, достаточно четкие результаты можно получить изоляцией от потравленных площадей на длительный срок отдельных участков (Врублевский, 1912; Switzenberq, Nelson, Jenkin, 1955, и др.). Этот же метод применим и для выяснения влияния, которое оказывает

на состояние растительности истребление фитофагов насекомоядными позвоночными (Королькова, 1963).

Параллельные наблюдения на сериях изолированных и контрольных площадок пригодны и для комплексного изучения участия животных в автотрофном цикле биогеоценозов. Изоляция площадок может быть полной или избирательной. В первом случае они защищаются от воздействия всех позвоночных, во втором—от представителей одной или нескольких трофических групп, значение которых предполагается выяснить. Наиболее подходящим материалом для изолирования является металлическая сетка с ячеей соответствующего размера и проволока. Размеры изолируемых площадок должны обеспечивать возможность статистической обработки материала и зависят от характера растительного покрова и экологических особенностей животных. В степях их оптимальная величина —100 *м*², в лесу —1000 *м*² для травяного яруса и 0,25 *га* для древесного.

На контрольных площадках изучается трансформация позвоночными продукции растительного покрова — количество съеденной животными пищи, их зоомасса и ее прирост, накопление и минерализация помета и пр.

На изолированных и контрольных площадках одновременно проводятся следующие исследования.

1. Выясняется распределение растений по высоте и дифференциация растительного покрова на ярусы. Определяется фитомасса каждого яруса и составляющих его видов. Для травяно-кустарничковой растительности это делается ежемесячно, для чего на площадках 25×25 *см*, заложенных в 16-кратной повторности, срезаются все растения. Структура и биомасса древесных растений определяется раз в год после окончания вегетации таксационными методами с полным анализом хода роста модельных растений.

2. В конце периода вегетации определяется вертикальное распределение биомассы корней в верхних 40—50 *см* почвы. Это делается при помощи послойной отмывки почвенных монолитов.

3. Ежемесячно при помощи металлических шаблонов площадью в 50 *см*² (в 50-кратной повторности) и опадоуловителей определяется масса растительного опада и подстилки.

Полученные материалы позволяют установить общие зоогенные потери растительной продукции ($Ф_{зп}$) и связать их с определенными ярусами и видами фитоценоза. Они определяются как разность фитомассы контрольных ($Ф_к$) и огороженных ($Ф_о$) площадок ($Ф_{зп}=Ф_о-Ф_к$).

В свою очередь, разница между общими зоогенными потерями растительной продукции и количеством съеденного животными и трансформированного корма (С) позволяет оценить потери фитомассы ($Ф_{пк}$), связанные с влиянием позвоночных на автотрофный цикл, ($Ф_{пк}=Ф_{зп}-С$).

Наконец, сопоставление сезонной динамики количества опада и подстилки и отношение этих величин на контрольных и изолированных площадках позволяет вскрыть участие животных в накоплении и минерализации мертвых растительных остатков.

Для выяснения механизма участия животных в автотрофном цикле биогеоценотического процесса на контрольных и изолированных площадках проводятся определения листового индекса для каждого яруса одновременно с определением фитомассы, суточного хода освещенности на верхней границе растительного покрова, его отдельных ярусов и на поверхности почвы, суточного хода температуры и влажности приземного слоя воздуха, подстилки и верхних горизонтов почвы, запаса влаги в почве, содержания углекислоты в приземном слое воздуха. Методы определения перечисленных параметров изложены в соответствующих разделах книги.

Как нетрудно заметить, подавляющее большинство характеристик роли позвоночных животных в превращении вещества и энергии представляет собой величины, получаемые при помощи более или менее сложных вычислений. При этих вычислениях вступает в силу закон накопления ошибок, что заставляет обращать особое внимание на статистическую достоверность исходных данных. Степень участия позвоночных животных в обменных процессах биогеоценоза определяется их численностью и условиями существования. Последние тесно связаны с сезонными и многолетними изменениями погоды и климата и с хозяйственной деятельностью человека. Антропогенные влияния не только усиливают или ослабляют биогеоценотические связи, выработавшиеся в процессе эволюции, но и приводят к возникновению новых взаимоотношений животных с почвой и растительностью.

Роль позвоночных животных в превращении вещества и энергии должна изучаться с учетом этих явлений. Такой подход к решению поставленной задачи не только вскроет природные закономерности жизни зооценоза, но и позволит накопить материалы, необходимые для регулирования пока еще стихийного образования ноосферы и управления биологической продуктивностью природных сообществ.

ГЛАВА IX

ИЗУЧЕНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Беспозвоночные — наиболее многочисленный по числу видов и по числу особей компонент всякого биогеоценоза. Основная биомасса животных в биогеоценозе представлена беспозвоночными, и поэтому их необходимо учитывать при оценке вторичной продуктивности биогеоценозов. Не менее важно изучить влияние беспозвоночных на растительный покров и первичную продукцию биогеоценоза. Оно чрезвычайно многогранно и осуществляется как непосредственным воздействием на фитоценоз, так и косвенно, через воздействие на физические и химические свойства почвы, а также через взаимодействие с позвоночными животными и микроорганизмами.

При этом следует учесть, что эффект от производимой беспозвоночными работы далеко не всегда пропорционален расходуемой ими энергии. Так, семенное размножение многих растений лимитируется недостатком насекомых-опылителей. Известна зависимость урожая семян клевера от шмелей, люцерны — от диких пчел-галиктов, абсолютная зависимость завязывания семян инжира от определенного вида перепончатокрылых — фигового опылителя-бластофаги и т. д.

Многие насекомые переносят возбудителей болезней тех или иных растений: вирусы (цикадки рода Macrosteles — столбур пасленовых, рода Deltocephalus — мозаику свеклы и т. д.), грибные заболевания (Rhynchites bacchus — плодовую гниль яблок), фитопатогенные бактерии (блошки рода Phylloperta — возбудителя бактериоза кукурузы и других растений). В результате насекомые могут быть косвенной причиной гибели растений определенных видов от эпифитотий, что приводит к изменению состава растительности.

Деятельность растительноядных насекомых также может привести к гибели отдельных растений и нередко вызывает изменение структуры фитоценоза. В орехово-плодовых лесах Южной Киргизии наблюдается вытеснение яблони кленом, так как яблоня из года в год в большинстве урочищ объедается гусеницами яблоневой моли, развивающимися только на этой породе. В годы массового размножения на юго-востоке Европейской части СССР луговой мотылек объедает листья всех двудольных травянистых растений, не трогая листья злаков, что ведет к заметному выравниванию покрова типчаковых степей (Штейнберг, 1935). Июльский, или мраморный хрущ (Polyphylla fullo) делает невозможным естественное произрастание древесной растительности на нижнеднепровских песках и лимитирует виноградарство в этих условиях (Головянко, 1927). На суходольном лугу в Смоленской обл. личинки садового хрущика (Phylloperta horticola) уничтожили мягкие злаки, что дало первый толчок развитию мохового покрова и заболачиванию участка (Якушев, 1941). Объедание листьев крон доминирующих пород в лесонасаждениях изменяет освещенность нижних ярусов и поверхности почвы.

В спелых дубравах при сильном объедании листвы дуба весенним комплексом листогрызущих насекомых (Notodonta anceps Goeze, Lymantria dispar L. и др.), по измерениям Е. Н. Иерусалимова, проникает вдвое большее количество световой энергии, чем в неповрежденных насаждениях. При этом породы нижних ярусов получают добавочное ос-

вещение, способствующее их более интенсивному развитию, что бывает причиной сукцессии пород в насаждении. Под пологом объеденных вредителями насаждений увеличивается прогревание поверхности почвы и приземного слоя воздуха и амплитуда суточных колебаний температуры, повышается дефицит влажности, что приближает микроклиматические условия в поврежденных вредителями лесах к условиям открытых пространств. В таких местах дефицит влажности и повышенное прогревание (на 6—12° выше, чем в неповрежденных насаждениях) приводит к усыханию части деревьев.

При избирательном объедании основной породы в смешанном насаждении потеря ее прироста иногда полностью компенсируется приростом сопутствующих пород. Таким образом, общая первичная продукция не меняется, но изменяется ее качественный состав. В одноярусном насаждении объедание крон приводит к сильному развитию травяного покрова, бурно развивающегося за счет удобрения почвы экскрементами вредителей; при этом усиливается и подрост древесных пород.

Не менее велико косвенное влияние беспозвоночных животных на растительный покров, в основном через изменение свойств почвы. Есть все основания считать, что роль насекомых и других беспозвоночных в ускорении процесса гумификации отмирающих растений настолько велика, что полное устранение их деятельности во многих случаях привело бы к накоплению огромного количества отмерших частей растений, препятствующего существованию живых растений.

Влияние беспозвоночных животных на почвообразовательные процессы не ограничивается их участием в разложении растительных остатков. Их деятельность способствует созданию гумусового горизонта почвы, улучшению ее структуры, увеличению скважности почвы и т. д.

Таким образом, важно не только учесть беспозвоночных животных и оценить их значение с точки зрения распределения энергии в биогеоценозе, но также изучить направление и степень воздействия этих животных на другие компоненты биогеоценоза и в конечном счете на первичную продуктивность биогеоценоза.

КОЛИЧЕСТВЕННЫЙ УЧЕТ

Первым этапом изучения беспозвоночных при биогеоценотических исследованиях является количественный учет. Он необходим для установления степени заселенности биотопа и определения биомассы и выявления наиболее значимых видов. Для определения вторичной продуктивности биогеоценоза необходимо иметь представление о динамике численности и структуры популяций основных видов, что также осуществляется методами количественного учета.

Учет и изучение почвенных беспозвоночных. Почвенные беспозвоночные наиболее четко приурочены к данному биотопу; слабая миграционная способность почвенных обитателей делает их такими же важными индикаторами биотических условий обследуемого участка, как и растительный покров. Кроме того, для многих групп показательных (индикаторных) почвенных животных характерно почти полное постоянство аспектов в течение сезона, тогда как аспекты обитателей надземных частей растений меняются в зависимости от сезона, погоды и времени суток. Наконец, почвенные животные в силу своих физиологических особенностей очень чутко реагируют на особенности гидротермического режима почвы, ее химизма и т. д.

Почвенные беспозвоночные могут быть показателями почвенных условий в тех случаях, когда растительный покров нарушается деятельностью человека. Важно изучение почвенной фауны и для представлений об истории участков. Так, на очищенном от леса и освоенном участке в почве еще долго сохраняются компоненты лесной фауны, а под

пологом искусственных лесопосадок в степи в почве лесонасаждений сохраняются элементы степной фауны. В то же время по общему изменению почвенной фауны на участке, подвергшемся переделке человеком, по сравнению с почвенной фауной на участке, не тронутом человеком, удается выявить направление изменения почвенного режима. Иногда изучение почвенной фауны позволяет решать и вопросы исторической географии растений. Единого метода учета численности всех групп почвенных животных нет и быть не может, так как методы учета определяются размерами объектов, их характером, численностью, почвенными условиями и самими задачами учета. Численность объектов учета определяет размеры и число проб, а размеры и характер объектов — способ взятия проб и метод их анализа.

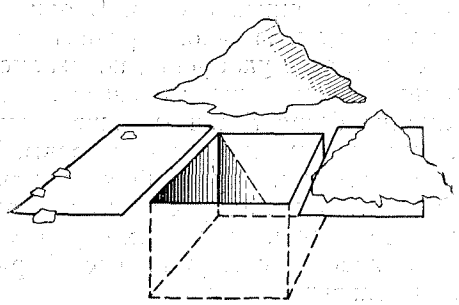


Рис. 14. Взятие почвенной пробы

Благодаря общей закономерности, состоящей в том, что чем мельче животные, тем больше их общая численность, для учета мелких объектов, требующих более тщательных методов их извлечения из проб, можно ограничиваться меньшим количеством проб и меньшим их объемом. Более же крупные объекты учитываются менее сложными и трудоемкими методами, и пробы для их учета должны быть крупнее, и количество их больше.

Учет крупных почвенных беспозвоночных. При учете более крупных объектов, легко обнаруживаемых невооруженным глазом, таких, как дождевые черви, многоножки, личинки хрущей, щелкунов, жужелиц и т. д., наиболее универсальным и доступным способом учета является выкопка почвенных проб с ручной разборкой выбранной земли (рис. 14).

При раскопках во влажный период года и в более влажных районах оптимальная площадь пробы 0,25 *м*² (50×50 *см*), а в сухие периоды года, особенно в аридных местностях, где почвенные беспозвоночные могут мигрировать на значительную глубину, приходится увеличивать площадь пробы до 1 или даже до 2 *м*² (1×1 или 1×2 *м*), так как вырыть пробу с отвесными стенками на большую глубину при малой площади пробы невозможно.

Численность почвенных беспозвоночных определяется в пересчете на 1 *м*² количеством животных в столбе почвы площадью 1 *м*² на всю глубину их встречаемости. Определять число обитающих в почве беспозвоночных на единицу объема или веса, как это делают в отношении бактерий микробиологи, нецелесообразно, так как в зависимости от степени увлажнения и температуры почвы почвенные животные либо концентрируются в поверхностных горизонтах (в теплые сезоны при влажной почве), либо частично уходят вглубь (в сухое время года и на зимовку). При достаточной влажности почвы глубина пробы может не превышать 30—50 *см*, а в сухих местностях в летнее время пробы приходится брать на глубину 1 *м* или более, особенно на песчаных почвах. Самым простым и доступным способом извлечения беспозвоночных из проб почвы является ручная разборка. Сперва намечается площадь пробы, затем собирают всех беспозвоночных с поверхности почвы и тщательно перебирают

войлок и подстилку, учитывая всех встреченных животных. Найденных в подстилке беспозвоночных собирают, подсчитывают, фиксируют и записывают отдельно от собранных в собственной почве. После удаления подстилки приступают к выкапыванию почвы с площади пробы лопатой, лучше с незакругленными краями. Выбрасываемые на мешковину, клеенку или лист фанеры, разложенные рядом с пробой, небольшие порции земли тщательно перебирают руками, причем более крупные комья приходится разбивать, а дерновину и корешки — разрывать. Всю землю из пробы, порцию за порцией, перетирают на весу между ладонями, внимательно просматривая всю сыпящуюся на подстилку землю и собирая падающих при этом и легко обнаруживаемых животных. Их собирают (отдельно из каждой пробы) в пробирки или баночки с небольшим количеством земли. Дождевых червей берут отдельно в матерчатые мешочки с землей (удобны мешочки, применяемые для сбора образцов почвы). Хищных жуков и их личинок лучше помещать в отдельные пробирки, изолировав друг от друга и от других собранных объектов. Мелких и нежных насекомых, многоножек и других лучше на месте помещать в пробирки со спиртом с добавлением формалина или в 4-процентный раствор формалина. Всех найденных в пробе животных в полевых условиях записывают в дневник с точностью определения, доступной руководителю учета, или под условными названиями. В дневнике дается и возможно более полная характеристика обследуемого места взятия данной пробы. В пробирки, в мешочек с червями и т. д. вкладывают этикетку, в которой отмечают номер пробы.

Если раскопки проводятся послойно, на этикетке в числителе отмечается номер пробы, в знаменателе — номер слоя; при этом материал собирают отдельно из каждого слоя. Более крупных собранных беспозвоночных фиксируют в конце работы в камеральных условиях, о чем будет сказано далее.

Наиболее благоприятная влажность почвы для учета почвенной фауны, обеспечивающая наиболее полную выборку почвенных животных и наибольшую производительность работы, такая, при которой горсть почвы, зажатой в кулак, образует ком, сохраняющий свою форму, но рассыпающийся от легкого удара. При таком состоянии поверхностного слоя почвы почвенные беспозвоночные держатся неглубоко, а почва легко перетирается и просеивается.

Для изучения корреляций с распределением корневых систем целесообразно проводить послойные раскопки, позволяющие выявить глубину нахождения основных представителей почвенной фауны. При этом образцы почвы (после разборки и удаления подстилки) следует брать слоями мощностью в 10 *см*, отдельно собирая и записывая животных из каждого слоя.

После взятия пробы следует провести измерение и записать мощность отдельных генетических горизонтов почвы и степень влажности (глазомерно) каждого из них в тех случаях, когда попутно не определяется влажность почвы.

Для установления глубины, на которую следует брать пробу (особенно в летнее время), и при изучении вертикальных миграций почвенных животных первый образец необходимо взять на глубину 20—30 *см*, превышающую глубину встречаемости дождевых червей и многоножек-геофилид. Остальные пробы можно брать до глубины на 10 *см* больше максимальной глубины встречаемости дождевых червей и многоножек, выявленной при взятии первой пробы.

Во многих случаях очень полезно параллельно с определением глубины взятия пробы устанавливать связь распределения почвенной фауны с почвенно-генетическими горизонтами. При дальнейшей работе на данном участке, если связь установлена, послойный учет целесообразно и удобно вести по этим горизонтам.

При маршрутных обследованиях пробы следует брать в типичной части территории, описываемой в дневнике. В горных местностях маршрут проводится перпендикулярно имеющейся в данном районе поясности растительности. В каждом подлежащем обследованию однородном сообществе рекомендуется взять не менее четырех проб по 0,25 $м^2$.

На площадках, выделенных для стационарных исследований, рекомендуется брать не менее 12 таких проб для каждого варианта, располагая пробы по сетке.

При сравнении заселенности граничащих территорий с растительностью разного типа пробы следует располагать параллельно границам участков. Если на участке ясно выражена микрокомплексность растительного покрова, то одну часть проб необходимо брать в одних условиях, а другую — в других. Так, в типчаково-ковыльной степи часть проб следует взять на участках с преобладанием ковыля, часть — на участках с преобладанием типчака; в лесу часть проб берется под кронами, часть — в просветах и т. д.

Учет мелких почвенных членистоногих («Microarthropoda»). Поскольку в последние годы как в нашей (Башкирова, 1953), так и в зарубежной литературе (Schaller, 1951; Gisin, 1955) все чаще привлекаются материалы по мелким членистоногим для характеристики почвы, остановимся кратко на методах их учета.

Так как численность особей мелких членистоногих в почве нередко достигает нескольких или десятков тысяч на 1 $м^2$, вероятность их встречи в пробах сравнительно небольшого объема достаточно велика. Поэтому взятие даже немногих проб небольшой площади (и объема) дает результаты удовлетворительной достоверности в отношении доминирующих на обследуемом участке групп мелких беспозвоночных. Обычно исследуются пробы, вырезаемые специальной стальной (обычно кубической) формой со сторонами $10 \times 10 \times 10$ *см*, вдавливаемой или вбиваемой заостренными нижними краями в почву. Можно также вырезать соответствующий монолит ножом, что обеспечивает несколько меньшую точность. Можно брать пробы меньшей площади, вырезаемые бурами. На почвах с обильным включением щебенки можно осторожно наполнять почвой сосуд определенной емкости, объем которого соответствует данному объему пробы.

Вырезанный монолит рекомендуется брать 5 *см* толщиной; при послойном взятии проб сначала вырезается монолит поверхностного слоя почвы, затем лопатой зачищается поверхность следующего слоя и из него вырезается следующий монолит и т. д.

Извлечение мелких членистоногих на пробы осуществляется при помощи эклекторов. Принцип действия эклектора заключается в использовании таксисов, заставляющих почвенных животных выходить из анализируемого образца почвы. Поэтому метод «автоматической выборки» в эклекторах применим только в отношении более подвижных объектов; численность неподвижных стадий (яиц, куколок) методами автоматического сбора учесть нельзя. Плохо извлекаются из проб этим методом различные мелкие черви, методы учета которых описаны ниже.

При извлечении из проб почвы мелких членистоногих используют их чувствительность к высыханию. Мелкие почвенные беспозвоночные не выносят снижения влажности воздуха в почве ниже 100% и при одностороннем подсушивании (сверху) пробы почвы мигрируют в более влажные слои (вниз). В естественных условиях подсыханию подвергается верхний горизонт почвы, и избегающие высыхания почвенные беспозвоночные мигрируют в более глубокие слои почвы. Поэтому при подсушивании почвенной пробы ее обитатели проявляют ясно выраженный положительный геотаксис. Так как в современных аппаратах для автоматической выборки беспозвоночных (эклекторах) пробы подсушивают нагреванием пробы почвы сверху, чаще всего при помощи электриче-

ской лампы, выход беспозвоночных из проб определяется не только положительными гео- и гидротаксисом, но и отрицательными термо- и фототаксисом. Возможно также использование и солнечной сушки, легко осуществляемой в условиях экспедиционной работы, особенно в более сухих местностях. Эклектор состоит из проволочного сита диаметром 20—30 *см* с ячейками 2×2 *мм*, на которое помещается взятая проба почвы. Проба доставляется к эклектору возможно скорее, желательно с сохранением естественной влажности (завернутая в клеенку или пергаментную бумагу, в ненарушенном состоянии). Монолит помещается осторожно на сито, вставленное в конусовидную воронку (жестяную, из гладкого картона или чертежной бумаги). Под нижнее отверстие воронки подставляется банка с 2—3-процентным формалином или 70-процентным спиртом.

При подсушивании пробы (которую желательно помещать на сито по возможности в ненарушенном состоянии с сохранением естественного направления в ней слоев) помещаемой над ней электрической лампочкой или на солнце находящиеся в пробе животные передвигаются вниз. Мелкие беспозвоночные проваливаются сквозь сито, попадают в воронку и по гладким крутым стенкам воронки скатываются в склянку, подставленную под воронку. Необходимо следить, чтобы температура поверхности пробы не поднималась выше 35—40°.

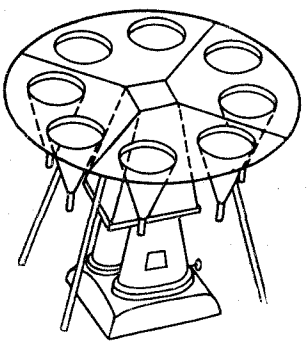


Рис. 15. Эклектор (походная установка)

Имеются и другие типы эклекторов, например походная установка, изображенная на рис. 15. После окончания просушки пробы фиксирующая жидкость с находящимися в ней беспозвоночными процеживается через складчатый фильтр, разграфленный графитным карандашом на квадратики (для удобства подсчета). После процеживания фильтр расправляется на чашке Петри и под бинокулярной лупой подсчитываются все мелкие членистоногие по видам. С фильтра мелких насекомых переносят в спирт при помощи препаровальной иглы, заостренной деревянной палочки или мягкой кисточки.

В более влажную погоду для общего учета численности мелких членистоногих можно ограничиться анализом слоя толщиной 10 *см* и удвоить полученные цифры. При учете в сухой период года или в целях точного выяснения послойного распределения их в почве необходимо выкопать яму, а затем из свежезачищенной стенки ее на разных исследуемых глубинах вырезаются монолиты почвы определенного объема.

Мелких членистоногих (клещей, ногохвосток и др.) лучше всего хранить в пробирках с 70-процентным спиртом, затыкаемых ватными пробками и помещенных в общую банку со спиртом данной концентрации.

Учет энхитреид и нематод. Для извлечения мелких почвенных червей энхитреид пользуются термогидроэклектором. Установка представляет собой набор воронок диаметром около 10 *см* с углом наклона 45°, носики которых отрезками резиновой трубки соединены с небольшими плоскодонными пробирками. Воронки монтируют на прочно закрепленной, покрытой асбестом доске, вставляя их в отверстия диаметром 8 *см*. Над ними на подвижной панели укрепляют 60-ваттные электрические лампы (по числу воронок). Воронки наполняют водой. Пробу почвы размещают в воронке на металлическом сите (с ячейками в 1 *мм*) диаметром 8 *см*, которое соприкасается с поверхностью воды. Сверху на воронку устанавливают светлый металлический цилиндр такого же диаметра (10 *см*) высотой 18 *см*, внутрь которого вводят электрическую лампу (рис. 16). Выгонку энхитреид продолжают в течение 2—3 часов.

Пробу почвы при учете энхитреид берут буром (с диаметром 6,3 *см*), раздвигающимся на продольные створки, что позволяет вынуть пробу и разрезать почвенный монолит по естественным горизонтам.

Подобным описанному методом пользуются при извлечении нематод. Воронки монтируют на панели в фанерном ящике с откидной крышкой, в которую изнутри вставлен патрон с 16-ваттной электрической лампочкой (рис. 17). Стеклянные воронки с верхним диаметром 7 *см* вставлены в вырезы в горизонтальной панели диаметром 6 *см*, так что верхний край воронок возвышается на 1 *см* над панелью. На носик каждой

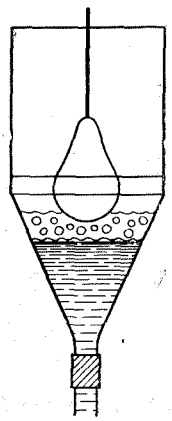


Рис. 16. Термогидроэклектор

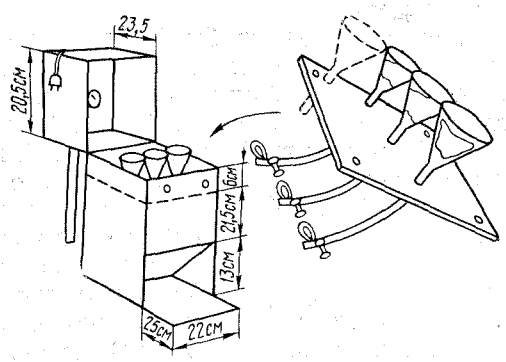


Рис. 17. Воронки для выгонки нематод

воронки надевается отрезок резиновой трубки длиной около 15 *см*, снабженный внизу зажимом Мора. Пробы почвы (1—4 *см*^{3}) распределяют тонким слоем на куске проволочной сетки (с ячейками 0,5—1 *мм*), погруженном в заполненную водой воронку (ниже поверхности воды). Пробу почвы перед этим нужно размельчить, чтобы в ней не было комков более 2 *мм* в диаметре. Вода в начале выгонки должна иметь температуру около 13°. Включив лампочку, доводят температуру воды в верхней части воронки до 26—30°. Нужно следить, чтобы она не поднималась выше, так как уже при 32° у нематод наступает тепловое оцепенение. Срок выгонки, в зависимости от механического состава почвы, варьирует от 12 часов до трех суток. Вышедшие из почвы в воду нематоды постепенно теряют способность двигаться и оседают на дно резиновых трубок, одетых на носики воронок. Зажим открывают и часть воды из трубки с попавшими в нее нематодами выливают в подставленную плоскую чашку, в которой, пользуясь бинокуляром, проводят подсчет улова. Пробы рекомендуется брать цилиндрическим буром с внутренним сечением 1 *см*^{2} и прорезями в стенке через каждый сантиметр. Образец берут на глубину 5 *см*, затем поршнем выдавливают послойно, контролируя движение поршня через прорези в стенках бура. Каждый слой в 1 *см* имеет объем, равный 1 *см*^{3}. Пользуясь буром, можно пересчитать численность нематод на объем или отнести ее к единице поверхности почвы.

Несколько иначе извлекают нематод из лесной подстилки. Листья из пробы весом около 10 *г* измельчают на отдельные куски примерно по 1 *см*^{2} каждый. После этого, тщательно перемешав пробу, берут из нее около 300 *мг* и помещают на кусочек сетки, утопленной в наполовину заполненной водой мензурке объемом 100 *см*^{3} так, чтобы расстояние до дна составляло около 2 *см*. Мензурки периодически встряхивают. Если

вместе с нематодами на дно мензурки попадает слишком много мелких остатков подстилки, их нужно перенести на мелкое сито, помещенное на чашку Петри так, чтобы оно соприкасалось с поверхностью налитой в чашку воды. Через час все нематоды окажутся в чистой воде в чашке Петри.

УЧЕТ И НАБЛЮДЕНИЯ НАД НАСЕКОМЫМИ И ДРУГИМИ ЧЛЕНИСТОНОГИМИ — ОБИТАТЕЛЯМИ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

При биогеоценологических исследованиях кроме учета почвенной фауны необходим учет населения надземной части растительного покрова. Первым этапом этих работ является общее изучение комплексов насекомых, связанных с основными типами растительного покрова и с главнейшими растениями, в первую очередь эдификаторами, например в лесу — с древесными породами в целях выявления вредителей главнейших образователей растительного покрова, их хищников и паразитов, насекомых, разрушающих мертвую древесину, и т. д. Только на основе такого исследования можно переходить к решению таких важнейших для понимания лесных сообществ вопросов, как изучение массового размножения насекомых, вредящих основным древесным породам, влияния насекомых на смену типов леса и т. д.

В начале исследования в центре внимания должны быть фитофаги (вредители), связанные с растениями-эдификаторами, деятельность которых непосредственно отражается на состоянии и приросте растительной массы, снижает первичную продуктивность и ускоряет круговорот веществ в биогеоценозе. Наиболее сложны и многообразны наблюдения над насекомыми в лесах, в травянистых сообществах они проще и однороднее.

Учет насекомых в лесах. При изучении лесной энтомофауны проводятся следующие полевые работы.

1. Сбор насекомых в различных стадиях с основных древесных пород и растений кустарникового, травяного и мохового ярусов, из подстилки и т. д. Такие сборы проводятся как при маршрутных исследованиях леса, так и при работах на стационарных участках.

2. Сбор образцов с повреждениями и другими следами деятельности насекомых (ходы в гнилой древесине, куколочные колыбельки, измельчение старых пней, экскременты).

3. Количественный учет насекомых и повреждений ими растений.

4. Запись наблюдений по фенологии и состоянию насекомых.

Сбор насекомых в целях изучения видового состава. Для выделения видового состава насекомых, связанных с данной древесной или кустарниковой породой, проводят: 1) тщательный осмотр поверхности стволов, трещин коры, дупел и т. д. (выявление яйцекладок многих насекомых, куколок ряда бабочек, прячущихся днем ночных насекомых и т. д.); 2) осмотр ветвей и листьев и их обкашивание сачком; 3) полный качественный энтомологический анализ модельных деревьев с осмотром стволов, ветвей, листвы, цветов, плодов и корней; 4) осмотр сеянцев с выкопкой подсыхающих экземпляров, просмотр их корней и в случае повреждения — обследование почвы около них; 5) просмотр поваленных деревьев (отмирающих и мертвых) и пней; 6) сбор насекомых в подстилке и в верхнем слое почвы под кроной (выявление окукливающихся в земле и зимующих форм).

Поскольку достоверное определение видов часто возможно только по взрослой стадии или по крайней мере по нескольким стадиям, работы по изучению комплекса насекомых неизбежно должны сопровождаться работами по выведению насекомых из яиц, личинок, куколок и т. д.

Для изучения насекомых травяного яруса применяется как осмотр растений и сбор при подсчетах насекомых на учетных площадках,

так и энтомологическое кошение. Исследование населения подстилки проводится методами, используемыми при изучении почвенного населения.

Элементы количественного учета населения деревьев. В экологической литературе учет насекомых, живущих на деревьях, разработан еще недостаточно удовлетворительно, особенно по сравнению с учетом населения почвы или даже населения травяных растительных формаций. При учете населения коры ствола и старых ветвей более крупные и легко заметные насекомые и их кладки учитываются непосредственно в лесу. При малой численности определяется процент деревьев, заселенных данным насекомым, и среднее количество особей, встреченных на дереве в доступной для осмотра части.

При очень высокой численности насекомых или их кладок на учетных деревьях применяются проволочные рамки площадью 10×10 *см* с ручкой, прикладываемые без выбора к поверхности коры в различных местах ствола, на разной, но определенной высоте и различно ориентированные к странам света.

Определяется среднее количество особей на 1 *дм*^{2} поверхности. Для тонкого учета мелкого населения коры она срезается с площади 1 *дм*^{2} прямо в стеклянную банку с плотной пробкой и затем в лабораторных условиях исследуется при помощи эклекторов (как описано в разделе об учете фауны почвы) или тщательно разбирается на листе бумаги под лупой (по методу Устинова, 1928).

Учет населения кроны в безлистный период проводится следующим образом. Отдельно с трех разных уровней, которые выбираются в зависимости от высоты дерева, срезают ветки. Далее измеряют отдельно длину однолетней и двухлетней части каждой ветки так, чтобы общая сумма длины каждой такой части была равна 50—100 *м* в каждой пробе. Затем вычисляют средний годовой прирост (длина веток в метрах, деленная на число веток). Каждая ветка тщательно осматривается, и высчитывается заселенность, т. е. среднее количество особей насекомых на 10 *м* однолетних веток. Так учитываются кокциды, тли, многие чехлоноски, яблоневая моль и др. Сходным образом учитываются зимние гнезда боярышницы, златогузки, яйцекладки кольчатого шелкопряда.

Учет населения кроны в период вегетации. Учет населения кроны в период вегетации дерева затруднителен.

В отношении многих насекомых можно применять метод отряхивания. Под деревом расстилают большое полотнище, после чего дерево, если ствол его не очень толстый, ударяют молотком, обернутым тряпкой во избежание повреждений коры, а у деревьев с толстыми стволами отряхивают только нижние ветви. Отряхивание проводится в утренние часы. Этим путем можно легко учитывать многих долгоносиков.

Другие, особенно более прочно держащиеся насекомые, могут быть учтены следующим образом. На полотнище сбрасывают с дерева ветви, срезанные поочередно с разных высот и разных экспозиций. Тщательным просмотром подсчитывают насекомых на ветках и на мешковине. Так могут быть учтены или неподвижные объекты (щитовки), или более крупные (гусеницы, жуки).

Определение численности хвое- и листогрызущих вредителей по экскрементам. Этот метод дает возможность установить косвенным путем численность многих насекомых, питающихся листьями или хвоей, и прямым путем — их роль в уничтожении ассимиляционной поверхности деревьев и в переработке органического вещества.

Для учета служат натянутые на перекладины полотнища, обычно площадью 2 *м*^{2}, устанавливаемые под кронами на высоте около 0,5 *м*, или «столики» — дощечки площадью 0,25 *м*^{2}, горизонтально наби-

ваемые на вбитых под кронами кольях. На столики прикрепляют кнопками листы бумаги, смазанной гусеничным клеем. Можно также по методу А. И. Ильинского (1965) под учетными деревьями расчистить от поросли и подстилки площадку шириной 0,5 *м*, располагаемую вдоль радиуса наиболее развитой части кроны. Сбор экскрементов с таких площадок дает менее точные, чем при сборе со столиков или полотнищ, но все же удовлетворительные результаты. На учетных площадках можно собирать и огрызки листьев, сбрасываемые «неряшливо» питающимися насекомыми (гусеницы, майские жуки и др.) (рис. 18).

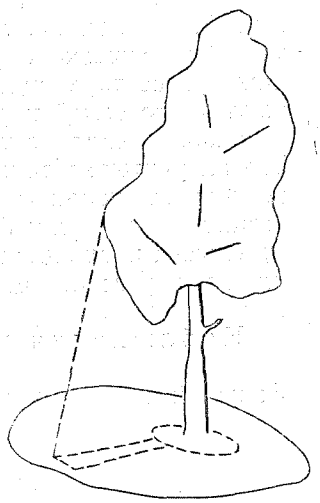


Рис. 18. Определение численности хвое- и листогрызущих вредителей по экскрементам

Экскременты рекомендуется собирать ежедневно. Собранные экскременты высушивают до воздушно-сухого веса и взвешивают или замеряют их объем; полученную величину умножают на устанавливаемый коэффициент, соответствующей объемному весу. Полученные цифры продуцируемых экскрементов, собранных на учетных площадках, перечисляют на величину сомкнутости крон тех пород, которые повреждаются учитываемыми насекомыми, и производят пересчет продукции экскрементов на единицу площади древостоя. Если в изучаемом древостое поместить проволочные садки с определенным количеством особей вредителя с тем же соотношением возрастов, какое наблюдается в кронах деревьев, по суточной продукции экскрементов в садках можно определить численность насекомых, продуцирующих ту массу экскрементов, которая учитывается на учетных площадках.

По экскрементам легко определяются и основные виды вредителей. Зная коэффициент усвоения пищи листогрызущими насекомыми различных видов, можно установить и массу съедаемой листвы или хвои. Для расчетов можно использовать следующее уравнение:

$$C = \frac{\sqrt[3]{g^2}KQ}{100},$$

где C — ежедневно продуцируемая масса экскрементов организмом, имеющим вес g; KQ — коэффициент усвоения — величина, постоянная для вида или более высокой систематической группы.

Для большинства растительноядных насекомых на долю экскрементов приходится около 90% массы съеденной пищи. Из усвоенной пищи около 10% идет на построение тела животного, а остальное используется как источник энергии, переходя в тепловую энергию.

Таким образом, учет экскрементов может быть надежной основой для оценки энергетической роли хвое- и листогрызущих насекомых в биогеоценозе.

Легко осуществляется учет галлообразующих и минирующих насекомых. На каждом исследуемом дереве, на нескольких его ветках, подсчитывается количество листьев и определяется процент листьев с галлами и минами. Так как в галлах бывает по нескольку насекомых, то их необходимо вскрывать.

В случае учета колоний тлей и щитовок пользуются оценкой размеров колоний в баллах, не подсчитывая всех особей.

Учет населения, живущего в коре. Учет короедов, являющихся главными «вторичными» вредителями древесных пород, часто приводящими дерево к окончательной гибели, лубоедов и других подкорников разработан русскими энтомологами очень детально.

Чаще всего учет короедов проводится по методу Головянко. На модельном дереве, прежде чем его свалить, намечают четыре направления стран света. После того, как дерево свалено и ветви обрублены, проводят вдоль ствола линии, делящие его на северный, южный, западный и восточный секторы. Если анализируют уже лежащее дерево, то выделяют верхний, нижний и боковые секторы. Затем ствол делят начиная от основания комля на метровые отрезки и отмечают, в состав какой части дерева входят намеченные метровые отрезки (участки ствола с грубой, переходной, тонкой корой, ствол в пределах кроны). В каждом метровом отрезке определяется средний диаметр ствола. В пределах каждого сектора отдельно, метр за метром, срезают кору и подсчитывают число семей короедов (по числу брачных камер), число личиночных ходов, число встреченных насекомых — короедов, хищников и др. Так же учитывается и количество усачей. Для ускорения анализа можно исследовать только северный и южный секторы, а число семей короедов вычислять по числу брачных ходов или маточных камер на нескольких отдельных площадках размером 5 *дм*^{2} каждая. Описанный метод применяли и другие исследователи (Ильинский, 1948, и др.), сходен с ним и метод Старка.

Наблюдения над разрушением пней и учет роли насекомых в процессе разложения древесины в лесах. Большой интерес для понимания биогеоценоза в его единстве представляет изучение распада органических остатков, особенно древесных. Характерен для наших лесов процесс постепенного превращения пней в кочки, совершающийся при активном непосредственном участии различных насекомых, в частности муравьев.

Важно выяснение вопросов о том, на каких стадиях разрушения и в какие сроки происходит заселение пней различными насекомыми, какими морфологическими признаками разрушения сопровождается поселение тех или иных групп насекомых и с какой скоростью идет разрушение древесины.

Для этого исследуются ветровальные деревья и пни различных возрастов. В весенний период пни вскрывают (свежие пни раскалывают топором, старые весной легко поддаются лопате). Выявляется комплекс насекомых, характерный для данного этапа разложения древесины, определяется численное соотношение насекомых и распределение их в пределах пня. Определяется, какими беспозвоночными и какая часть пня (по объему и экспозиции) заселена; какая часть объема древесины превращена в труху, степень ее гумификации и степень замещения трухи, принесенной извне минеральной почвой.

Заселенную часть древесины распиливают на несколько отрезков, имеющих правильную геометрическую форму. Каждый из них разбирают вручную, учитывая встречающихся беспозвоночных. Затем, определив объем разобранного отрезка, пересчитывают количество беспозвоночных на 1 *дм*^{3} древесины или соответственно на 1 *дм*^{2} коры.

Учет населения травяного яруса в лесах, в степях, на лугах и в других ценозах. Количественный учет населения травяных сообществ и травяного яруса в лесах проводится подсчетом особей насекомых на определенном количестве растений определенного вида. Для установления связи группировок насекомых с отдельными видами растений рекомендуется быстрыми движениями отряхивать экземпляры исследуемого вида растений в подставленный сачок. Такой учет дает наилучшее представление о кормовых связях насекомых с определенными видами растений и количественные показатели для иллюстрации этой связи. Однако этот учет, при котором в зависимости от объектов, подробно обследуются или все, или только отдельные органы растений, не дает достаточного представления об общей численности насекомых, населяющих травостой. Такие данные можно получить при

подсчете населения на учетных площадях, размер которых, в зависимости от характера растительности, колеблется от 0,25 до 1 $м^2$.

Для определения численности пугливых, быстро двигающихся объектов подсчет населения травостоя на учетных площадках малопригоден. Подвижные объекты учитываются методами кошения и при помощи фотоэклекторов.

Кошение сачком. Один из наиболее доступных методов учета обитателей травостоя — кошение энтомологическим сачком. Для придания методу большей точности рекомендуют пользоваться сачком стандартного размера (длина ручки 1 *м*, диаметр обруча 30 *см*, глубина конически сужающегося мешка 60—70 *см*).

При сборе насекомых и других членистоногих в траве сборщик идет в избранном направлении, совершая перед собой косящие движения, по взмаху через каждый шаг. Принято вести подсчет в среднем на 50 или 100 взмахов сачка. Чтобы данные метода кошения приобрели значение как показатель численности хотя бы для верхнего яруса травостоя, необходимо, чтобы сборщик сумел выработать сноровку при каждом взмахе захватывать сачком определенное расстояние.

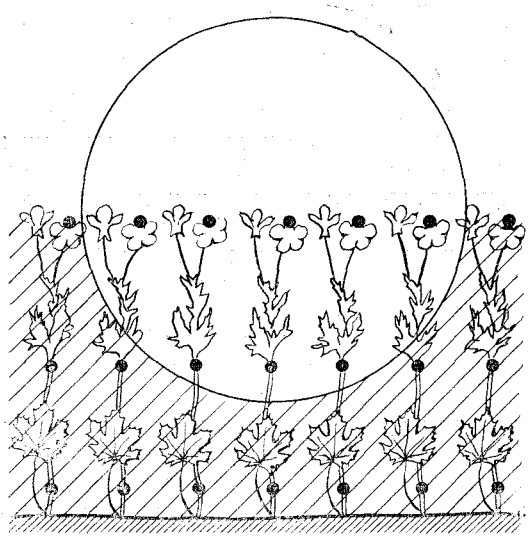


Рис. 19. Кошение сачком (заштрихована область, не охваченная сачком)

Обкошенный объем верхней части травостоя будет равен произведению половины площади сечения сачка на взмах, так как примерно половина сечения обруча сачка проходит по травостою, а другая половина — выше. Рисунок 19 наглядно показывает, что население только верхнего яруса травостоя достаточно представительно обкашивается сачком.

При сравнении данных, полученных сборщиками, оказалось, что при кошении на однородной растительности определенного биогеоценоза разные сборщики дают неодинаковую точность сбора, если обрабатывать их данные статистически. Средние квадратичные отклонения (сигма) данных неоднократного учета, проведенного одним сборщиком, колеблются от 11—16 до 17—22% (Зубарева, 1930).

Метод кошения — относительный метод учета. Но некоторые исследователи пришли к выводу о сравнимости данных кошения и прямого учета и вводят коэффициенты для пересчетов. Пользоваться этими данными для характеристики численности на единицу площади следует осторожно (Balogh, 1958), учитывая индивидуальные особенности работы сборщиков. Тем не менее метод кошения остается единственным, дающим возможность получения данных о соотношении обитателей травостоя и изменениях численности беспозвоночных в травостое в течение суток. Техническая простота и быстрота кошения делают этот метод особенно ценным при экспедиционных работах.

В тех случаях, когда требуется хотя бы приблизительное представление о численности обитателей травяного яруса на единицу площади, можно воспользоваться следующим расчетом:

$X = N/2RLn$,

где X — количество объектов на 1 $м^2$; N — число учитываемых насекомых или пауков, пойманных при кошении; R — радиус сачка в $м$; L — средняя длина пути, проходимого обручем сачка по травостою при каждом взмахе сачка; n — число взмахов (ударов) сачка.

Следует иметь в виду, что иногда даже обитатели верхнего яруса травостоя недостаточно хорошо улавливаются при кошении. При использовании кошения сачком для количественного учета беспозвоночных в травостое необходимо учитывать их интенсивные вертикальные суточные миграции. Как показали Ю. И. Чернов и Л. В. Руденская (1970), наиболее существенные колебания вылова сачком определяются именно вертикальными перемещениями беспозвоночных в травостое, которые носят достаточно закономерный характер. Максимум вылова какой-либо группы приходится на период ее концентрации в верхнем «укашиваемом» ярусе. В связи с этим названные авторы считают, что кошение сачком можно использовать для установления соотношения обилия обитателей травостоя только при условии круглосуточных укосов с перерывом 3—6 часов. Особенно важны укосы с 18 до 0 часов. За показатели относительного обилия групп и видов берутся максимальные величины из каждой серии суточных укосов в данный фенологический период.

Учет населения травостоя при помощи фотоэклекторов. При стационарных биогеоценологических исследованиях можно широко пользоваться фотоэклекторами.

Фотоэклекторы системы Полтавской станции представляют собой деревянные ящики без дна площадью 1—2 $м^2$ с несколько заостренными нижними краями, которые врезаются в почву, в результате чего под ящиком затемняется поверхность почвы и находящиеся под ним растения. В одной из стенок сделано небольшое отверстие, в которое вставляется пробирка или узкогорлая колба. К обращенному внутрь ящика отверстию горлышка пробирки или колбы прикрепляется пучок бечевок, по которым насекомые и другие членистоногие легко могут к нему приползти. Фотоэклекторы устанавливают вечером или ночью, а на другой день собирают насекомых, приползающих на свет в пробирку или колбу из темного ящика.

При экспедиционных исследованиях можно пользоваться облегченным фотоэклектором пермской системы, представляющим железный обруч с коническим проволочным каркасом, покрываемым плотным черным коленкоровым мешком, в отверстие которого вставлена банка с небольшим отверстием.

Сравнение результатов вылова насекомых при помощи фотоэклектора и точным сбором с такой же площади дало достаточно близкие цифровые результаты, особенно в отношении саранчовых, гусениц, пауков и клопов.

Метод проведения точного сбора трудоемок и заключается в следующем. Железная рама площадью 1 $м^2$ с прикрепленным к ней марлевым мешком, посреди которого сделано завязанное отверстие (в него можно просунуть руку с пинцетом), набрасывается на выбранный участок травостоя, а затем всех беспозвоночных, оказавшихся в мешке, собирают и подсчитывают.

Фотоэклекторы позволяют учитывать только положительно фототропичных, достаточно подвижных беспозвоночных.

Наиболее точные результаты при учете населения травяного яруса биогеоценоза достигаются при пользовании методом «биоценометров» (рис. 20). Простая модель, применявшаяся при биоценологических исследованиях Пермского университета, представляет кубическую железную рамку со сторонами 10 $см$, на верхнюю часть которой прикреплен сачок. Рамка с сачком врезается в поверхностный слой почвы, земля подрезается, а затем, уже в лабораторных условиях, разбирают улов, точно соответствующий площади исследованной пробы.

Американские и венгерские экологи для этой цели пользуются металлическими цилиндрами из толстой оцинкованной жести площадью 0,1 *м*² и высотой 50 *см*, с заостренным нижним краем и плотно пригнанной крышкой. Беспозвоночных замаривают тут же в поле, вводя в цилиндр сероуглерод через специальное отверстие, а затем снимают крышку, срезают и вынимают растения, оказавшиеся в цилиндре, отряхивая их над разложенным рядом листом клеенки, собирают всех насекомых, после чего, сняв цилиндр, тщательно собирают заморенных беспозвоночных, упавших на поверхность почвы.

Учет при помощи таких «биоценометров» дает наиболее полное представление о численности объектов на площади пробы, но очень трудоемок и позволяет исследовать лишь незначительное число проб. На разбор одной пробы, взятой биоценометром пермской системы, иногда уходит 2 дня, поэтому этот метод применяется только для корректировки данных, полученных менее точными методами.

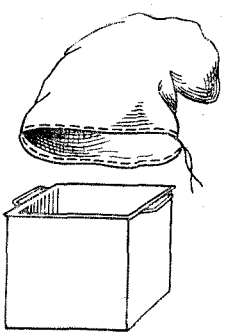


Рис. 20. Биоценометр

Учет быстродвигающихся насекомых. Учет прямокрылых и более крупных перепончатокрылых в травяном ярусе лугов и степей, на поверхности почвы и на растениях в пустынях, полупустынях и на песках может быть осуществлен следующим образом. На обследуемой площади в выбранном месте параллельно протягиваются два шпагата на расстоянии 1 *м* один от другого. Затем через некоторое время (например, через час) учетчик идет вдоль квадрата, вспугивая насекомых и подсчитывая все уходящие за линии веревок экземпляры. Длина пути в 1 *м* будет равна площади пробы в 1 *м*².

Учет насекомых по характеру повреждений растений. Часто время обследования не совпадает с периодом активности того или иного вида насекомых. В некоторых случаях о видах насекомых и их количестве можно судить по косвенным признакам.

Наибольший интерес для комплексного исследования растительного сообщества представляет массовое развитие тех форм, которые оказывают наибольшее воздействие на растения; они часто могут быть определены по характеру повреждений, например по «Определителю» В. И. Гусева и М. Н. Римского-Корсакова (1951) или по «Определителю» под редакцией В. Н. Щеголева (1960), причем по степени повреждений можно сделать и надежные выводы о численности насекомых.

По характеру повреждений листвы легко определяются многие листогрызущие и галлообразующие насекомые, по характеру выходных отверстий на поверхности коры можно определить, каким вредителем была заражена древесина, и т. д.

Учет зараженности насекомых паразитами. Для понимания процессов колебания численности насекомых, например вредителей лесных пород, важно бывает установить степень зараженности вредителей паразитами. Для этого насекомые на исследуемых стадиях развития помещаются в садки, в которых наиболее полно имитируются естественные условия их обитания. Для большинства открыто питающихся вредителей наиболее пригодны марлевые садки. Вылетающие паразиты улавливаются; для определения процента зараженности паразиты выводятся, по указанию Н. Ф. Мейера, не менее чем из 200 особей. Определения зараженности паразитами необходимо проводить для каждой стадии отдельно.

Учет опылителей. Поскольку от обеспеченности опылителями нередко зависит и урожай семян многих энтомофильных растений, учет их при комплексных биогеоценотических исследованиях также

рекомендуется организовать (Гиляров, Правдин, 1943). На выделенной площади подсчитываются все готовые к опылению цветы или соцветия исследуемого вида. Удобнее всего площадки 2×50 *м*. В течение дня, в часы, когда открыты цветки, через каждый час проводят подсчет и глазомерное определение всех посетителей цветка. Отдельно проводится хронометраж средней продолжительности пребывания насекомых на одном цветке. Учитывая среднее число посетителей за весь суточный период их деятельности (т. е. за часы, когда и цветы открыты, и опылители активны) на 100 или 1000 цветков (или соцветий), определяют среднее количество посещений цветков насекомыми. Установив среднюю продолжительность цветения отдельного цветка или соцветия, среднюю продолжительность пребывания на цветке насекомого-опылителя и среднее число посещений на 100 или 1000 цветков, а также зная среднее время пребывания опылителя на цветке, обеспечивающее опыление, легко вычислить обеспеченность растений опылителями.

Учет общественных насекомых отличается некоторой спецификой и может быть рассмотрен на примере муравьев (Длусский, 1965).

При сравнительных анализах группировок беспозвоночных можно использовать различные индексы сходства, в том числе по видовому составу — коэффициенты Жаккара и Серенсена (Гиляров, 1965) и более показательные в синэкологическом отношении индексы по обилию (Чернов, 1971), например:

$$K_n = \frac{c_{\min}}{a - b - c_{\min}},$$

где K_n — индекс сходства двух группировок по обилию компонентов (видов или иных таксонов); $c_{\min}$ — минимальные величины обилия общих компонентов (из двух), a — суммарное обилие всех компонентов в первой группировке; b — то же во второй.

Специфичность группировок беспозвоночных в пределах исследуемого ряда, например сукцессионного, по предложению Ю. И. Чернова (1971), можно охарактеризовать суммой величин сходства данной группировки с каждой из прочих. Предложен также ряд индексов, отражающих сходство одновременно серии группировок как по видовому составу, так и по обилию — так называемые «индексы биотической дисперсии» (Василевич, 1969; Чернов, 1971). Заслуживают внимания информационные индексы разнообразия (Гиляров, 1969; Чернов, 1971), которые могут служить хорошими показателями степени дифференцированности сравниваемых группировок. При расчетах всех этих коэффициентов необходимо строго соблюдать принцип сопоставимости показателей обилия разных групп животных. Для относительно одноразмерных групп (клещей, коллембол) в ряде случаев можно использовать данные по численности, но при анализе разноразмерных комплексов должны использоваться величины массы и потенциального метаболизма (см. ниже).

ОПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ

Для определения значения разных групп беспозвоночных в биогеоценозе важно знать не только их численность, но и биомассу, так как биогеохимическая и биогеоценотическая активность каждого вида зависит от массы «живого вещества» данного вида, по терминологии В. И. Вернадского. Определение «биомассы» довольно затруднительно, так как абсолютно прямой корреляции между массой тела и активной плазмой нет — нередко значительная часть живого веса организма падает на «инертные» образования (скелет) или на воду.

При полевых работах бывает затруднительно даже установить общий вес учитываемых животных; часто приходится пересчитывать сред-

ний вес на число особей для установления «биомассы» вида. Для большинства активных мягких личинок насекомых, а также дождевых червей и многих других беспозвоночных можно принять удельный вес тела животного за близкий к единице. В этом случае можно определить массу тела животного по объему (что легко достигается при погружении определенного числа особей изученного вида в мерный сосуд соответствующего размера с тонкой калибровкой, наполненный спиртом). Можно пользоваться для вычисления объема несложными формулами. Для червеобразных беспозвоночных (личинки мух, дождевые черви, проволочники) можно использовать формулу:

$$V = L\pi R^2,$$

где V — объем; L — длина тела; R — половина поперечного сечения. Для определения объема более или менее элипсоидных организмов (жуки, клещи и др.) пользуются формулой:

$$V = \pi \frac{Llh}{8},$$

где L — длина; l — ширина, h — высота; V — объем тела. Возможно определение «живого веса» таких групп, как дождевые черви, личинки двукрылых, гусеницы совок и другие, по весу фиксированного в 4-процентном растворе формалина материала, как показала А. Ф. Кипенварлиц (1961).

Однако вес, «биомасса» недостаточно характеризуют активность разных групп беспозвоночных, которая меняется в зависимости от температуры (грубо ориентировочно подчиняясь в некоторых пределах закону Вант-Гоффа — интенсивность активности в пределах определенных порогов температур с повышением температуры на 10° удваивается). Кроме того, существует определенная зависимость между размерами тела и физиологической активностью (определяемой хотя бы по интенсивности дыхания). Так, при равной «биомассе» мелкие круглые почвенные черви — нематоды — имеют в 10 раз более высокую энергию обмена веществ, чем дождевые черви при той же массе (Overgaard-Nielsen, 1949). Даже для узких систематических групп и видов, например для дождевых червей, доказано, что интенсивность потребления кислорода на единицу массы, служащая показателем энергии жизнедеятельности, обратно пропорциональна размерам (весу) животного (Бызова, 1965). Если к этому добавить, что деятельность разных групп животных, даже обитающих в одной среде или при сходных источниках пищи, оказывает неодинаковое влияние на другие компоненты биогеоценоза, то станет несомненным, что при оценке значения разных групп животных в биогеоценозе уравнивать их, пользуясь как критерием их «биомассой», нельзя.

Например, биомасса нематод сапрофагов в почве бывает равна биомассе дождевых червей, а энергия их метаболизма при этом превышает таковую дождевых червей в 10 раз, но влияние их на почву никогда не может быть таким, какое оказывается дождевыми червями, способными за 600 лет перепахать всю почву на глубину 100 *см* и создавать зернистую структуру. Кроме того, показано, что деятельность почвенных беспозвоночных в сотни раз повышает бактериальную активность почв (Witkamp, 1960). Точно так же влияние беспозвоночных на растения-эдификаторы, синтезирующие основную массу органического вещества данного биогеоценоза, зависит не столько от интенсивности жизнедеятельности и биомассы фитофагов, сколько от характера их воздействия на растения. Часто при меньшей биомассе вид, повреждающий жизненно важные части растения, например перегрызающий корень или стебель, приносит больший вред, чем другой вид, питающийся на том

же виде растений, но повреждающий легко восстанавливаемые органы, например листья. Поэтому и биомасса, и энергия метаболизма в обобщенном для разных беспозвоночных виде мало характеризует их роль в биогеоценозе.

Количественная оценка общей роли беспозвоночных в биогеоценозе имеет огромное значение. Так, еще Э. Рэссел на Ротэмстедской станции показал, что биомасса одних только дождевых червей на продуктивных пастбищах превышает биомассу выпасаемого скота, а жуки-навозники, развивающиеся в экскрементах скота на пастбищах, перерабатывают около 30% пищи, съеденной крупным рогатым скотом.

Массу усваиваемой пищи легко установить по разности между весом съеденной пищи и весом экскрементов. Пользуясь этой величиной и определив коэффициент усвоения пищи, а также зная скорость роста и число поколений вида, можно по его биомассе рассчитать и массу потребленной им пищи. Для сапрофагов вес усвоенной пищи обычно раз в 20 превышает вес, которого они достигают в процессе роста.

Дальнейшее развитие биогеоценологических исследований в направлении исследования биомассы беспозвоночных должно включать следующие основные элементы.

1. Определение биомассы основных беспозвоночных — компонентов биогеоценоза.
2. Определение скорости роста основных беспозвоночных.
3. Определение интенсивности потребления кислорода основными видами беспозвоночных.
4. Определение количества и качества потребляемой пищи.

Однако гораздо важнее при биогеоценологических исследованиях не учет биомассы самих беспозвоночных, а определение их влияния на первичную продукцию, на биомассу растений и на те элементы биогеоценоза, которые определяют первичную продуктивность, в первую очередь на почву.

УЧЕТ ПОВРЕЖДЕНИЙ РАСТЕНИЙ

При оценке роли растительноядных беспозвоночных в биогеоценозе важно не столько учесть количество съеденного растительного материала, как определить в целом их влияние на биогеоценоз. При этом возникает круг вопросов, далеко выходящих за рамки обычных энтомологических исследований. Так, деятельность листогрызущих насекомых во время вспышки массового размножения приводит к изменению: 1) микроклиматических условий (освещенность под пологом, температура почвы, воздуха, стволов деревьев, влажность воздуха и почвы); 2) свойств почвы в связи с увеличением количества и изменением качества и состава опада; 3) состояния древостоя и подроста, подлеска и травяного покрова в результате изменений фитоклимата и свойств почвы (степень покрытия, ход вегетации, прирост и т. д.).

Характер этих изменений зависит как от состава вредителей (монофаги, полифаги), так и от состава насаждения.

При указанных исследованиях используются общепринятые методики, описание которых можно найти в других разделах книги. Мы остановимся лишь на методике учета повреждений растений.

Повреждение листьев. Повреждения фотосинтезирующей поверхности непосредственно сказываются на первичной продуктивности фитоценоза. Поскольку из беспозвоночных зелеными частями растений питаются в основном различные насекомые, важен в первую очередь учет их деятельности. Прежде всего внимание должно быть уделено численности и характеру повреждений. При повреждении листогрызущими вредителями определяется степень объедания по баллам; за 5 баллов принимается полное (100%) объедание листовой пластинки,

меньшие повреждения (в каждом конкретном случае по-разному) оцениваются баллами от 1 до 4, затем по методу определения «средней взвешенной» величины устанавливается среднее поражение в процентах при среднем балле. Попутно устанавливается влияние повреждений разной интенсивности на физиологическое состояние и прирост растений. Например, сибирский кедр при объедании хвои погибает, а лиственница и ель восстанавливают хвою; многолетники, запасающие питательные вещества в подземных частях, сравнительно легко переносят уничтожение даже всей листовой поверхности, а однолетники при этом погибают.

При учете объедания листвы в многоярусных насаждениях проводится изучение изменений интенсивности освещения, температуры воздуха и почвы, влажности почвы, относительной влажности и дефицита влажности воздуха и т. д.

Методы исследования повреждений в лесу описаны в работе А. И. Ильинского (1965). При изучении травяных сообществ и посевов культурных растений можно пользоваться данными «Определителя насекомых...» (1934).

Учет деятельности корневых и стволовых вредителей древесных пород. Деятельность вредителей, обитающих в почве, приводит к ослаблению или гибели травянистых растений и к задержке роста и усыханию древесных пород. Достаточно надежные данные дает определение выпада растений (т. е. гибели травянистых растений или сеянцев древесных пород), который можно выражать в процентах к общему количеству учтенных растений данного вида и возраста или в пересчете на единицу площади.

Учет влияния стволовых вредителей на прирост лесных пород подробно освещен в лесопатологической литературе.

УЧАСТИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ В РАЗЛОЖЕНИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ

Для выявления роли беспозвоночных животных в разложении растительных остатков необходимо проследить, как этот процесс будет протекать без их участия. Существуют два способа, при помощи которых можно отстранить животных от участия в процессе разложения.

Один из них основан на применении нафталина, который отпугивает беспозвоночных животных, не угнетая деятельности бактерий и грибов (Курчева, 1960). Растительные остатки, за процессом разложения которых необходимо проследить, подсушивают до воздушно-сухого состояния, взвешивают и помещают на заранее намеченные на опытном участке площадки размером в 1 $м^2$ каждая. Затем площадки накрывают дощатыми рамками соответствующего размера (с высотой стенок 15 *см*), затянутыми капроновой сеткой, чтобы предохранить растительные остатки от раздувания ветром и других нежелательных воздействий. Капроновая сетка должна иметь достаточно крупные ячейки (2×2 *см*), которые не препятствовали бы проникновению беспозвоночных животных и росту травянистых растений. Половину из всех подготовленных таким образом площадок обрабатывают нафталином, который наносят тонким слоем на поверхность растительных остатков, и по мере необходимости подсыпают его вновь. За вегетационный период на каждый квадратный метр в опыте расходуется приблизительно 3 *кг* нафталина. Другая половина площадок остается необработанной, в качестве контроля. В конце опыта перегнивающие растительные остатки собирают с площадок, вновь доводят до воздушно-сухого состояния и определяют потерю в весе за период исследования в контроле и в опыте (т. е. без участия беспозвоночных животных). Опыт должен быть поставлен не менее чем в трех повторностях.

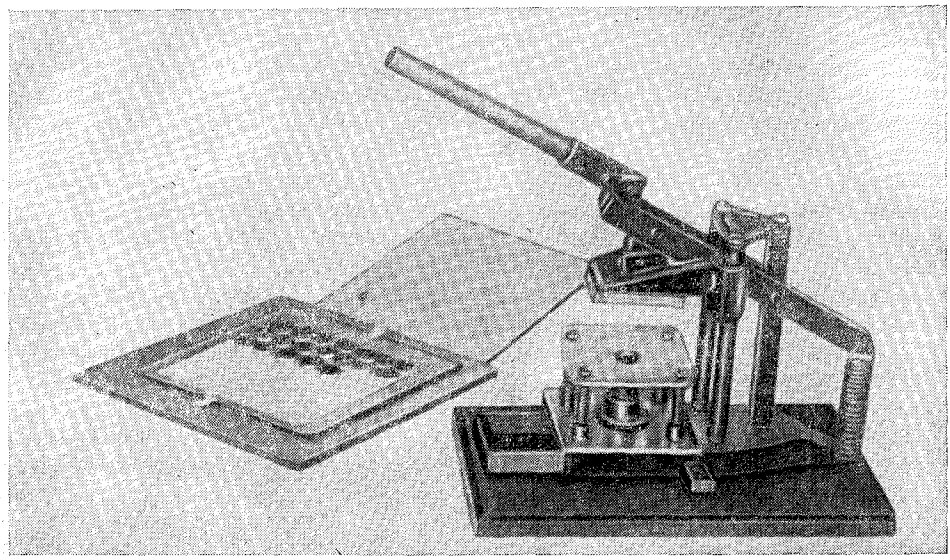


Рис. 21. Электрофотометр

Устранить беспозвоночных животных от участия в процессе разложения можно также изоляцией растительных остатков капроновой сеткой (Heath, Edwards, Arnold, 1964). Лесной опад или другие растительные остатки помещают в мешочки, изготовленные из капроновой сетки[1]. В зависимости от размеров ячеек сетка позволяет изолировать различные группы беспозвоночных животных. При диаметре ячеек 0,003 *мм* внутрь мешочков могут проникнуть только микроорганизмы. Сетка с ячейками 0,5 *мм* обеспечивает доступ к растительному материалу мелким почвенным беспозвоночным, таким, как клещи, ногохвостки, энхитреиды, мелкие личинки мух. При диаметре ячеек 7 *мм* заключенные в мешочки растительные остатки становятся доступными для крупных беспозвоночных, в том числе и для дождевых червей. Мешочки рекомендуется делать не слишком маленькими, примерно 10×7 *см*. Их помещают на поверхность почвы, прикрывая опадом или очесом травы, или закапывают в почву на небольшую глубину (2—3 *см*). Для сравнения хода разложения в разных вариантах опыта можно использовать как весовые показатели, так и изменение площади растительных остатков в процессе разложения. В связи с этим удобно придать взятому для наблюдения растительному материалу определенную форму. Так, из листового опада можно вырезать стандартные диски диаметром 2—5 *см*, пользуясь корковым буром. Для определения площади извлеченные из мешочков листовые диски кладут между стеклянными пластинками и измеряют, для чего успешно может быть использован электрофотометр (рис. 21). Измерение площади растительных остатков можно проводить в ходе опыта, доставляя мешочки с растительным материалом в лабораторию для измерений через определенные промежутки времени. Для того чтобы предохранить разлагающиеся растительные остатки от высыхания, мешочки рекомендуется транспортировать завернутыми в полиэтиленовую пленку (или в полиэтиленовых мешках), а до и после измерений в лаборатории, если возможно, держать в холодильнике. Периодические измерения общей площади разлагающегося материала дают возможность следить за процессом

[1] Для изготовления мешочков может быть частично (исключая размер ячеек 0,003 *мм*) использован капроновый мельничный газ (мукомольные сита).

разложения в динамике и определять периоды наибольшей активности почвенных беспозвоночных.

Участие беспозвоночных в разложении древесины. Выпиленный кусок гниющего пня или ствола разламывают, отделяя древесину, не затронутую деятельностью беспозвоночных, от древесины, переработанной животными в труху и экскременты (буровая мука). Затем по весовому соотношению определяют процент переработанной древесины. Разобрав навеску высушенной буровой муки, можно определить процентное содержание в ней экскрементов беспозвоночных. Однако это менее существенно, так как основная роль беспозвоночных в разложении древесины заключается, по-видимому, в ее размельчении. Количество древесины (выраженное в граммах сухого вещества), перерабатываемой беспозвоночными животными определенного вида, может быть вычислено по предложенной Б. М. Мамаевым (1961) формуле:

$$X = \frac{NMC}{P_2 - P_1},$$

где N — средняя численность беспозвоночных данного вида; M — усредненный максимальный вес, который определяют по серии наиболее крупных экземпляров или, в случае с насекомыми, по серии личинок последнего возраста, приступающих к окукливанию; отношение $C/(P_2 - P_1)$ — коэффициент усвоения, где C — сухой вес древесины (в $г$), переработанной беспозвоночными за определенный период; P_1 — вес беспозвоночных в начале эксперимента; P_2 — их конечный вес.

Эксперимент для определения коэффициента усвоения рекомендуется проводить в природных условиях. С этой целью 10—20 экз. беспозвоночных данного вида помещают в брусок древесины той же прочности и того же типа гнили, которые вид предпочитает в природе. Этот брусок, аккуратно выпиленный из колоды или пня, после помещения в него беспозвоночных[1] возвращают на прежнее место, где он находится до конца эксперимента (2—3 недели).

МЕТОДЫ ИЗМЕРЕНИЯ ГАЗООБМЕНА ПОЧВЕННЫХ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ[2]

Для изучения дыхания (потребления кислорода) почвенных беспозвоночных используются главным образом разнообразные модификации классических объемных методов измерения. Выбор аппаратуры, а часто и конструирование оригинальной аппаратуры определяется размерами и биологическими особенностями объектов. Измерения потребления кислорода мелкими членистоногими, нематодами, энхитреидами осуществляются чаще всего с помощью поплавка Декарта, позволяющего проводить измерения на одной особи. Описание метода и его модификации имеется в ряде работ (Щербаков, 1940). Для измерения потребления кислорода более крупными объектами используются разнообразные приборы, конструкция которых основана на принципах открытой и дифференциальной манометрии (Кожанчиков, 1961). Манометрические методы используются в сочетании с электролитической компенсацией убыли кислорода, что позволяет проводить длительные измерения при постоянном напряжении кислорода в дыхательной камере (Бызова с соавт., 1967; Бызова, 1971а). Применение CO_2-буфера позволяет проводить измерения при контролируемом содержании углекислоты в воздухе дыхательной камеры. Говоря о методах измерения

[1] Личинок насекомых следует брать средних размеров, чтобы нивелировать различия в интенсивности питания разных возрастов.

[2] Раздел написан Ю. Б. Бызовой.

дыхания почвенных беспозвоночных, следует подчеркнуть, что все объемные (манометрические) методы были созданы и разработаны для изучения реакций или процессов, в которых участвует один или два газа. Применительно к дыханию — это потребляемый кислород и выделяемый углекислый газ: CO_2 связывается раствором щелочи, а изменение объема воздуха в дыхательной камере относится целиком за счет потребленного кислорода. Однако в литературе становится все больше данных о том, что почвенные беспозвоночные выделяют разнообразные летучие вещества, которые не поглощаются (кроме секрета пахучих желез) щелочью и, оставаясь в воздухе рабочей камеры, маскируют истинную скорость потребления кислорода. Нематоды, моллюски, дождевые черви, мокрицы, многоножки и, возможно, ногохвостки выделяют аммиак, количество которого возрастает при голодании. Нематоды выделяют органические амины и другие вещества, способные переходить из раствора в газовую среду дыхательной камеры. Приборы с крупными респирационными камерами позволяют дополнительно вводить поглотитель этих веществ, мешающих манометрическому измерению потребления кислорода. Возможность использования поплавкового микрореспирометра в связи с этим должна быть строго обоснована в каждом отдельном случае. Полученные этим методом результаты могут быть занижены. Более надежным сейчас следует считать методы, основанные на анализе газов в дыхательной камере, хотя многие из них очень сложны и трудоемки. Это газовый анализатор Сколендера, приборы с использованием газового инфракрасного анализатора, полярографическая ячейка, примененная для измерения дыхания нематод, полярографическая ячейка с закрытым электродом (Камлюк, 1967).

Количество выдыхаемого углекислого газа чаще всего определяется косвенным методом по Варбургу (Мешкова, Северин, 1950), при котором в случае выделения каких-либо газов, кроме CO_2, маскируется (приуменьшается) скорость потребления кислорода, а объем углекислоты при расчетах завышается.

Более правильным следует считать прямые методы измерения углекислого газа. Количество углекислоты можно определять электрометрически по изменению сопротивления раствора щелочи — поглотителя углекислого газа, с помощью газовых анализаторов, газовой хроматографии, а также титрованием щелочи-поглотителя.

В таблице в самой общей форме приведены данные по дыханию основных групп почвенных беспозвоночных. При расчетах приняты во внимание работы, вышедшие по 1971 г. включительно (подробно см. «Экология почвенных беспозвоночных», 1972).

ВЛИЯНИЕ БЕСПОЗВОНОЧНЫХ ЖИВОТНЫХ НА ФИЗИЧЕСКИЕ И ХИМИЧЕСКИЕ СВОЙСТВА ПОЧВЫ

Почвенные беспозвоночные, как показано работами ряда исследователей, существенно воздействуют на свойства почвы, причем деятельность их нередко определяет не только скорость, но и направление протекающих в почве процессов. Например, в условиях лабораторного эксперимента удалось показать, что дождевые черви не только ускоряют разложение лесной подстилки, но, перерабатывая опад, влияют и на качество накапливаемых в гумусовом горизонте почвы органических веществ (Перель, Карпачевский, Егорова, 1966). Однако выявить влияние беспозвоночных на свойства почвы, особенно в условиях полевых экспериментов, очень нелегко и методика таких исследований плохо разработана.

Поскольку деятельность почвенных беспозвоночных меняет химический и даже минералогический состав почв, необходимо в целях оценки их влияния на почву производить соответствующие анализы образцов

Дыхание почвенных беспозвоночных *

Группа, вид	Вес, *г*	Средняя интенсивность потребления O_2 при 20°, *мм³/г/час*	Зависимость между потреблением O_2 и массой, Q-AW^b
Нематоды	$0,1—56,0 \cdot 10^6$	2400—700	$Q=117,4\ W^{0,84}$
Энхитреиды	$0,02—0,4 \cdot 10^{-3}$	1375—350	
	$0,4—4,5 \cdot 10^{-3}$	~350	
Дождевые черви (половозрелые)			
Allolobophora caliginosa	0,08—1,3		$Q=83\ W^{0,93}$
Eisenia rosea			
Eisenia foetida	0,09—0,58		$Q=80\ W^{0,86}$
Lumbricus rubellus	0,39—1,10		$Q=93\ W^{0,85}$
Dendrobaena octaedra	0,1—0,36		$Q=119\ W^{0,71}$
Lumbricus terrestris	0,56—4,64		$Q=84\ W^{0,71}$
Lumbricus castaneus	0,06—0,42		$Q=86\ W^{0,64}$
Eiseniella tetraedra	0,06—0,14		$Q=62\ W^{0,63}$
Мокрицы	0,0006—0,8		$Q=61,3\ W^{0,6}$
Многоножки-диплоподы			
Sarmatiulus kessleri			
Schizophyllum caspium	0,024—0,73		$Q=32\ W^{0,72}$
Amblyiulus continentalis			
Pachiulus flavipes	0,01—0,2	417—100	
	0,2—3,2	62	
Ногохвостки	$0,007—7,0 \cdot 10^{-3}$		$Q=123,6\ W^{0,77}$
Панцирные клещи	$1—625 \cdot 10^{-6}$		$Q=23\ W^{0,64}$
Личинки насекомых			
Amphimallon solstitialis	0,013—0,934		$Q=213\ W^{0,82}$
Melolontha hippocastani	0,072—2,542		$Q=171\ W^{1,01}$
Cetonia aurata	0,347—2,736		$Q=128\ W^{0,55}$
Tipula peliostigma	0,03—0,27		$Q=115\ W^{0,52}$
Bibio marci	0,062	216 ± 5	
Harpalus latus	0,01—0,020	397 ± 28	
Agriotes lineatus	0,02—0,037	213 ± 14	

* Напомним, что 1 *см³* O_2 соответствует 4,86 калорий (Винберг, 1962).

почвы, подвергшейся воздействию животных (экскременты, гнездовые камеры и т. д.), и образцов, взятых рядом, на участках, не подвергавшихся их воздействию. При этом полевые наблюдения могут быть проверены и расширены постановкой лабораторных опытов. Химические анализы почвенных образцов проводятся по обычным методикам, принятым в почвоведении.

Для изучения воздействия животных на структурообразование и водопроницаемость почвы разработаны специальные методики, описание которых дано ниже.

Участие беспозвоночных в структурообразовании почвы[1]. Растертой и просеенной через сито почвой из гумусового горизонта заполняют сосуды с сетчатым дном, размеры которых должны быть подобраны с учетом особенностей изучаемой группы животных (размеров, способности к вертикальной миграции). Для набивки сосудов используют обесструктуренную фракцию почв 0,5 *мм* или структурную фракцию 0,5—1 *мм*. Отсеянные из почвы корешки примешивают в таком количестве, чтобы не изменить общего количества рас-

[1] Описана в несколько видоизмененном виде методика, которая была использована А. А. Соколовым (1965) в работе с Lumbricidae.

тительных остатков по сравнению с исходной почвой. Почву в сосудах уплотняют примерно до объемного веса, свойственного ее верхнему горизонту в ненарушенном состоянии. Перед наполнением сосудов почва должна быть перебрана и освобождена от беспозвоночных, а при работе с мелкими группами животных предварительно простерилизована подогреванием в течение 4—5 часов и отравлением легко улетучивающимся сероуглеродом (CS_2) в пропорции 0,5 *л* на 50 *л* почвы. В половину подготовленных сосудов вносят испытуемых животных, остальные служат контролем. Затем сосуды, прикрытые затянутой сеткой крышкой, закапывают в почву так, чтобы почвенная масса, наполняющая сосуд, через сетчатое дно имела капиллярную связь с почвой, а поверхность почвы в сосуде совпадала с поверхностью целинной почвы, в которую закапывают сосуд. В том случае, когда под наблюдение взяты животные, питающиеся растительными остатками, скапливающимися на поверхности почвы, в сосуды поверх почвы следует внести разлагающийся растительный материал. Вместо сосудов можно использовать мешки из капроновой сетки. Анализ структурных элементов на водопрочность проводится в лабораторных условиях по методике, описанной С. И. Пономаревой (1950).

Влияние на водопроницаемость почвы. Для изучения влияния животных на водопроницаемость почв можно использовать несколько видоизмененный метод затопляемых квадратов. Этот метод может быть применен только к тем группам животных, которые проделывают в почве достаточно крупные, хорошо различимые ходы, например дождевые черви. При этом расчищают площадки размером 50×50 *см* каждая. Для того чтобы легче обнаружить подходящие к поверхности ходы животных, на площадках снимают верхний слой почвы толщиной приблизительно в 5 *см*. На половине площадок все ходы закупоривают палочками соответствующего диаметра, поверхность почвы затирают водоупорной глиной, после чего ходы открывают. На других площадках ходы плотно закупоривают колышками с диаметром, несколько большим диаметра ходов. После этого площадки огораживают, врезая в почву дощатые рамы соответствующего размера так, чтобы высота бортов над поверхностью почвы составляла не менее 20 *см*. Стыки между досками и с почвой герметизируют варом. Затем на площадки в течение нескольких часов подается вода. Скорость просачивания выражают в метрах за час на единицу поверхности.

ГЛАВА X

ИЗУЧЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ ПРОСТЕЙШИХ (PROTOZOA) КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Несмотря на многочисленные исследования, посвященные свободноживущим простейшим, и обширную литературу по данному вопросу, место и роль Protozoa в биогеоценозах, а также действительное значение их для становления почвенного плодородия еще далеко не выяснены.

Количество простейших в 1 *г* почвы колеблется в значительных пределах в зависимости от температуры, влажности, наличия органического вещества и степени его разложения, pH, механического состава почвы и других факторов. По мнению А. Л. Бродского (1935), плотность населения протистов в почве является примером самой высокой плотности, известной нам в естественных условиях для животного организма, уступая лишь плотности бактерий. В слое почвы до глубины 22 *см* (пахотный горизонт) на площади 1 *га* содержится более 300 *кг* биомассы простейших, а масса протозойных клеток превышает по весу массу бактерий в 98—133 раза (Sandon, 1927; Russel, 1915).

Protozoa стимулируют рост и развитие высших растений (Martin, Levin, 1914; Hino, 1926). По мнению Бродского (1935) и Варги (Varga, 1958), простейшие могут оказывать положительное действие на растения непосредственно через продукты метаболизма, благодаря чему ризосфера обогащается азотсодержащими соединениями, через минерализацию сложных органических соединений (хитина, клетчатки и др.) в доступную для растений форму и косвенно через воздействия на численность, видовой состав и жизнедеятельность микробного населения почвы.

В процессе жизнедеятельности почвенные амебы выделяют стимулирующие рост растений вещества, которые были идентифицированы как гетероауксины — индолил-уксусная кислота (Николюк, Тапильская, 1968; Шеталова, 1972).

Работами Харвея и Гривза (Hervey, Greaves, 1941), М. В. Федорова (1948, 1954), В. Ф. Николюка (1956) доказано, что многие почвенные простейшие выделяют стимулирующие вещества, усиливающие жизнедеятельность азотобактера и способствующие его более энергичной азотфиксирующей деятельности, что улучшает условия питания растений.

По данным М. В. Шеталовой (1972), почвенная амеба Amoeba albida находится с клубеньковыми бактериями Rhizobium meliloti в очень сложных взаимоотношениях, состоящих из элементов хищничества (бактерии служат пищей для амеб) и симбиоза (почвенные амебы активируют жизнедеятельность клубеньковых бактерий). Обнаружено положительное влияние совместных с амебами культур клубеньковых на развитие люцерны. Это активирующее влияние обусловливается не только повышением концентрации гетероауксина в совместной культуре, но и комплексным воздействием его на растение в сочетании с другими веществами высокой физиологической активности, продуцируемыми как бактериальными, так и амебными клетками.

Подавляющее большинство почвенных Rhizopoda, Ciliata и многие Mastigophora питаются бактериями. А. Никитинский (1909, цит. по Н. Н. Худякову, 1926) показал, что одна инфузория в течение часа поглощает и переваривает до 30 тыс. клеток бактерий. Е. Н. Мишустин

и М. И. Перцовская (1954) указывают, что Protozoa принимают большое участие в процессе самоочищения почвы от попадающих в нее патогенных бактерий. Кроме того, почвенные амебы могут выполнять селекционирующую роль в отношении бактериальной флоры (Конокотина, 1936). О возможной роли простейших как фактора изменчивости окружающих их микроорганизмов говорил А. Л. Бродский (1935). Л. И. Курсанов и Т. Н. Шкляр (1938) указывали на роль, которую выполняют бактериоядные миксамебы в регулировании популяций эдафических бактерий. Опыты Тейлора (Taylor, 1936, цит. по Пошон, Де Баржак, 1960) и Сингха (Singh, 1946) с внесением различных видов бактерий в присутствии и в отсутствие амеб позволили установить, что последние действительно вызывают изменения в относительном содержании различных видов бактерий в почве. Крамп (Crump, 1950) показал, что Protozoa оказывают избирательное действие на состав микроорганизмов в почве.

Почвенные простейшие являются природными антагонистами бактерий-ингибиторов, питаются ими и снимают бактериальный токсикоз почвы. Найдено, что простейшие охотно поедают бактерий-ингибиторов, особенно неспороносные формы. В вегетационных опытах массовое размножение почвенных амеб приводило к резкому снижению численности бактерий-ингибиторов и снимало бактериальный токсикоз почвы.

Простейшие стимулируют физиологическую активность почвенных бактерий. Ваксман (Waksman, 1932) и А. Л. Бродский (1935, 1935а) объясняют это тем, что протисты уничтожают избыток бактериального населения почвы, способствуя сохранению бактериями их физиологической активности. В совместных культурах азотобактера с амебами накапливается больше фиксированного азота, чем в культуре одного азотобактера. Выделяемые амебами метаболиты положительно влияют на азотфиксаторов. В совместных культурах с денитрифицирующими бактериями амебы положительно влияют на сохранение общего азота. Простейшие активируют разложение целлюлозы, вызываемое группой клетчаткоразрушающих бактерий (Николюк, 1965). Почвенные амебы стимулируют деятельность аммонифицирующих бактерий (Meikleijohn, 1930, 1932, цит. по Пошон, Де Баржак, 1960).

Простейшие принимают активное участие в основных биохимических процессах почвы. Protozoa могут использовать разнообразные источники пищи. Они могут жить на растворенных карбогидратах и протеинах, питаться бактериями и другими протозоа того же самого или иного вида или органическими остатками, образованными растениями или грибным мицелием. Однако их синтезирующие возможности ограничены и они, как и высшие животные, испытывают потребность в витаминах или ростовых факторах для нормального роста, кроме источников углерода и азота. Стаут (1952) ссылается на Форе-Фремье (Faure-Fremiet), который описал типичное сожительство микроорганизмов: серобактерии Beggiatoa и ее пожирателя — простейшего. Эта бактерия живет в толстом слое донных отложений и получает свою энергию от окисления сероводорода. Когда колония развивается, она наводняется простейшими (в определенной последовательности), из которых некоторые питаются бактериями, некоторые — друг другом, пока, наконец, колония не уничтожается.

Простейшие непосредственно участвуют в подзолообразовательном процессе: разлагают органо-минеральные комплексы фульвокислот с полуторными окислами, в результате чего происходит накопление гидратов окисла железа и марганца в иллювиальном горизонте (Аристовская, 1958). Протисты активно участвуют в разложении органических продуктов, изменяют дисперсность почвы (Бродский, 1935, 1935а). Как мы уже указывали выше, Protozoa активируют биологическую фиксацию азота, аммонификацию, разложение целлюлозы; общая активность

бактерий, определяемая по количеству выделяемого ими CO_2, явно стимулируется в присутствии почвенных амеб (Cutler, Crump, 1935).

Б. Б. Полынов в предисловии к работе Л. К. Лозина-Лозинского и П. Ф. Мартынова (1930) пишет: «Вопрос о роли простейших животных организмов в почвенной среде, помимо теоретического значения, представляет громадный практический интерес, а результаты изучения взаимоотношений между Protozoa и бактериями могут получить самое широкое применение».

Протозойная фауна почвы имеет важное значение для методов биологической диагностики почв. Сведения о количестве простейших могут служить косвенным показателем плотности бактериального населения и характеризовать интенсивность микробиологических процессов, протекающих в данной почвенной разности (Бродский, 1935, 1937).

Благодаря своей специфичности протистофауна может в большей или меньшей степени играть роль индикатора почвенных разностей и почвенных ландшафтов (Бродский, 1935; Гиляров, 1955), являться косвенным показателем содержания гумуса в почве и служить для определения величины пор между почвенными частицами (Лозина-Лозинский, Мартынов, 1930).

Видовой состав почвенных простейших изучен еще недостаточно. Феллер и Аллисон (Fellers, Allison, 1920), изучая почвы США, нашли, что протозойная фауна состоит главным образом из мелких физиологически устойчивых простейших, способных противостоять посредством инцистирования или другим путем таким крайним воздействиям тепла и холода, высыхания и переувлажнения, аэрации и анаэробиоза и т. п., которые являются естественными для их жизни в почве.

Сандон (Sandon, 1927) привел для почв разных географических широт 250 видов простейших, среди которых жгутиконосцы Bodo globosus, Oicomonas termo и Cercomonas sp., инфузории Colpoda cucullus и Colpoda steini и лимаксные амебы Naegleria gruberi и Hartmannella hyalina наиболее обычны и многочисленны в почвах. Резкий климат арктических почв не является препятствием для обильного развития простейших, однако торфяные почвы, несомненно, неблагоприятны для развития простейших, исключая раковинные формы Testacida.

Протозойные ценозы почвы сформировались в результате длительного процесса приспособления. В ходе этого процесса окрашенные жгутиконосцы постепенно потеряли свои хлоропласты (Chlamidomonas), затем способность к фотосинтезу (Polytomidae). В порядке приспособления к особым условиям существования у некоторых видов (Colpodae) жизненный цикл стал короче (Biczok, 1955).

Особенности существования в почве, выражающиеся в условиях поверхностного натяжения, солевом, газовом, окислительно-восстановительном и температурном режимах и т. п., отражаются на строении и физиологии простейших. Наибольшее морфологическое сходство с водными формами имеет группа Ciliata. Идентичность почвенных Rhizopoda и Mastigophora с формами из водоемов устанавливается с большим трудом. По мнению А. Л. Бродского (1935), почва отбирает в своих ценозах по меньшей мере особые расы простейших. Внешним выражением специфичности почвенных простейших являются их малые размеры, в 5—10 раз уступающие размерам соответствующих видов в водных биоценозах. В то время как амебы в последних редко имеют менее 50—60 *мк* и даже 100 *мк*, почвенные формы чаще всего — 10—15 *мк*; необыкновенно мелки почвенные жгутиконосцы, имеющие нередко в длину 2—5 *мк*. Интересен тот факт, что многие почвенные жгутиконосцы лишены переднего жгута и снабжены лишь одним направленным назад жгутом. Уменьшение размеров наблюдается и у почвенных инфузорий. Почвенные инфузории кажутся карликами в сравнении с водными, и притом отличаются сильной способностью к метаболии тела.

Феллер и Аллисон (Fellers, Allison, 1920), Кофман (Koffman, 1934) говорят о существовании собственно почвенных простейших. А. Л. Бродский (1935), исходя из разницы в величине и соображений физиологического порядка, также находит достаточно оснований для систематического обособления почвенных форм.

Бицок (Biczok, 1956) замечает, что систематическое изучение фауны простейших, живущих в почве, приведет еще к ряду неожиданных фактов, причем, подробно изучив их образ жизни, мы будем в состоянии выяснить их роль в жизни почвы и в связи с этим — взаимоотношения между ними и высшими растениями.

Таким образом, систематическая идентификация почвенных видов встречает известные трудности. Необходимо отметить бедность специальной литературы по систематике почвенных простейших. Нет «Определителя простейших почв СССР». Наиболее полная сводка почвенных простейших с рисунками и краткими описаниями видов, обнаруженных различными исследователями в почвах СССР, приведена в монографии В. Ф. Николюка и Ю. Г. Гельцера «Почвенные простейшие СССР» (1972). Список простейших включает 293 вида, относящиеся к 196 родам, 45 семействам и 17 отрядам трех классов (включая почвообитающих окрашенных жгутиконосцев).

ОБНАРУЖИВАНИЕ ПРОСТЕЙШИХ В ПОЧВЕ

Изучение простейших почвы в значительной мере затрудняется из-за того, что почва представляет собой полидисперсную и гетерогенную систему и как среда обитания макро- и микроорганизмов обладает рядом специфических свойств (Гиляров, 1949; Рассел, 1955; Новогрудский, 1956; Красильников, 1958; Пошон, Де Баржак, 1960). Кроме того, населяющие почву протисты имеют исключительно разнообразное морфологическое строение и резко различаются по физиологическим функциям, что вызывает необходимость в большом разнообразии приемов и способов их исследования (Гельцер, 1962).

Кубена (Kübiena, 1938) разработал метод непосредственного микроскопического изучения микроорганизмов, находящихся на поверхности почвенных частиц или в капиллярных промежутках между почвенными отдельностями. Особенно часто обнаруживались разнообразные инфузории — Colpoda, Chilodon, Colpidium.

Мартин и Левин (Martin, Lewin, 1914) для обнаруживания активных форм простейших растирали небольшие навески почвы в растворе пикриновой кислоты. После недолгого отстаивания из частиц пены, плавающей на поверхности, приготовляли окрашенные препараты почвенных простейших. Гудей (Goodey, 1916), пользуясь гальванотропическими и термотропическими реакциями активных простейших, пытался отделить их от частиц почвы в ее водных суспензиях. П. А. Мавродиади (1925) пробовал извлекать простейших промыванием небольших количеств почвы водой в воронках.

Многие исследователи дают отрицательную характеристику приведенным методам обнаруживания и выделения почвенных простейших. А. Л. Бродский (1937) указывает, что при прямом просмотре почвы под микроскопом большое количество минеральных частиц, маскирующих простейших, и относительно малое число последних в исследуемом объеме почвы дают повод к неправильным и отрицательным заключениям.

Большой интерес для педопротозоологических исследований представляет разработанный Т. В. Аристовской и О. М. Паринкиной (1961) метод изучения естественных микроценозов почвы с помощью системы стеклянных плоскопараллельных капилляров, внутренняя поверхность которых покрыта тонким слоем питательной среды; капилляры вмонтированы в прибор — педоскоп, сконструированный Б. В. Перфильевым

и Д. Р. Габбе (1961). Капиллярные педоскопы позволили исследователям выявить некоторые формы жгутиконосцев и амеб (Аристовская, 1963; Паринкина, 1968).

Особые методы применяются для выделения и изучения почвенных раковинных корненожек — Testacida. М. С. Гиляров (1955), изучая вопрос о возможности использования раковинных корненожек для классификации болотных почв, предлагает следующую методику (с изменениями по Volz, 1951): образец почвы в 0,5 $см^3$ обрабатывается красителем (виоламинблау в 0,5-процентном растворе фенола), окрашенная проба в 25 раз разводится водой и микроскопируется в чашках Петри. Особая методика, включающая кипячение, центрифугирование и обработку глицерином, используется автором при анализе торфов. Бонне и Тома (Bonnet, Thomas, 1958) разработали оригинальную технику изолирования раковинных корненожек (Rhizopoda, Testacida) из почвы. Авторы использовали несложный прибор, основанный на принципе флотации, позволяющий выделить раковинки Testacida из водной суспензии почвы при помощи пузырьков воздуха. Данный метод позволил авторам обнаруживать богатую фауну раковинных корненожек в горных карбонатных почвах.

В ряде случаев для облегчения отыскания простейших в почве широко используются красители (Догель, Раммельмейер, Стрелков, 1927; Шульгина, 1927; Tchan, Bant, 1954). Однако Сандон (Sandon, 1927) приходит к выводу, что способ изучения простейших в окрашенных мазках почвы неудовлетворителен по причине относительно малого количества простейших. Кроме того, одновременно с клетками простейших окрашиваются и посторонние органические частички почвы; окраска простейших получается слишком грубой, не дающей возможности выявить внутреннюю структуру клеток. Существенным недостатком приведенных методов окраски почвенных мазков является и то, что на фиксированных и окрашенных стеклах невозможно наблюдать живые и активные формы простейших и изолировать их в чистые культуры.

Г. Росси (Rossi, 1928), а затем и Н. Г. Холодный (Cholodny, 1930) для изучения микроскопических обитателей почвы, в том числе и простейших, закапывали в почву стерильные предметные стекла, которые затем вынимались, фиксировались и окрашивались.

Во многих методах выделения простейших используют разнообразные жидкие и твердые питательные среды.

МЕТОДЫ ОБНАРУЖИВАНИЯ ПОЧВЕННЫХ ПРОСТЕЙШИХ С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ РАЗЛИЧНЫХ ПИТАТЕЛЬНЫХ СРЕД

А. В. Рыбалкина и Е. В. Кононенко (1957), изучая активную микрофлору почвы, модифицировали метод Росси — Холодного. Авторы наносили на предметные стекла тонкий слой агаризованной питательной среды, а затем уже закапывали стекла в почву. Пуссард (Pussard, 1967) считает, что последующая химическая обработка препаратов значительно искажает клеточную структуру, отчего невозможно с точностью идентифицировать организмы.

П. А. Мавродиади (1925) предложил закладывать в почву покровные стекла, покрытые тонким желатиновым слоем и обернутые в газовую ткань. Н. Г. Холодный (1936) разработал метод проращивания почвенной пыли на чистых, влажных покровных стеклах. Через несколько дней инкубирования в пленках воды вокруг почвенных частичек можно было наблюдать активные клетки инфузорий, жгутиконосцев и амеб. Д. М. Новогрудский (1948) использовал метод высева почвенного мелкозема на пластинки 1,5—2,0-процентного «голодного» агара для изучения почвенной микрофлоры. По наблюдениям автора, вместе с бак-

териями, грибами и актиномицетами через 2—3 дня вокруг почвенных частичек появляются разнообразные простейшие.

Дальнейшим развитием методов Холодного и Новогрудского для целей протозоологического анализа почв является метод проращивания почвенного мелкозема на тонкоагаризованных покровных стеклах во влажных камерах с последующим приготовлением постоянных окрашенных препаратов почвенного мелкозема (Гельцер, 1960). Данный метод позволяет наблюдать развитие простейших in vivo, выделять их в чистую культуру и изучать внутреннюю структуру клеток для целей видовой идентификации обнаруженных форм.

А. Л. Бродский (1937) широко использовал для изучения простейших почвы метод «капсул-ловушек». Метод основан на заложении в почву маленьких стеклянных пробирок, наполненных жидкой питательной средой. По утверждению автора, уже через 3—5 дней в капсулах появляется почвенная протистофауна, идентичная по видовому составу с простейшими, находящимися в почве. Д. М. Новогрудский (1956) рекомендует этот метод как «изящный способ быстрого определения качественного состава почвенных Protozoa».

Широко распространен метод жидких культур простейших. В жидкую питательную среду определенного состава вносится небольшое количество почвы или ее водной суспензии. Эксцистируясь, простейшие находят готовый питательный субстрат и в случае благоприятных температурных условий размножаются в большом количестве. Методы жидких культур обстоятельно изложены в ряде работ (Cunningham, 1915; Kopeloff, Goleman, 1916; Cutler, 1920; Yakimoff, Zeren, 1924; Sandon, 1927; Бродский, 1937; Kirby, 1950; Новогрудский, 1956, и др.).

Для обнаруживания почвенных простейших широко применяются среды различного состава. В. Ф. Николюк (1956) проводил посевы образцов почвы в сенной настой в смеси с почвенной вытяжкой в отношении 1 : 1. В ряде случаев в качестве среды используется чистая вода без добавления каких-либо компонентов.

Для выделения простейших из почвы, особенно Rhizopoda, не менее широко используются и различные твердые питательные среды. Ряд исследователей утверждает, что применение агаризованных (1—2%) питательных сред дает более удовлетворительные результаты, особенно при выделении почвенных амеб.

Краткий обзор существующих методов выделения и изучения почвенных простейших показывает большое разнообразие приемов и способов исследования. С одной стороны, это объясняется разнообразием морфологического строения и физиологических особенностей организмов, объединяемых в тип Protozoa, а с другой — исключительной специфичностью почвы как среды обитания простейших. «Для получения правильного представления о видах простейших какой-нибудь почвы культуры должны быть приготовлены на разнообразных питательных средах» (Sandon, 1927). К этому следует добавить еще, что для этой цели необходимо использовать и различные методы выделения простейших из почвы, так как ни один из существующих методов не может гарантировать полноты выделения всех групп почвенных простейших. Необходимо отметить значительную сложность и трудоемкость большинства методов. Отсутствие простых в употреблении и надежных методов обнаруживания простейших в почве в значительной мере препятствует в настоящее время развитию почвенной протозоологии.

МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО ПОДСЧЕТА ПРОСТЕЙШИХ

Учитывая значительную неравномерность распределения простейших в почве, что отражается на результатах их количественных подсчетов, необходимо особое внимание обратить на тщательность отбора образ-

цов почвы для анализа. Образцы почвы для протозоологических исследований отбирают по общепринятой стандартной методике для микробиологических анализов (Разумовская, Чижик, Громов, 1960). Отобранные образцы должны быть как можно быстрее проанализированы, так как хранение их вызывает существенные изменения в количественном и видовом составе протистофауны. Если образцы почвы до анализа необходимо хранить, то пакеты с пробами (не развертывая) доводят до воздушно-сухого состояния при комнатной температуре в хорошо проветриваемом и затемненном от солнца месте.

Предложены разнообразные методы прямого подсчета почвенных протистов. Они предназначены для выявления рассеянных в почве простейших без предварительного их размножения. О. Г. Шульгина (1927) модифицировала широко известный метод С. Н. Виноградского (1952) для прямого подсчета почвенных микроорганизмов: 5 *г* предварительно просеянной через сито с отверстием в 1 *мм* почвы помещают в колбочку Эрленмейера на 250 *мл* с 50 *мл* стерильной водопроводной воды. После равномерного взбалтывания в течение 5 минут и последующего покоя (1—2 секунды) для оседания наиболее грубых минеральных частиц наносят на предметное стекло с помощью стерильной градуированной пипетки 0,01 *мл* взмученной жидкости. Каплю возможно равномернее распределяют по поверхности 4 $см^2$ (для этого под предметное стекло подкладывают соответствующий трафарет из миллиметровой бумаги и дают ей подсохнуть при комнатной температуре. Затем мазок в течение 1—2 минут фиксируют в парах 2-процентной осмиевой кислоты (OsO_4), после чего препарат заливают каплей слабого раствора агара (1 : 1000) для прикрепления к стеклу более грубых частиц и окрашивают эритрозином, приготовленным по Виноградскому при комнатной температуре в течение 3—5 минут. Окрашенные препараты осторожно, но тщательно промывают в слабом токе водопроводной воды, высушивают, просветляют кедровым маслом и микроскопируют с применением иммерсионного объектива. Для долгого хранения препарат накрывают покровным стеклом, которое закрепляют асфальтовым или другим лаком. Количество обнаруженных клеток пересчитывают на 1 *г* почвы. По мнению автора, данный способ подсчета по сравнению с методом Виноградского дает примерно в два раза увеличенное количество простейших, грибов и водорослей. В. Догель, Е. Раммельмейер и А. Стрелков (1927) предложили собственную модификацию метода прямого подсчета. Ушком иглы берут небольшую порцию почвы, помещают ее на предметное стекло, разбавляют каплей воды и как можно более тонким слоем (частички почвы должны лежать в один слой, отделенные друг от друга) распределяют по поверхности стекла. На мазок наносят маленькую каплю фиксатора Шаудина (либо фиксируют его в парах осмиевой кислоты 1—2 минуты) и медленно подсушивают на воздухе, после чего заливают каплей 0,1-процентного раствора агара, которому также дают подсохнуть. Стекло окрашивают 1-процентным водным раствором эозина, при этом простейшие принимают ярко-розовый цвет, тогда как бактерии остаются бледными. Клетки жгутиконосцев сохраняют правильную овальную форму, отлично выступает бороздчатость пелликулы, хотя жгутики иногда отпадают. Для подсчета количества простейших определяют вес нанесенной почвы (по разности веса стекла до и после мазка), площадь мазка и поле зрения микроскопа и пересчитывают на 1 *г* почвы. Для получения более точных данных берут средние арифметические из нескольких весов почвенных мазков и некоторого количества клеток в данных мазках.

И. Бэнт и Дж. Тхан (Bant, Tchan, 1955) подсчитывают простейших в пяти мазках для каждого образца почвы и количество клеток устанавливают по таблицам Мак Крэди (Mc Crady, 1918). Авторы считают, что метод прямого микроскопирования более результативен по сравне-

нию с методом последовательного разведения почвы (метод жидких культур). Н. Н. Худяков (1926) также отдает предпочтение непосредственному микроскопированию почвы. Он пишет: «Если этим методом пользуются редко, то, по-видимому, только потому, что он предполагает большую опытность в микроскопии и хорошее знакомство с систематикой простейших, два качества, которые, к сожалению, редко встречаются среди работающих в области микробиологии почвы».

В практике почвенно-протозоологических исследований широко используют методы количественного подсчета, требующие предварительного размножения простейших. Для получения более достоверных данных количественный подсчет простейших следует проводить двумя методами: методом предельных разведений навески почвы жидкой питательной средой и методом агаровых пластинок с кольцами по Сингху (Гельцер, 1970). Разведения почвы готовят на жидкой питательной среде (сенной настой в смеси с почвенной вытяжкой); повторность разведений трехкратная. Общее количество простейших суммируется из числа клеток каждого обнаруженного вида, которое определяется по таблицам Мак Крэди (Аристовская и др., 1962; Николюк, Гельцер, 1972).

При подсчете по методу Сингха количество клеток отдельного вида определяют по таблицам, составленным на основании статистического метода Фишера (Fisher, Jates, 1943). Микроскопический контроль жидких культур и поверхности агаровых пластинок проводят ежедневно, начиная с 3 суток инкубации и до 30. Длительность времени анализа связана с тем, что эксцистирование различных видов происходит в разные сроки и в искусственных культурах мы имеем постоянную смену форм простейших.

Дифференцированный подсчет простейших по видам и математическая обработка позволяют получать более достоверные данные, отражающие естественную динамику численности их в почве.

МЕТОД НЕПОСРЕДСТВЕННОГО НАБЛЮДЕНИЯ ПРОСТЕЙШИХ В РИЗОСФЕРЕ РАСТЕНИЙ

Для изучения почвенных простейших непосредственно в ризосфере растений предложен метод проращивания семян на тонко агаризованных стеклянных пластинках во влажных камерах (Гельцер, 1960, 1961, 1962). В основу этого метода легли прием выращивания растений в садках, предложенный П. К. Красильниковым (1958), принцип изучения топографии распределения микроорганизмов в их естественной среде обитания (Мошковский и др., 1934), метод Н. Г. Холодного (1930) для изучения микрофлоры почвы, прием проращивания мелкозема почвы на пластинках «голодного» агара (Новогрудский, 1956).

Пластинки тонкого стекла размером 9×12 *см* тщательно отмывают в горячей воде с мылом, выдерживают несколько часов в обезжиривающем растворе $K_2Cr_2O_7$, промывают водопроводной водой и ополаскивают в дистиллированной, а затем помещают в сушильный шкаф. Чистые обезжиренные сухие пластинки протирают спиртом и стерилизуют в пламени горелки, после чего на каждую пластинку наносят 3—4 *мл* горячего «голодного» агара ($NaCl$ — 0,5 *г*; $CaCO_3$ — 1,0 *г*; агар-агар — 1,0 *г*; дистиллированная вода — 100 *мл*. Среда доводится до кипения, очищается фильтрованием и стерилизуется в автоклаве при 1 *атм*, pH равно 7,0). Пластинкам придают горизонтальное положение, и среда растекаясь равномерно по поверхности пластинки, образует после застывания тонкую прозрачную пленку. Сразу после застывания агаровой пленки на пластинку наносят почвенный мелкозем, подготовленный для анализа описанным выше способом. Через посевную воронку (Новогрудский, 1948, 1956) мелкозем равномерно распределяют по поверхности агаризованной стеклянной пластинки. Затем агаризованную по-

верхность с нанесенным мелкоземом экранируют второй стеклянной пластинкой на 0,5—1 *см* короче первой. Между обеими пластинками по краям прокладывают узкие длинные полоски стекла или тонкие стеклянные капилляры, а сами пластинки скрепляют резиновыми бандажами или перевязывают сверху и снизу тонким шпагатом.

Подготовленные таким образом пластинки складывают в пачки по нескольку штук и помещают в стеклянные сосуды с крышками, дно которых выстилают влажной фильтровальной бумагой (рис. 22). Влажные камеры помещают в термостат при температуре 20—22° С на 7—10 дней.

Попадая на влажную агаризованную пластинку, частички почвы вскоре обрастают разнообразными почвенными микроорганизмами: бактериями, грибами, водорослями, дрожжами и простейшими. Наилучшие условия для своего развития находят амебы, которые вскоре широко расселяются по поверхности пластинки. После того, как на поверхности агаровой пленки появится большое количество вегетативных клеток почвенных амеб, на верхний конец агаризованной пластинки помещают предварительно простерилизованные и наклюнувшиеся семена растений. Затем пластинки заворачивают в черную бумагу и помещают в наклонном положении во влажные высокие стеклянные камеры, освещенные дневным светом.

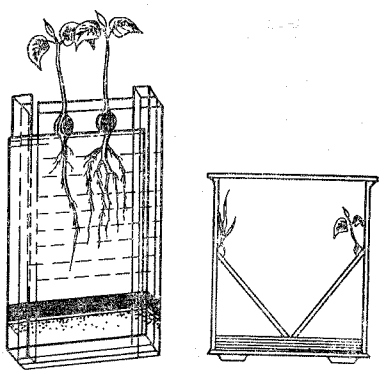


Рис. 22. Прибор для наблюдений за ростом корневых систем растений и почвенными организмами

Вскоре семена прорастают, а в силу того, что пластинки находятся в наклонном положении, корни проросших семян плотно прижимаются к агаризованной поверхности стеклянной пластинки, причем корневая система нормально ветвится, образуя массу тонких боковых корней и корневых волосков. Корневые системы растений приходят в тесный контакт с частичками почвенного мелкозема и с массой микроорганизмов, развивающихся вокруг этих частиц на агаровой пленке. Сняв черную бумагу и не разнимая стекол, в любой момент можно просмотреть под микроскопом интересующий участок ризосферы растений, не нарушая цельности корневой системы, стерильности препарата и не подсушивая тонкий слой агара. Изменяя плотность, толщину и состав агаровой среды, можно добиться преимущественного развития тех или иных групп почвенных простейших и изучать их взаимодействие с ризосферой исследуемого растения и прочей микрофлорой.

С помощью микроманипулятора удается изолировать из ризосферы проростков и даже снимать непосредственно с поверхности корней и выделять в чистую культуру отдельные вегетативные клетки различных почвенных амеб.

При изучении динамики взаимоотношения чистых культур почвенных амеб с ризосферами различных культурных растений вместо мелкозема можно высевать на агаровую пленку в виде тест-газона культуры амеб совместно с Bacterium aerogenes или Azotobacter chroococcum, которые используют как пищевой материал для амеб.

В тех случаях, когда необходимо приготовить постоянные окрашенные препараты, вырезают интересующий участок пластинки с помощью алмаза или роликового стеклореза, фиксируют этот участок в парах 1-процентной осмиевой кислоты 2—3 минуты, подсушивают на воздухе и окрашивают 1-процентным карболовым эритрозином по методу Виноградского.

Количественный учет простейших в ризосфере растений, выращенных на тонко агаризованных стеклянных пластинках, проводится методом подсчета числа вегетативных клеток и цист в 100 полях зрения микроскопа при объективе ×20 и окуляре ×10 с последующим пересчетом полученного числа на 1 *см*² поверхности каждой агаризованной пластинки.

МЕТОД ПОЛУЧЕНИЯ МОНОКСЕННЫХ БАКТЕРИОЛОГИЧЕСКИ ЧИСТЫХ КУЛЬТУР ПОЧВЕННЫХ АМЕБ

Для получения чистых культур почвенных амеб (Гельцер, 1961) модифицировали метод Сингха (Singh, 1950) изолирования единичной вегетативной клетки или цисты на помещенный во влажную камеру агаровый блок с колонией азотобактера. Для этого мелкозем исследуемой почвы высевают на пластинки «голодного» 1,5-процентного агара в

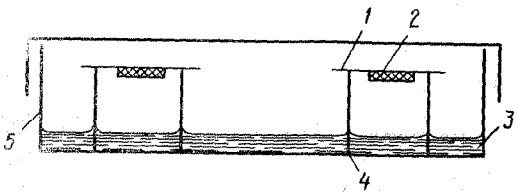


Рис. 23. Влажная камера для выделения чистых культур амеб

1 — покровное стекло; *2* — агаровый блок; *3* — вода; *4* — стеклянное кольцо; *5* — чашка Петри

чашках Петри, которые затем ставят в термостат при 23—25° на трое суток. На поверхности агаровой пластинки амебы нормально размножаются. Затем с помощью микроманипулятора ММ-1 переносят одну тщательно отмытую в нескольких стерильных водах вегетативную клетку или цисту амебы на блок Эшби-агара с колонией азотобактера. Агаровые блоки находятся внутри стеклянных влажных камер в чашках Петри. Камеры (рис. 23) представляют собой кольца высотой 10 *мм* и диаметром 15—20 *мм*, нарезанные из стеклянных трубок и помещенные в чашки Петри с небольшим количеством стерильной воды на дне. Кольца закрывают сверху покровным стеклом, на нижней стороне которого находится агаровой блок с протозойной клеткой. Через пять — восемь суток из одной клетки развивается культура амеб, которую в дальнейшем периодически пересевают на пластинки Эшби-агара с газоном азотобактера.

Преимуществом данного метода является то, что можно следить сквозь покровное стекло и тонкий слой агара за развитием культуры, не подвергая последнюю заражению.

Стерильные культуры почвенных амеб получают при помощи следующей методики. Смешанную культуру амеб и азотобактера выращивают в течение двух суток при 28° на среде Эшби-агар в чашках Петри. За это время на поверхности среды появляется плотный газон из большого количества активных амеб и клеток азотобактера. Затем убивают клетки азотобактера, вводя при тщательном перемешивании в чашку Петри 1 *мл* водного раствора сернокислой соли стрептомицина, содержащей 10 тысяч единиц активного антибиотического вещества. После 12-часового выдерживания чашки в термостате при 28° все клетки азотобактера оказываются убитыми. Культура считается бактериологически чистой, если контрольный пересев бактериальной суспензии из этой чашки на агаризованную среду Эшби не дает роста азотобактера. На амеб указанная выше доза стрептомицина угнетающего действия не оказывает.

МЕТОД ИЗУЧЕНИЯ ВЛИЯНИЯ ФИТОНЦИДОВ НА ПРОСТЕЙШИХ

Б. П. Токин (1948) называет фитонцидами бактерицидные, протистоцидные и фунгицидные вещества, продуцируемые высшими и низшими растениями и относящиеся к защитным средствам растительных орга-

низмов. Фитонцидными свойствами обладает сок растений, кашица из растертых тканей различных органов растений. Особенно сильным протистоцидным действием отличаются растертые корни. Например, кашица из листьев Paeonia anomala (марьин корень) сохраняет фитонцидность в течение 25 минут стояния на воздухе; кашица из корня продуцирует смертельные для Protozoa вещества в течение более двух суток. Ткани луковицы лука репчатого в два-три раза протистоцидnее, чем листья; пары луковицы чеснока убивают протистов в течение 28 часов. Токин предложил несложный метод для выявления протистоцидного действия растительных тканей. На дно чашки Петри в часовом стекле помещают кашицу из растертых растительных тканей; над часовым стеклом на невысоких подставках в горизонтальном положении кладут предметное стекло, которое на нижней поверхности несет каплю культуры с простейшими. О протистоцидной активности растительных кашиц судят по времени остановки движения или распада протозойных клеток. Автор подвергал воздействию фитонцидов различные виды свободноживущих и паразитических Protozoa, среди которых Amoeba radiosa, Oxytricha sp., Spirostomum teres, Stilonichia mytilus — постоянные обитатели почвы. Протистоцидные свойства различной силы показали около 400 высших растений из 49 семейств.

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОТИСТОЦИДНОЙ АКТИВНОСТИ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

При изучении взаимоотношения почвенных Protozoa с бактериями, грибами, актиномицетами и другими населяющими почву микроорганизмами возникает необходимость определения протистоцидной активности почвенной микрофлоры в лабораторных условиях in vitro. В одних случаях определяется протистоцидный титр культуральной жидкости, в других — изучается непосредственное воздействие микроорганизмов на протозойные клетки.

При использовании инфузорий и жгутиконосцев в качестве тест-объектов для определения токсических свойств нативных жидкостей или водных растворов разнообразных биологически активных веществ за критерий действия принимают время (в минутах) остановки движения 50% инфузорий ($БО_{50}$). В маленькую каплю на предметном стекле отсаживают из накопительной культуры с помощью тонко оттянутой пипетки 10 активных инфузорий (или клеток жгутиконосцев), добавляют к инфузориям каплю исследуемой культуральной жидкости и по секундомеру отмечают время остановки движения половины животных. Для более подробного микроскопического изучения экспозицию инфузорий в исследуемой жидкости проводят во влажной камере, которой служит предметное стекло с лункой или стеклянное кольцо высотой 8—10 *мм*, наклеенное на предметное стекло. В этом случае капли жидкости с инфузориями помещают на покровное стекло, которое затем переворачивают и наклеивают вазелином на верхний обрез кольца. Отмечают изменения ритма работы ресничек, разрушение пелликулы, изменения формы клетки и другие характерные признаки цитотоксического действия испытуемых жидкостей (Гельцер, 1967).

Для определения протистоцидного титра готовят последовательный ряд разведений нативной жидкости стерильной водой, в качестве контроля берут стерильную питательную среду для выращивания исследуемого микроорганизма и стерильную воду или нормальный солевой раствор. Опыты ставят в 10-кратной повторности.

Экспозицию вегетативных клеток амеб в испытуемых растворах проводят от нескольких часов до одних суток при 28° в центрифужных пробирках, затем клетки промывают и для выявления цитолизирующего действия жидкости окрашивают водными растворами нейтрального

красного (1 : 100 000), эозина (1 : 50 000) и другими красителями, после чего микроскопируют.

Для определения воздействия испытуемых жидкостей либо их разведений на жизнеспособность амеб экспонированными в жидкости клетками последних инокулируют суточные колонии Bacterium coli на пластинках «голодного» агара. Через сутки проверяют состояние колоний и учитывают те из них, в которых произошло массовое размножение амеб. Отсутствие размножения амеб показывает, что вегетативные клетки убиты при воздействии на них растворами биологически активных веществ.

Для контроля за эксцистированием обработанные культуральными жидкостями цисты амеб высевают на поверхность тонкой агаровой пластинки в чашки Петри. Под микроскопом подсчитывают число внесенных цист, а затем через сутки инкубации при 28° определяют число цист и вегетативных клеток; находят процент эксцистировавшихся клеток и коэффициент размножения. Последняя величина представляет собой отношение общего числа простейших (цист и вегетативных клеток вместе) через сутки инкубации к внесенному первоначально числу цист и показывает интенсивность размножения амеб в опыте. Перед испытанием на биотесты культуральную жидкость нейтрализуют 0,1 н. раствором NaOH до pH 6,5—7,0.

Показано (Гельцер, 1967), что культуральные жидкости почвенных грибов Penicillium brefeldianum, Aspergillus ochraceus, а также Actinomyces levoris обладают сильным протистоцидным действием. Полностью прекращаются все жизненные функции клеток: образование псевдоподий, эксцистирование, движение ресничек, работа сократительных вакуолей, захватывание пищевых комков, выбрасывание из клетки экскреторных частиц и т. д. Цитоплазма мертвых клеток становится грубозернистой, глыбистой; эктоплазма не дифференцируется от эндоплазмы, и органоиды клетки при микроскопировании неразличимы. Водный раствор нейтрального красного равномерно окрашивает цитоплазму мертвых амеб в интенсивно-розовый цвет; у нормальных живых амеб лишь отдельные гранулы в эндоплазме окрашиваются в оранжевый цвет.

Для выявления подавляющего действия актиномицетов на почвенные амебы и амебоидные стадии жгутиконосцев горячий Эшби-агар очень тонким слоем (не более 1 *мм* толщиной) разливают по чашкам Петри. Сразу после застывания агара по пластинке размазывают шпателем каплю суспензии смешанной культуры амеб и азотобактера и накладывают блоки с актиномицетами. Через двое суток инкубации при 28° чашки фиксируют в парах 1-процентной осмиевой кислоты в течение 2 минут, затем блоки снимают и пластинки подсушивают при 45—50°. Сухие агаровые пленки в чашках Петри окрашивают в течение 5 минут 1-процентным карболовым эритрозином, тщательно промывают в слабом токе водопроводной воды и подсушивают на воздухе. Трофически активные клетки амеб окрашиваются в светло-розовый цвет, покоящиеся формы амеб — в темно-розовый, цисты амеб и ядра вегетативных клеток — в темно-красный, тогда как клетки азотобактера остаются бесцветными.

Для контроля используют смешанную культуру азотобактера и амеб, предварительно обработанную раствором стрептомицина. После обработки антибиотиком испытываемая культура содержит большое количество амеб и лишь незначительное число инактивированных клеток азотобактера, который при последующих пересевах не дает роста.

Для получения большого количества вегетативных клеток почвенных амеб используют совместную чистую культуру последних с азотобактером, предварительно выдержанную в течение одного месяца в инцистированном состоянии на пластинках Эшби-агара. При внесении

капли суспензии этой культуры на пластинку Эшби-агара с 0,5% сахарозы через двое суток развиваются мощные скопления трофически активных амеб. Уменьшение сахарозы в среде Эшби препятствует чрезмерному развитию азотобактера.

ВИДОВОЕ ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОСТЕЙШИХ

Видовое определение протистов проводят при микроскопировании культур простейших в разведениях и выделенных из них клоновых культур, которые также поддерживают на жидкой (сенной отвар+почвенная вытяжка) и плотной (питательный агар) средах. Для идентификации обнаруженных форм каплю с простейшими помещают на предметное стекло и накрывают покровным стеклом. Движение инфузорий и жгутиконосцев замедляют с помощью вязкого водного настоя айвовых семечек (или агар-агара). Для прижизненного окрашивания применяют водные растворы метиленового синего, метиленового зеленого и нейтрального красного. Работу ресничек, жгутиков и пищеварительных вакуолей наблюдают в слабых разведениях туши. Для фиксирования и выявления цитологических структур объекты обрабатывают парами осмиевой кислоты (1-процентный водный раствор OSO_4) или фиксатором Шаудина. Ядро выявляется при окрашивании 0,1-процентным раствором метиленового зеленого в 1-процентной уксусной кислоте; реснички и жгуты окрашивают йодной тинктурой. При прибавлении 2—4-процентного раствора соды очень рельефно выступает ресничный аппарат, различные эктоплазматические образования, а также строение рта и глотки. Все обнаруженные формы инфузорий, жгутиконосцев и амеб, а также их цисты зарисовывают и микрофотографируют; рисунки выполняют с живых объектов при увеличении микроскопа ×900—1500, зарисовки с препаратов делают с помощью рисовального аппарата.

Видовому определению амеб предшествует выделение их в чистую культуру; подробное морфологическое описание вегетативных форм, стадий покоя и цист, развивающихся на агаризованной и в жидких средах; приготовление постоянных препаратов, окрашенных гематоксилином, а также обработанных по методу Фёльгена. Вегетативные клетки почвенных амеб внешне не имеют существенных различий, поэтому в смешанной культуре, особенно на агаровых пластинках, их очень трудно различать. Для распознавания трофически активных стадий этих амеб очень важно появление жгутиконосных форм в жидкой среде. Единственным безошибочным приемом для отличия амебоидных стадий жгутиковых от амеб является наблюдение исследуемых форм в висячей капле во влажной камере, где формируются плавающие стадии жгутиконосцев.

Однако одни лишь морфологические признаки недостаточны для видовой идентификации, поэтому большое значение в исследованиях уделяют тонкому цитологическому строению протозойных клеток. Окраска препаратов гематоксилином позволяет получить четкие картины состояния покоящегося (интерфазного) ядра. Однако для изучения фаз кариокинеза этот метод оказывается слишком грубым, поэтому необходимо воспользоваться методом Фёльгена. С помощью реакции Фёльгена в клетках, после гидролиза в соляной кислоте и окрашивания фуксин-сернистой кислотой (реактив Шиффа), выявляют компоненты, содержащие дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК). Дальнейшее тщательное микроскопирование с масляной иммерсией окрашенных препаратов позволяет выявить существенные отличия в поведении ядерных элементов амеб в различные фазы кариокинеза.

Для приготовления препаратов амеб с делящимися ядрами берут двух-, трехсуточные чистые культуры амеб с азотобактером, которые

предварительно пересевают два-три раза каждые 24—48 часов (Singh, 1950). Препараты изготовляют методом отпечатков. Для этого из агаровой пластинки с культурой в чашке Петри вырезают небольшой блок, который накладывают содержащей амеб стороной на предметное стекло. Затем агаровый блок осторожно удаляют, а на стекле остается отпечаток, который фиксируют смесью Шаудинна (насыщенного раствора сулемы две части, спирта 96° или абсолютного одна часть). Препараты окрашивают железным гематоксилином по методу Добелла в модификации Штепанека (Štěpánek, 1956); в качестве протравы используют молибденовокислый аммоний ($MoO_4/NH_4/_2$); окраску проводят полупроцентным водным раствором гематоксилина. Указанный метод дает хорошие результаты, не требует дифференцирования и занимает не более полутора часов.

Окраску препаратов по Фёльгену проводят в модификации Рафалько (Rafalko, 1946) для выявления мелких и диффузных хроматиновых элементов.

Систематическое определение почвенных видов проводят по руководствам для фауны свободноживущих Protozoa. Существуют определители голых амеб (Lepsi, 1960), для раковинных корненожек (Bartoš, 1954; Bonnet, Thomas, 1960), для солнечников (Dahl, 1968). Для определения жгутиконосцев приходится прибегать к ряду руководств; из них на русском языке «Определитель низших растений», в котором приводятся ключи для бесцветных форм классов Pantostomatinae и Protomastiginae, и «Определитель пресноводных водорослей СССР» для окрашенных и небольшой части бесцветных форм. Существует ряд иностранных работ по жгутиковым. Инфузории определяют по А. Калю (Kahl, 1930—1935).

ГЛАВА XI

ИЗУЧЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Микроорганизмы составляют самостоятельный компонент биогеоценоза и играют в нем важную и своеобразную роль, во многом определяя специфику превращения веществ. Изучается микробоценоз при помощи специфических микробиологических методов. Принято считать, что характер складывающихся в тех или иных условиях микробных сообществ в первую очередь определяется особенностями почвы, растительного покрова, особенностями климата и т. д. Однако фактического материала, расшифровывающего эти положения, еще явно недостаточно. Необходимо не только накапливать фактический материал, подтверждающий эти положения, но и дальше разрабатывать микробиологические методы для разрешения этого вопроса.

В биогеоценозах микроорганизмы широко встречаются во всех его компонентах. Общий вес протоплазмы микробов во много раз больше веса протоплазмы животных и, вероятно, составляет почти половину живой протоплазмы, существующей на Земле.

Значение микробов очень велико не только в превращении соединений углерода, но и в превращении почти всех элементов, важных для живых организмов: азота, фосфора, калия, серы, железа и т. д. Иногда микробы обладают уникальными функциями по сравнению с другими организмами. В настоящее время при помощи меченых атомов показано, что только микроорганизмы или микроорганизмы в симбиозе с высшими растениями способны фиксировать атмосферный азот. Вероятно, этот процесс осуществляют только прокариоты. Роль микробов очень велика на всех этапах превращения азота и его соединений. Они проводят азотфиксацию, аммонификацию, нитрификацию и денитрификацию, важную роль они выполняют и в трансформации сложных азотсодержащих органических соединений.

В мире микроорганизмов существует поразительное разнообразие типов обмена веществ. Почти в любом биогеоценозе распространены такие различные микробы, как автотрофы и гетеротрофы, аэробы и анаэробы, термофилы, мезофилы и психрофилы, прототрофы и ауксотрофы. В каждом биогеоценозе, как правило, будут встречаться самые разнообразные бактерии, актиномицеты, вирусы, грибы, микроскопические водоросли, микроскопические животные и т. д. Это обусловлено во многом тем, что среда для развития микроорганизмов представляет собой микросреду. Сотни и тысячи различных микросред содержатся в каждом грамме почвы и в других компонентах биогеоценоза.

Изучение микробоценозов требует применения самых различных методов. Цель настоящей главы — ознакомить широкий круг исследователей различных специальностей, изучающих биогеоценозы, с основными методическими подходами, которые существуют в микробиологии.

Незнакомый с микробиологической техникой человек не может самостоятельно провести все необходимые исследования микрофлоры. Для проведения даже самых элементарных микробиологических работ требуется довольно сложная аппаратура: микроскопы со специальными осветителями, автоклавы, термостаты, сушильные шкафы, специальная микробиологическая посуда: чашки Петри, градуированные пипетки, шпатели, колбы, пробирки, предметные и покровные стекла для микро-

скопирования, ряд реактивов и т. д. Обычно требуются стационарные условия для проведения микробиологических работ. Необходимо строгое соблюдение правил стерильности в работе и ряда других специальных навыков. Для проведения работы необходимы специалисты: бактериологи, микологи, альгологи, протистологи, специалисты по актиномицетам и т. д., или люди, прошедшие специальную предварительную подготовку в микробиологических лабораториях.

При изучении биогеоценоза необходимо составить представление о величине микробоценоза (количестве слагающих его микроорганизмов и их массе), изучить интенсивность и направленность отдельных процессов, вызываемых микроорганизмами, установить групповой и видовой состав микробов, слагающих ценоз. Особое место уделяется изучению взаимоотношений, складывающихся между отдельными микроорганизмами, между микроорганизмами и растениями и между микроорганизмами и животными (симбиоз, антагонизм, метабиоз и т. д.).

О количестве и биомассе микроорганизмов судят на основании данных прямых микроскопических методов (метод Виноградского, люминесцентная и электронная микроскопия). Об активности микрофлоры можно составить представление, определяя потребляемый кислород или образуемую углекислоту, термогенез, а отчасти определяя ферментативную активность почв. Далее обычно приступают к более подробному изучению микробоценоза, расчленяя его на части. Некоторые прямые микроскопические методы (метод стекол обрастания Холодного, метод капилляров Перфильева и Габе, электронно- и люминесцентно-микроскопический метод) дают возможность наблюдать микробные ценозы, видеть отдельные компоненты этих ценозов и изучать взаимоотношения, складывающиеся между растительными и животными организмами.

Для более подробного знакомства с микроорганизмами их необходимо выделить на питательных средах. На таких средах учитывают отдельные группы микроорганизмов, например гетеротрофных аэробных бактерий-аммонификаторов на мясо-пептонном агаре, некоторых плесневых грибов на подкисленном сусло-агаре, некоторых актиномицетов на крахмало-аммиачной среде и т. д. Этот учет часто неправильно называют учетом общего количества микробов почвы. Следует помнить, что на любую питательную среду удается выделить не более нескольких процентов от того количества микробов, которое обнаруживается прямыми микроскопическими методами. Наибольшее количество микроорганизмов выделяется на бедных питательных средах, содержащих вытяжки из почвы или непосредственно почву.

Для учета роли микроорганизмов в биогеоценозе необходимо изучить групповой состав микроорганизмов: различные группы микробов, участвующих в превращениях соединений углерода (сахаров, гемицеллюлоз, крахмала, пектина, целлюлозы, лигнина, жиров и восков, углеводородов и т. д.), соединений азота (учет микробов азотфиксаторов, аммонификаторов, нитрификаторов, денитрификаторов и т. д.). Часто изучаются микроорганизмы, окисляющие и восстанавливающие соединения серы, железа, марганца и других элементов. Изучают микробов, участвующих в превращении органических и минеральных соединений фосфора, интенсивно разрушающих минералы и горные породы. Большое значение имеет изучение роли микроорганизмов в синтезе и разрушении почвенного гумуса.

Обычно перечисленные превращения веществ, вызываемые микроорганизмами, не изучают все одновременно. В зависимости от специфики биогеоценоза и цели исследования выбирают определенные наиболее интересные в данных условиях группы микробов.

Наиболее часто изучают микроорганизмы, связанные с циклом превращений соединений азота, и целлюлозоразрушающие микроорганиз-

мы. Изучение этих групп микроорганизмов дает возможность судить об интенсивности и направленности ряда микробиологических процессов в почвах.

В случае изучения ценозов с преобладанием восстановительных процессов следует особое внимание уделить изучению анаэробных микробов. Это прежде всего относится к возбудителям анаэробного разрушения клетчатки, к сульфатредуцирующим бактериям, анаэробным азотфиксаторам и др. При больших поступлениях закисных соединений железа или сероводорода и водорода обычно устанавливают наличие хемоавтотрофных микроорганизмов-железобактерий, серных, водородных бактерий и др. При близком залегании нефти часто устанавливается специфика в содержании микроорганизмов, способных усваивать газообразные и жидкие углеводороды.

При изучении подзолистых почв особое внимание нужно уделить изучению микроорганизмов, использующих комплексные соединения фульвокислот с железом, марганцем и алюминием, при изучении черноземов — выделению микробов, использующих гуматы кальция.

До сих пор недостаточное внимание уделяется изучению видового состава микроорганизмов и определению степени распространения и численности каждого вида. Между тем при изучении биогеоценозов эта работа совершенно необходима.

Исследование микрофлоры необходимо проводить в динамике. Иногда микробиологические анализы делают один раз за сезон, но при подробных исследованиях их необходимо делать через 5—15 дней.

В настоящем руководстве говорится в основном о сапрофитных микробах. Однако при изучении биогеоценозов следует учитывать, что в них, как правило, содержится некоторое количество патогенных и фитопатогенных микроорганизмов. Они могут находиться в растениях, в теле животных, в почве, в воде и в атмосфере. Часто они имеют большое значение в жизни биогеоценоза и их приходится тщательно изучать.

Наиболее разнообразен и обилен мир почвенных микроорганизмов. Поэтому их изучению следует уделять особое внимание.

ОТБОР И ПОДГОТОВКА ПОЧВЕННЫХ ОБРАЗЦОВ ДЛЯ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОГО АНАЛИЗА

К отбору почвенных образцов, как и образцов других субстратов, нужно относиться с большим вниманием, так как все последующие результаты будут зависеть от того, насколько правильно были собраны образцы.

Так как микроорганизмы распределены в почве крайне неравномерно, макро- и микроочагами, то необходимо анализировать большое число индивидуальных образцов. В этом случае исследователь получает представление не только о среднем количестве микроорганизмов, но и о размахе колебаний качественного и количественного состава микробов в отдельных точках. Очень сильно количество микроорганизмов колеблется на отдельных участках целинных почв, например лесных. К сожалению, эти рекомендации часто не могут быть выполнены практически из-за громоздкости микробиологических экспериментов. Можно с пробной площади брать три или пять образцов и анализировать их отдельно. В этом случае получаются некоторые данные об очаговости в развитии микроорганизмов. Для получения представления о среднем количественном и качественном составе микрофлоры иногда анализируют тщательно отобранный средний почвенный образец, который составляется смешиванием трех — семи индивидуальных проб весом по 100—200 *г*. Образцы почвы отбирают в стерильные пергаментные пакеты или в стеклянные банки с ватными пробками. Пробы с поверхности

берут следующим образом. Из толстого слоя почвы, вынутого лопатой, при помощи почвенного ножа отбирают образец. Перед взятием пробы нож тщательно очищают, обтирают ватным тампоном, смоченным спиртом, затем тампон зажигают и обжигают нож в пламени. Можно ограничиться многократным втыканием ножа в почвенный горизонт, из которого будет взят образец. При исследовании микрофлоры разных горизонтов почв образцы берут из почвенного разреза. Разрез должен быть вырыт непосредственно перед взятием образцов. Образцы обычно берут из той части почвенного горизонта, в котором морфологические признаки, присущие данному горизонту, выражены наиболее типично.

Часто отдельно анализируют ризосферную почву. Здесь микробов содержится гораздо больше и они отличаются по качественному составу. Растения (до 10 экз. и более) подкапывают лопатой и после извлечения из почвы стряхивают с корней непрочно удерживающуюся на них почву и оставляют почву, прочно связанную с корнями. Затем корни срезают в стерильный пергаментный пакет, который немедленно доставляют в лабораторию, где проводится микробиологический анализ.

Микробиологические исследования должны быть сделаны в день взятия образцов, так как при хранении влажных образцов состав микроорганизмов в них сильно изменяется. При невозможности проведения анализа в ближайшие сутки прибегают к высушиванию образцов и затем исследуют сухие образцы. Следует иметь в виду, что в сухих образцах обнаруживается гораздо меньше микроорганизмов и, что особенно важно, искажаются соотношения между отдельными группами микроорганизмов. Если все-таки высушивание необходимо, то проводить его следует непосредственно после взятия образцов при температуре не выше 30°. Хранить сухие образцы нужно в стерильных пергаментных пакетах, заложенных в полотняные мешочки.

ИЗУЧЕНИЕ МИКРООРГАНИЗМОВ ПРИ ПОМОЩИ ПРЯМЫХ МИКРОСКОПИЧЕСКИХ МЕТОДОВ

Метод Виноградского

Микробиолог лишен возможности видеть объекты своего наблюдения невооруженным глазом и, чтобы приблизиться к положению ботаника, изучающего растения даже наиболее простыми методами, ему необходимо вооружиться микроскопом с иммерсионными объективами, а часто и новыми специальными микроскопами — люминесцентным и электронным. При рассмотрении микроорганизмов почвы необходимо не только применять микроскопию, но и прибегать к методам фиксации и окрашивания объектов.

Очень часто для прямого микроскопического изучения почвы применяют метод С. Н. Виноградского, причем обычно пользуются модификацией этого метода, предложенной О. Г. Шульгиной. Тщательно отобранную среднюю пробу почвы весом в 5 *г* помещают в 250-миллилитровую колбу, содержащую 45 *мл* воды. Колбу энергично встряхивают 5 минут, в течение нескольких секунд дают осесть наиболее крупным почвенным частицам и затем пипеткой с точно вымеренной величиной капли наносят одну каплю на поверхность чистого обезжиренного предметного стекла. Одновременно с каплей суспензии на стекло наносят каплю 0,1-процентного очищенного агара. На стекле, на которое наносят суспензию, предварительно отмечают прямоугольник площадью 8 *см*^{2}. Ширина прямоугольника равняется ширине стекла. Нанесенную взвесь при помощи покровного стекла перемешивают и равномерно распределяют по поверхности всего прямоугольника. Препарат подсушивают, фиксируют 95-процентным этиловым спиртом или парами осмия и окрашивают карболовым эритрозином (5 *г* карболовой кислоты и 5 *г* эритрозина на 100 *мл*

воды). Окрашивание, в зависимости от качества краски, продолжается от 1 часа до суток. Чтобы во время окрашивания препараты не высыхали, их помещают в эксикатор или кристаллизатор или погружают в маленькие стаканчики с краской. Краску смывают, последовательно погружая стекла в четыре-пять стаканов с водой. Препараты высушивают и помещают под микроскоп (масляная иммерсия, 90×). Необходимо приготовить несколько повторных стекол, не менее пяти.

Расчет количества клеток в 1 *г* воздушно-сухой или абсолютно сухой почвы проводят по формуле:

$$A \cdot 8 \cdot 10^9 \ (P+100)/БВГ,$$

где A — общее количество учтенных на стекле клеток; $Б$ — площадь поля зрения (в *мк*) (определяется при помощи объектмикрометра); $В$ — объем нанесенной суспензии (*мл*); $Г$ — количество просчитанных полей зрения; P — влажность почвы (в %).

После проведения количественного учета микроорганизмов обычно пытаются вычислить величину биомассы микроорганизмов в почве. Для этого нужно знать среднюю величину клетки микроорганизма. Эту величину можно получить после измерения под микроскопом размеров клеток, встречающихся в данной почве, правда, такие измерения не могут быть очень точными. Затем количество клеток в 1 *г* почвы умножается на средний объем клетки и на их удельный вес ($d=1{,}1$). Часто делают пересчет количества биомассы в тоннах на 1 *га*, вычисляют вес живых клеток и вес сухих клеток.

Расчет количества микроорганизмов на 1 *г* почвы не дает возможности вскрыть специфику количественного распределения микроорганизмов по почвенным типам. Пересчет необходимо вести на весь профиль почвы. При учете количества микроорганизмов вести пересчет на 1 *га* неудобно, так как получаются очень большие цифры. Мы рекомендуем проводить пересчет на 1 *см*^{2} поверхности почвы, учитывая количество микроорганизмов во всех генетических горизонтах вплоть до почвообразующей породы.

Расчет количества микроорганизмов в определенном слое почвы или в генетическом горизонте следует проводить по формуле:

$$M = абд,$$

где M — количество микроорганизмов в данном горизонте в расчете на 1 *см*^{2} поверхности этого горизонта; $а$ — количество микроорганизмов в 1 *г* почвы; $д$ — объемный вес почвы, т. е. удельный вес почвы с ненарушенной структурой; $б$ — мощность генетического горизонта или слоя почвы (в *см*). Затем следует суммировать количество микроорганизмов, определенное в разных горизонтах:

$$M_{общ} = M_A + M_B + M_C,$$

где M_A, M_B, M_C — количество микроорганизмов в последовательных слоях или почвенных горизонтах.

Метод Штруггера с использованием люминесцентной микроскопии в модификации Звягинцева

Люминесцентный метод подсчета микроорганизмов в почве в настоящее время наиболее точен. Подсчет микробов проводится после окрашивания почвы водным раствором акридина оранжевого, который берется в концентрации 1 : 1000—1 : 5000. При рассмотрении окрашенной почвенной суспензии в люминесцентный микроскоп МЛ-2 почвенные частицы светятся красным, а клетки микробов (бактерий, актиномицетов, грибов, дрожжей, простейших и других микроскопических животных) — зеленым. При использовании описываемой модификации этот метод имеет

следующие преимущества по сравнению с методом Виноградского: 1) клетки микроорганизмов гораздо легче отличить от почвенных частиц, 2) используется падающий свет, и это дает возможность видеть не только свободные клетки, но и клетки, адсорбированные на поверхности почвенных частиц и микроагрегатов, 3) рассматриваются прижизненно окрашенные клетки, 4) можно, хотя бы частично, дифференцировать живые и мертвые клетки, находящиеся в почве. Обычно живые клетки светятся зеленым, а мертвые красным. Правда, это правило выполняется не для всех микроорганизмов и только при соблюдении ряда дополнительных условий (Михайлов, Дьяков, 1961).

Водоросли и другие микроорганизмы, содержащие хлорофилл, и с акридином оранжевым, и без него светятся красным. От почвенных частиц их отличить довольно легко, так как оттенок красного свечения тех и других различен. Для изучения водорослей этот метод особенно ценен, так как при их изучении почва вообще не подвергается обработке красителем.

Подсчет количества клеток проводят в счетных камерах, имеющих глубину не более 25 *мк*, и в счетных капиллярах Б. В. Перфильева. Микроскопирование препарата проводят с объективами 90× и 60×. Применяют специальное нефлуоресцирующее масло. Окрашивание проводят за 10—20 минут до рассмотрения препарата. Очень важно точно подобрать оптимальную концентрацию акридина оранжевого для каждого почвенного образца. Для этого приготовляют ряд пробирок с уменьшающейся концентрацией окраски и в каждую вносят одинаковое количество почвенной суспензии. Обычно испытывают концентрации 1 : 1000, 1 : 2000, 1 : 3000, 1 : 4000 и 1 : 5000 и выбирают лучшую.

Электронно-микроскопический метод по Никитину

Современные электронные микроскопы с разрешением 2—5 Å позволяют отличить мельчайших микроорганизмов в почвенной суспензии и определить их численность (Никитин, Макарьева, 1970). Работа Д. И. Никитина показала, что в почвах содержится множество новых форм микроорганизмов, которые не определяются с помощью других методов. При применении методов предварительного диспергирования почвы и десорбции микроорганизмов (Звягинцев, 1969) с помощью электронной микроскопии удается подсчитать наибольшее по сравнению с другими методами количество микробов.

Подвергнутую диспергированию почвенную суспензию помещают в стерильный мешочек из синтетического полупроницаемого материала и подвергают диализу в стерильной дистиллированной воде в течение 3—12 часов. Мешочки для диализа, прикрепленные к стеклянному кольцу, закрывают ватной пробкой, а весь стакан — ватой, смоченной толуолом. После диализа взвесь наносят на пленки-подложки для электронного микроскопа. Разведение почвенной суспензии подбирается эмпирически. Мутность суспензии должна быть примерно в 10 раз более высокой по сравнению с применяемой при работе со световым микроскопом. Для нанесения капель суспензии используют стерильные микропипетки объемом 0,1 *мл* с оттянутым до капилляра концом. Перед отбором суспензии в пипетку ее конец покрывают тонким слоем стерильного вазелина при помощи простерилизованной полоски фильтровальной бумаги. Слой вазелина препятствует затеканию взвеси на нижнюю часть пипетки и образованию капель избыточного объема.

Для изготовления препаратов, предназначенных для количественного учета, отбирают сетки с одинаковыми диаметрами полей зрения (диаметром 3000—3400 *мк* и квадратными отверстиями со стороной квадрата, равной 30 *мк*) при просмотре в бинокулярном микроскопе (МБС-1). На сетку наносят каплю объемом 3—8 *мкл*. При нанесении

капли пипетку следует держать под углом 30—40° к плоскости сетки. Расстояние среза капилляра от пленки колеблется в пределах 5—8 *мм*. Капля, сформировавшаяся на кончике пипетки, не переливается на сетку, а падает, образуя небольшую сферу, не выходящую за края сетки. В противном случае сетки выбраковывают. После высыхания капель препараты оттеняют металлом (хромом или окисью вольфрама) и просматривают в электронном микроскопе.

Перед нанесением капель сетки одной партии с коллодиевыми пленками могут быть расположены рядами на донышке чашки Петри, к которой снизу приклеен лист бумаги с пронумерованными квадратами. Это облегчает заполнение паспорта на каждую сетку, где указан номер, диаметр, размер поля зрения сетки и объем нанесенной капли. Для каждого варианта опыта подготавливают 10—20 сеток. Во всех сетках проводят подсчет количества микробных клеток в возможно большем числе полей зрения. Просмотр препарата на сетке и учет клеток в пределах каждого поля зрения целесообразно проводить по определенному порядку. Например, поля и объекты в каждом поле следует просматривать начиная с левого края сетки (или левой стороны квадрата в поле зрения) и далее по часовой стрелке (точнее, по спирали) до центра сетки. Количество микробных клеток удается без особых затруднений учитывать в среднем в 10—30 полях зрения (из 100) на каждой сетке. Препятствия для учета возникают в тех сравнительно редких случаях, когда скопление почвенных частиц в поле зрения оказывается значительным по диаметру (3—4 *мк* и больше) и может маскировать собой микробные клетки.

Число клеток, обнаруженных в каждом поле зрения, при учете площадей поля и сетки в целом и объема капли, нанесенной на сетку, позволяет рассчитать количество клеток в 1 *мл* суспензии почвы, а в дальнейшем в 1 *г* почвы и т. д. Расчет количества микробных клеток ведется по формуле:

$$M = \frac{n\pi R^2}{a^2 V p},$$

где M — количество клеток микроорганизмов в 1 *мл* суспензии; n — количество микроорганизмов в просчитанном квадратике (среднее арифметическое); R — радиус сетки, *мк*; a — сторона квадрата поля зрения, *мк*; V — объем капли, *мл*; p — разведение суспензии.

Следует подчеркнуть, что такие расчеты — лишь ориентировочные. Для получения достоверных данных необходима вариационно-статистическая обработка материала, позволяющая установить ошибку средней арифметической, разброс рассчитанных величин, точность и надежность опыта.

Определение заселенности почв грибами

Для оценки заселенности почв грибами и определения их биомассы используют метод Джонса и Моллисона (или его модификацию, предложенную Томасом и Паркинсоном), получивший название метода агаровых пленок. С помощью этого метода можно учесть общую длину гиф мицелия в 1 *г* почвы, а зная объемный вес почвы, рассчитать длину гиф в 1 $см^3$ и далее провести пересчет на всю глубину почвенного профиля, что будет отражать заселенность данной почвы грибами. На основании учета общей длины гиф мицелия на единицу объема почвы рассчитывают биомассу грибного мицелия.

Поскольку грибы в почве могут находиться не только в виде мицелия, но частично и в виде спор, то дополнительно к биомассе грибного мицелия нужно рассчитать и биомассу, которую составляют грибные споры. Биомассу спор рассчитывают так же, как биомассу бактериальных клеток.

Для определения длины грибных гиф навеску почвы в 0,5—4 *г* (в зависимости от содержания в ней грибных гиф, что определяется ориентировочно по частоте встречаемости их в поле зрения) предварительно растирают в стерильной фарфоровой ступке, помещают в 100 *мл* расплавленного слегка охлажденного 1,5-процентного агара. После этого каплю суспензии распределяют тонкой пленкой в гемоцитометре, имеющем определенные размеры квадратов.

Наличие агара в суспензии обеспечивает быстрое и равномерное застывание и равномерное распределение суспензии по поверхности. Для окраски грибных гиф используют анилин-блау в 5-процентном водном феноле (1 *мл* 1-процентного красителя в 15 *мл* водного фенола), а дифференциацию после покраски осуществляют ледяной уксусной кислотой.

Подсчет числа гиф и спор мицелия и длины грибных гиф проводится в 40 квадратах гемоцитометра в трех повторностях. Длина гифов измеряется с помощью окуляр-микрометра. Окончательный расчет длины гиф в 1 *г* проводится по следующей формуле:

$$a = b \cdot 250 \cdot 10^3 \cdot x \cdot 10^{-4} \cdot 100/40c,$$

где a — суммарная длина грибных гиф в 1 *г* почвы, выраженная в *см*; b — длина гиф в единицах окуляр-микрометра; x — цена деления окуляр микрометра в *мкм*; c — навеска почвы в *г*.

Площадь квадрата гемоцитометра равна $^1/_{25}$ *мм*^{2}, глубина — 0,1 *мм*; следовательно, объем одного квадрата равен $^1/_{250}$ *мм*^{3}, или $1/250 \cdot 10^3$ *см*^{3}. Объем гиф (в *см*^{3}) рассчитывается по формуле:

$$V = anR^2.$$

Если диаметр гифы принимается в среднем за 5 *мк*, тогда $V = a \cdot 3{,}14 \cdot (2{,}5)^2 \cdot 10^{-8}$ *см*^{3}, и вес мицелия на 1 *г* почвы при удельном весе 1,05 равняется:

$$g_1 = a \cdot 2 \cdot 10^1 \cdot 10^{-8} \cdot 1{,}05 = a \cdot 2 \cdot 10^{-7} \cdot 1{,}05 \text{ мг}.$$

Вес мицелия на 1 *га* равняется $g\,га = g_1 l_1 10^8 + g_2 l_2 + 10^8 + g_3 l_3 10^8$, где g — вес мицелия в 1 *см*^{3}, l_1, l_2, l_3 — мощность горизонтов.

Определение биологической активности почвы

Помимо прямого учета количества микроорганизмов и их биомассы, существует ряд косвенных методов, которые позволяют судить о количестве и активности микроорганизмов в почве. Если ставится задача охарактеризовать всю микрофлору, нужно попытаться выбрать процесс, который бы осуществляли все микроорганизмы, и изучать интенсивность этого процесса в разных почвах. Почвенные микроорганизмы настолько разнообразны, что такой процесс трудно выбрать. Приходится определять интенсивность такого процесса, который осуществлялся бы большей частью микроорганизмов.

Большое значение имеют методы определения в полевых и лабораторных исследованиях интенсивности выделения углекислоты (Штатнов, 1952; Birch, Friend, 1956; Stotzky et al., 1958; Макаров, 1959; Востров, 1960). Следует учитывать, что на почве, занятой растениями, часть углекислоты выделяется микроорганизмами, а часть — корнями растений. Не все микроорганизмы выделяют углекислоту, некоторые, наоборот, поглощают ее.

В последнее время довольно широко применяется определение поглощения почвой кислорода с использованием прибора Варбурга, одновременно определяют и выделение углекислоты (Умбрейт и др., 1951; Звягинцев, 1959; Naumann, 1963). При таких определениях опять следует иметь в виду, что часть микроорганизмов почвы не использует в своем обмене кислорода, а некоторые выделяют его.

Определенное значение может иметь изучение термогенеза, осуществляемого микроорганизмами в почве, но этот метод пока не использовался.

Большое значение придается определению ферментативной активности почвы, что также дает возможность судить об ее биологической активности. Все почвенные микроорганизмы образуют ферменты, которые в том или ином количестве накапливаются в почве и обусловливают ее ферментативную активность. Принято считать, что чем более интенсивна микробиологическая деятельность, тем больше накапливается ферментов. Для характеристики активности почвы необходимо определять несколько ферментов, относящихся к различным группам. Например, Галстян рекомендует определять активность инвертазы, уреазы, каталазы и дегидрогеназы («Метод изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов», 1966; Аристовская и др., 1962; Купревич, Щербакова, 1966).

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ МИКРОБНЫХ ЦЕНОЗОВ И ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ МИКРООРГАНИЗМАМИ И МЕЖДУ МИКРООРГАНИЗМАМИ И ВЫСШИМИ РАСТЕНИЯМИ НЕПОСРЕДСТВЕННО В ПОЧВЕ

Методы прямого микроскопического подсчета не дают возможности составить представление о естественном распределении микробов, о ценозах почвенных микроорганизмов, о естественных ландшафтах почвенных микробов. При использовании этих методов почвенные микробы оказываются перемешанными в процессе приготовления почвенной суспензии. Существуют специальные методы, которые позволяют судить о микробоценозах.

Метод стекол обрастания Холодного

Метод Холодного и его модификации широко применяются в почвенной микробиологии. С их помощью были получены интересные материалы о почвенных микробоценозах, открыты новые формы микроорганизмов, изучена микрофлора разных почв и т. д.

При использовании этого метода в почву вносятся предметные стекла, поверхность которых вскоре покрывается почвенными коллоидами, где почвенные микроорганизмы развиваются в условиях, близких к естественным. Поверхность стекла, конечно, не может полностью имитировать поверхность почвенных частиц, на которых в действительности развиваются почвенные микроорганизмы. В связи с этим делались неоднократные попытки заменить стекло другими материалами (стеклянной ватой, полимерами), но пока эти работы не получили большого распространения.

Перед закладкой в почву предметные стекла тщательно очищают, выдерживая их в концентрированной серной кислоте, и отмывают в 1-процентном растворе соды и в дистиллированной воде.

На поверхности почвы делают разрез ножом и в него вертикально вставляют предметное стекло длинной стороной перпендикулярно поверхности почвы. Необходимо по возможности сохранить естественное сложение почвы и, зарывая стекло, стремиться создать такую же плотность почвы, какая была до постановки опыта. Стекла закапывают так, чтобы их верхний край был не ближе чем на 3—5 *см* от поверхности почвы. Всегда ставят несколько параллельных стекол. Места нахождения стекол тщательно отмечают. В почве стекла экспонируют месяц и более.

По истечении срока экспозиции стекла извлекают так, чтобы не повредить микробный ценоз на той стороне стекла, которая будет подвер-

гаться микроскопированию. Нельзя допускать скользящего движения стекла по почве, так как при этом развившиеся на стекле микроорганизмы могут счищаться. Нижнюю сторону стекла тщательно протирают, а верхнюю подсушивают на воздухе, фиксируют на пламени горелки или в парах осмия и помещают в стакан с водой, чтобы отделить от стекла крупные почвенные частицы, которые мешали бы дальнейшему исследованию. После промывки препарат красят карболовым эритрозином (см. метод Виноградского) и просматривают под микроскопом.

Из модификации метода Холодного наибольшее распространение получила модификация А. В. Рыбалкиной и Е. В. Кононенко (1957). В этом случае перед закладыванием стекол в почву на их поверхность наносят слой крахмало-аммиачного агара. Микроорганизмы развиваются быстрее и лучше, но внесенное на стекло органическое вещество создает специфические условия для развития микроорганизмов. Для решения многих вопросов этот метод представляет большую ценность.

Хорошие результаты получаются при изучении стекол обрастания при помощи люминесцентной микроскопии. Стекла окрашиваются водным раствором акридина оранжевого (1 : 2000—1 : 10 000). Клетки микробов в этом случае по сравнению с их окрашиванием эритрозином видны более четко, видны клетки, расположенные и на поверхности почвенных частиц, прилипших к стеклу.

Метод капилляров Перфильева

Б. В. Перфильев и Д. Р. Габе (1961) сконструировали специальный капиллярный прибор — педоскоп, который служит для изучения почвенных микроорганизмов и их ценозов. При использовании этого прибора удается наблюдать ряд микробов, которые другими методами не выявляются. Это обусловлено тем, что условия развития микроорганизмов в педоскопе, вставленном в почву, близки к условиям развития микробов в самой почве: и в том и в другом случае развитие идет в капиллярах, микробы растут, прикрепляясь к их стенкам. Педоскоп (рис. 24) состоит

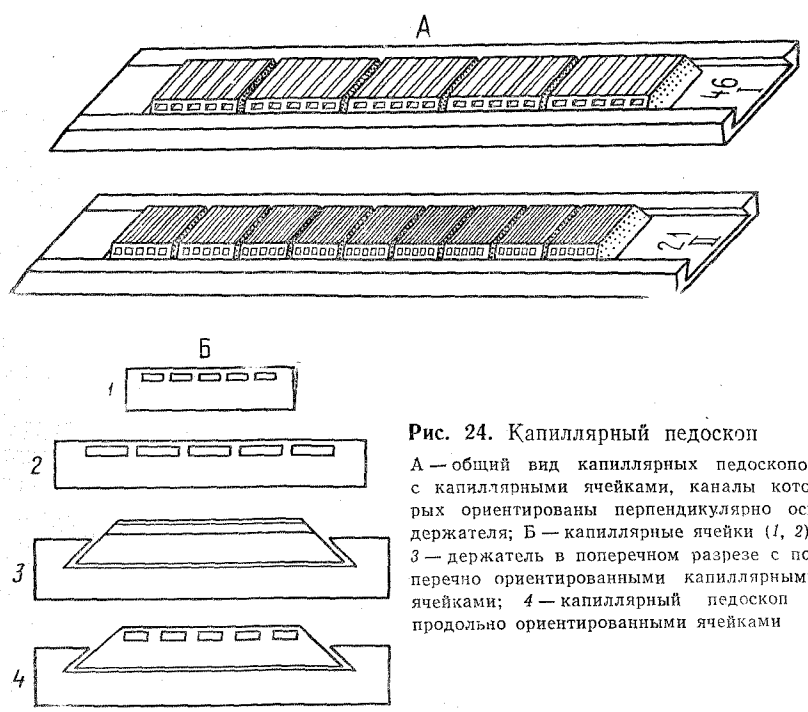


Рис. 24. Капиллярный педоскоп

А — общий вид капиллярных педоскопов с капиллярными ячейками, каналы которых ориентированы перпендикулярно оси держателя; Б — капиллярные ячейки (*1*, *2*); *3* — держатель в поперечном разрезе с поперечно ориентированными капиллярными ячейками; *4* — капиллярный педоскоп с продольно ориентированными ячейками

из набора пятиходовых капиллярных ячеек с тонкой кровлей, вставленных в стеклянную обойму. Каналы капилляров имеют ширину 0,65—1,0 *мм* и высоту 0,2—0,3 *мм*. В них и происходит развитие микробов.

Для работы используются педоскопы, простерилизованные сухим жаром. В рыхлую почву педоскопы вставляются без каких-либо дополнительных приспособлений под небольшим нажимом, в уплотненную почву — при помощи специального пробойника (рис. 25). Помещать педоскопы в почву следует так, чтобы каналы ячеек приняли вертикальное положение, т. е. положение по преобладающему направлению движения почвенного раствора.

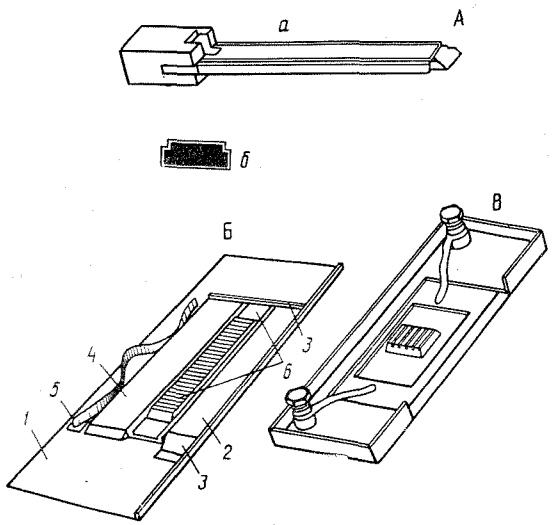


Рис. 25. Металлический пробойник для закладки капиллярных педоскопов в почву (*А*; *а* — общий вид; *б* — поперечный разрез) и приспособление для микроскопирования препаратов (*Б* и *В*)

Б — столик для просмотра педоскопов с живым материалом:
1 — нижняя пластинка столика;
2 — стеклянный брусок, укрепленный металлическими бортиками (*3*);
4 — съемный стеклянный брусок, прижимаемый к педоскопу (*6*) пружиной (*5*);
В — металлическая рамка для тонких предметных стекол, применяемых при микроскопировании капиллярных ячеек с иммерсионными объективами

После экспозиции в течение месяца или более длительного срока педоскопы извлекаются из почвы, их поверхность тщательно протирается и микроорганизмы, развившиеся в каналах капилляров, рассматриваются или в живом состоянии, или после фиксации и окрашивания.

Для просмотра содержимого капилляров в живом состоянии педоскопы, извлеченные из почвы, помещают на специальный столик (рис. 25), который предохраняет каналы капилляров от высыхания. Ходы каналов можно просто замазать парафином или пластилином.

Для рассмотрения фиксированных препаратов микроорганизмы в извлеченных из почвы педоскопах фиксируют в парах осмиевой кислоты, для чего педоскопические ячейки на 10 минут помещают в чашку Петри, содержащую несколько капель 2-процентной осмиевой кислоты. Препараты после фиксации выдерживают 30 минут на воздухе и затем окрашивают эритрозином. Ячейки канадским бальзамом укрепляют на специальной тонкой стеклянной пластине (0,3—0,2 *мм* толщиной), заменяющей предметное стекло, и пластину вставляют в специальный держатель (рис. 25), который помещают на крестообразный столик микроскопа. Во время микроскопирования необходимо ввести иммерсионное масло в каналы капилляров, иммергировать конденсор и объектив.

Модификация капиллярного метода по Аристовской

Т. В. Аристовская рекомендует использовать метод Перфильева в следующей модификации. Стенки капилляров перед закладкой педоскопов в почву покрываются определенными фракциями гуминовых веществ, что приближает условия развития микробов в педоскопах к почвенным условиям, при этом выявляются новые специфические для почвы микроорганизмы.

Для работы с почвами подзолистой зоны можно применять органо-минеральные комплексы, полученные из аккумулятивного горизонта торфяно-подзолистой почвы или из гумус-иллювиального горизонта подзола. 50 *г* почвы заливают 1 *л* 0,1 н. NaOH. Через 18—20 часов почву отфильтровывают и pH фильтрата добавлением 0,2 н. HCl доводят до 5,0. После этого в него по каплям прибавляют 20-процентный раствор FeCl до полного выпадения гумусовых веществ в форме органо-минерального геля. Полученный гель отфильтровывают и отмывают от солей (проба на Cl с 1-процентным $AgNO_3$). Около 5 *мл* геля растирают в ступке, взбалтывают в 1 *л* воды, добавляют 0,1-процентного раствора агара и стерилизуют.

При исследовании других типов почв следует извлекать интересующую исследователя фракцию гуминовых веществ, применяя разработанные для этих почв химические методы.

Гумусовые вещества с 0,1-процентным раствором агара выливаются в стерильную чашку Петри, и педоскопы боковой стороной погружаются в них. Среда должна заполнить все капилляры. Затем педоскопы вынимают, обтирают их поверхность и помещают в стерильные чашки Петри, где среда подсыхает и равномерно покрывает стенки каналов капилляров. В каналах не должно образовываться перемычек. Часть среды можно оттянуть из каналов при помощи стерильной фильтровальной бумаги. Подсушенные капилляры вставляют в почву.

Люминесцентно-микроскопическое изучение микроорганизмов почвы на почвенных монолитах

Использование люминесцентной микроскопии в падающем свете дает возможность изучать прижизненно окрашенные почвенные микроорганизмы непосредственно на поверхности почвенных монолитов, агрегатов, структурных отдельностей, корней и т. д. (Звягинцев, 1963). Во многих отношениях метод дает возможность наиболее близко подойти к рассмотрению микроорганизмов и их ассоциаций в естественных условиях.

Приготовляют формочку из нержавеющей стали, пластмассы или стекла с острыми краями. Расчищают поверхность почвы и вдавливают в нее формочку. Можно формочку вдавливать и в любой горизонт почвы, используя для этого обычный почвенный разрез. Расчищают почву, находящуюся по бокам от формочки, и осторожно вынимают ее так, чтобы над краями формочки возвышался слой почвы. Затем острой бритвой срезают лишнюю почву на уровне краев формочки. На поверхность почвы помещают каплю раствора акридина оранжевого и накрывают ее очень тонким покровным стеклом (0,10—0,12 *мм*). Через 10—20 минут после этого формочку помещают на предметный столик люминесцентного микроскопа и рассматривают почву, применяя иммерсионный объектив. Так как свет подается через объектив, величина монолита принципиального значения не имеет — он может быть большим. Можно рассматривать монолит и без покровного стекла при малых увеличениях. Микроорганизмы на хорошо приготовленных препаратах видны и в этом случае.

Часто полезно рассмотреть не срез, а естественный излом монолита или грань структурной отдельности, а также срезы через почвенные агрегаты.

При помощи описываемого метода удается рассмотреть и микрофлору ризосферы. Вынимают корень растения из почвы (толщина корня не имеет значения), окрашивают его акридином оранжевым и также помещают на столик микроскопа. Удается хорошо видеть клетки, прикрепившиеся к поверхности корня, корневых волосков и частиц почвы, приставших к корню. При окрашивании акридином клетки корня обладают зеле-

ным свечением, как и микроорганизмы, однако они имеют другой оттенок и хорошо видны на фоне клеток корня и корневых волосков. Можно поместить монолит почвы с проходящими через него корнями в формочку, сделать срез, который пересекал бы корень, и рассматривать микрофлору ризосферы.

В лабораторных условиях микрофлору корней изучают следующим образом. Берут небольшой стеклянный цилиндр, дно которого делается съемным. Под него подстилают одно или несколько покровных стекол. В сосуд насыпают почву и высевают семена какого-либо растения. Корни стелются по стеклу. Дно снимают, под покровное стекло сбоку подают краситель, сосуд вверх дном помещают под микроскоп и изучают микрофлору. Опыты можно вести в динамике.

Основные трудности при использовании этого метода состоят в необходимости тщательного подбора оптимальной концентрации красителя. Для каждой почвы эту концентрацию приходится устанавливать опытным путем. Для получения более четкой картины можно пользоваться тушителями (Звягинцев, 1963), которые уменьшают свечение почвенных частиц и выявляют свечение клеток микроорганизмов.

Методы изучения грибов

Грибы в почве могут существовать частично в виде спор, частично в виде растущего вегетативного мицелия. При этом одни виды находятся преимущественно в виде спор, другие в виде мицелия.

Выделение грибов из почвенной взвеси на твердые питательные среды не дает представления о том, какие виды находились в почве в виде спор, а какие в виде мицелия, а метод прямого микроскопирования не позволяет дифференцировать эти организмы по видам.

Для определения видов грибов, находящихся в почве в виде мицелия, существует несколько методов.

Метод экранизированных стекол Торнтона (Thornton, 1952)

Для использования этого метода приготовляют специальную камеру 10×4 *см*, сделанную из стекла и представляющую собой прямоугольник (рис. 26). Сверху камеру покрывают прямоугольным стеклом — экраном

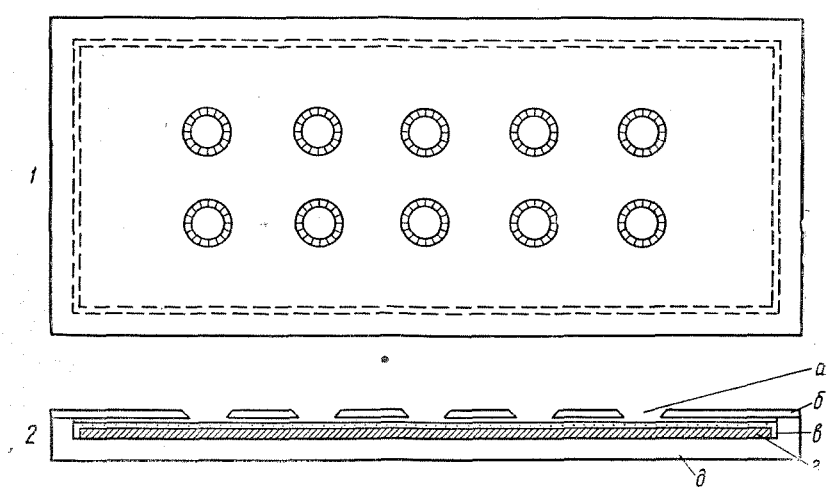


Рис. 26. Экранизированные стекла Торнтона

1 — вид сверху; *2* — вид сбоку; *а* — отверстия в стекле-экране; *б* — стекло экрана; *в* — первый слой агара; *г* — второй слой агара; *д* — стеклянная камера

в 1 *мм* толщиной, которое имеет 10 отверстий 5 *мм* диаметром каждое. Внутрь камеры помещают стекло, которое плотно прилегает к стенкам камеры. В таком виде камеру стерилизуют. После стерилизации на стекло наливают 8 *мл* водного агара и отверстия закрывают стерильными покровными стеклами. Всю камеру помещают в большую чашку Петри и в таком виде доставляют в поле. Затем покровные стекла снимают и камеру помещают в почву либо в вертикальном, либо в горизонтальном положении. Через определенный срок инкубации камеру извлекают из почвы, стекло, находящееся внутри камеры, вынимают и просматривают под лупой и микроскопом. Из обнаруженных колоний производят выделение в чистую культуру.

Метод рассчитан на то, что через отверстия в стекле-экране проникнут только формы, находящиеся в почве в виде растущего мицелия.

Метод стеклянных иммерсионных трубок Честерса (Chesters, 1940)

Изготовляют специальные стеклянные трубки, имеющие дно, подобное дну пробирок. Трубки изготовляют из прочного стекла. Диаметр трубок может быть различным. Каждая трубка имеет несколько отверстий в 0,5 *мм*, которые выдуваются в нижней половине ее длины. Автор предложил три типа трубок (рис. 27).

1. Трубка 15 *см* длиной и 2 *см* шириной с девятью отверстиями, расположенными по спирали в нижней части трубки. Отверстия делают так, чтобы их края были вровень со стенками трубки, и края оплавляют.

2. Трубка такого же размера с шестью наружными отверстиями, которые ведут к конусообразным внутренним капиллярам. Капилляры имеют длину 2 *мм* от стенки трубки.

3. Трубка 10 *см* длиной и 2,5 *см* шириной. Конец трубки конусовидный и выдувается в виде луковицы. Луковица имеет три или четыре отверстия, расположенных на одном уровне.

Трубки стерилизуются и наполняются стерильной питательной средой, охлажденной до 50°. Среда наливается в трубки до верхнего капил-

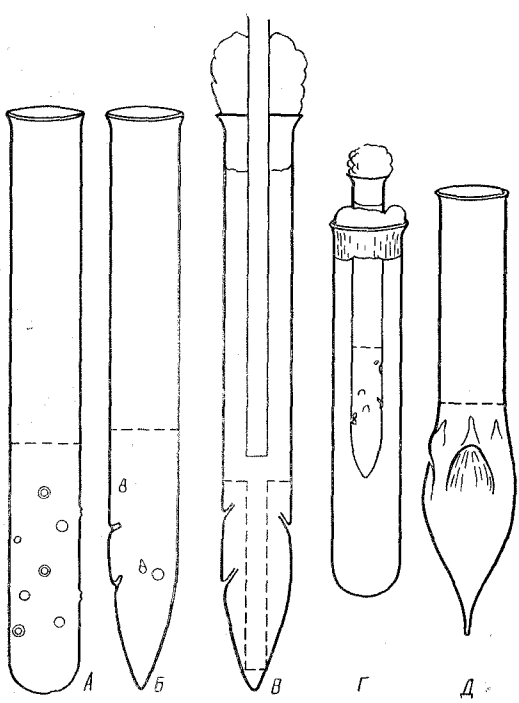


Рис. 27. Трубка Честерса

А — трубка с гладкими отверстиями, края которых находятся на уровне стенок;
Б, В — отверстия трубок ведут к конусообразным внутренним капиллярам;
Г — трубка, вставленная в наружную трубку большего диаметра;
Д — трубка с луковичным вздутием

ляра. Затем эти трубки вставляют в другие стерильные трубки большего диаметра (контейнеры) и в таком виде доставляют в поле. Внутренние трубки вынимают и помещают в почву на нужную глубину и оставляют на 7—14 дней. Затем трубки вынимают и в новом контейнере доставляют в лабораторию. Содержимое трубок извлекают стерильной иглой в стерильную чашку Петри и колонии, выросшие против капилляров, отсеивают в пробирки со свежей питательной средой. Метод также рассчитан на то, что через капилляры в стенках трубки проникает только активно растущий мицелий.

Мюллер и Дюрель (Müller, Durrel, 1957) предложили более простую модификацию этого метода. Вместо стеклянных трубок, требующих специального выдувания, используют центрифужные пробирки из пластика. С помощью трафарета в них проделывают отверстия шириной в 5 *мм* по спирали, расстояния между отверстиями могут варьировать. Пробирки обматывают изоляционной лентой и наполняют питательным агаром до высоты 4 *см*, закрывают ватной пробкой и автоклавируют. Такие пробирки затем зарывают в почву на нужную глубину. Перед помещением в почву с помощью большой иглы, прокаленной на спиртовке, протыкают изоляционную ленту для попадания в отверстия растущего мицелия. После экспозиции в почве трубки через определенное время вынимают и в контейнере переносят в лабораторию. В лаборатории ленту разматывают и по мере разматывания каждого отверстия переносят участок агара против отверстий на чашки Петри со средой для культивирования грибов.

Метод стекол-ловушек Ля-Туш (La Touch, 1948)

Этот метод в принципе сходен с методом иммерсионных трубок Честерса, но несколько упрощен. Используют два стерильных предметных стекла с лунками для висячих капель. Лунки одного стекла заполняют питательным агаром и затем оба стекла соединяют так, чтобы одна лунка располагалась прямо над другой. В таком виде их вставляют в почву и выдерживают от двух до трех недель. После этого стекла извлекают и просматривают под микроскопом. Из отдельных колоний выделяют чистую культуру грибов. Метод также рассчитан на то, что между стеклами проникают только мицелиальные растущие формы. Под микроскопом легко проследить строение мицелия и репродуктивных органов попадающих в ловушки грибов.

Метод Мак-Ленан (Mc Lennan, 1960)

Для разделения в почве грибов, находящихся в состоянии мицелия или в виде спор, автор предложил высушивание исследуемой почвы в эксикаторе над хлорной известью. Автор исходит из того, что вегетативный мицелий быстрее гибнет при высушивании, чем споры грибов. Перед высушиванием почвы из нее высевают грибы на твердые питательные среды и делают количественный и качественный учет содержащихся там грибов. После этого почву помещают в эксикатор с хлористым кальцием и выдерживают в нем в течение трех суток, так как за трое суток мицелий основных видов грибов погибает, а споры сохраняются. После высушивания снова производят посев и учет количества и состава грибов. Формы, выпавшие при вторичном посеве, рассматривают как находившиеся в состоянии активного мицелия.

ВЫДЕЛЕНИЕ И УЧЕТ ПОЧВЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ НА ПИТАТЕЛЬНЫХ СРЕДАХ

Для выделения и учета отдельных групп микроорганимов приходится применять особые, часто специальные приемы, методы и питательные среды. Эти методы различаются в зависимости от биологических особенностей выделяемых микроорганизмов (автотрофы или гетеротрофы, аэробы или анаэробы и т. д.). Невозможно создать универсальную питательную среду, на которой развивались бы все почвенные микроорганизмы. В качестве таковых берут агаризованную воду, агаризованные почвы или почвенные вытяжки. На таких средах развивается большее количество микробов, чем на средах, богатых органическими веществами и элементами зольного питания. Даже на более универсальных средах удается учесть только самую незначительную часть (0,1—1%) микронаселения почвы. Только прямые микроскопические методы дают истинное представление о количестве микробов в почве. Все методы выделения на питательные среды дают возможность учесть только довольно ограниченную группу микроорганизмов.

Помимо учета «общего количества микроорганизмов» на питательных средах, часто ставится задача изучения более узких групп микроорганизмов, их называют физиологическими группами. Это микроорганизмы, связанные с определенным этапом превращения органических или неорганических веществ. Например, определенные группы микроорганизмов, связанные с отдельными стадиями превращения азота: азотфиксаторы, нитрификаторы, аммонификаторы, денитрификаторы. Большое значение имеет изучение целлюлозоразлагающих микроорганизмов, микроорганизмов, способных использовать труднодоступные для растений соединения фосфора, микроорганизмов, участвующих в определенных этапах превращений серы, железа, марганца и т. д. В настоящем руководстве нет возможности подробно описывать все эти методы. Их можно найти в руководствах В. П. Омелянского (1940), М. В. Федорова (1957), З. Г. Разумовской и других (1960), Т. В. Аристовской и других (1962), М. Н. Пименовой и других (1971).

Метод посева на твердые питательные среды

Этот метод очень широко распространен в почвенной микробиологии. Он обычно дает возможность довольно просто выделять чистые культуры микроорганизмов, что очень повышает его ценность. Выделенные чистые культуры могут подвергаться идентификации и дальнейшему всестороннему изучению. В том числе изучается их физиология, биохимия, образование ими физиологически активных веществ, их действие на растения, на другие микроорганизмы и т. д.

Сущность метода состоит в нанесении почвенной суспензии, содержащей микроорганизмы, на поверхность твердой питательной среды (агар, кремнекислый гель). Попавшие на среду клетки образуют колонии, видимые невооруженным глазом. При количественном учете принимают, что каждая колония возникает в результате деления одной клетки.

Для качественной и количественной характеристики микрофлоры почв чаще всего используются следующие среды.

Среда Чапека (для бактерий и актиномицетов, *г/л* воды): KCl — 0,5; $MgSO_4$ — 0,5; KH_2PO_4 — 1; $FeSO_4$ — 0,01; $NaNO_3$ — 2; $CaCO_3$ — 3; глюкоза или сахароза — 20; агар — 20.

Среда Эшби (для олигонитрофильных микроорганизмов, *г/л* дистиллированной воды): K_2HPO_4 — 0,2; $MgSO_4$ — 0,2; $NaCl$ — 0,2; K_2SO_4 — 0,1; $CaCO_3$ — 5; сахароза — 20; агар — 20.

Крахмало-аммиачная среда (для учета актиномицетов и бактерий, *г/л* воды): $(NH_4)_2SO_4$ — 2; $KHPO_4$ — 1; $MgSO_4$ — 1; $NaCl$ — 1;

$CaCO_3$ — 3; крахмал растворимый — 10; агар — 20. Крахмал предварительно размешивают в небольшом количестве воды и затем приливают к основной среде.

Мясо-пептонный агар (МПА) (для бактерий) — питательная среда выпускается в виде порошка или приготовляется из мясо-пептонного бульона с добавлением в него агара (20 *г/л*).

Голодный агар. К 1 *л* воды прибавляют 20 *л* агара. Иногда агар предварительно очищают промыванием или другими способами.

Почвенный агар Локхида: K_2HPO_4 — 0,2 *г*; агар — 15 *г*, почвенный экстракт — 1 *л*. Почвенный экстракт приготовляют из сильно удобренной окультуренной почвы. Просеянную через трехмиллиметровое сито почву смешивают с равным весом (количеством) дистиллированной воды. Смесь автоклавируют 1 час при 120°. Горячую суспензию фильтруют через бумажный фильтр при отсасывании.

Почвенный агар. К 900 *мл* водопроводной воды добавляют 100 *г* почвы и 18 *г* агара. Среду стерилизуют 1 час при 120°. В чашки среда разливается вместе с почвенными частицами.

Все обычные среды стерилизуют в автоклаве при температуре 120°; среды, содержащие глюкозу, или те среды, в которые вносятся витамины и другие малостойкие вещества,— при 112°. Наиболее часто для выделения бактерий и актиномицетов посев проводят на: 1) крахмало-аммиачную среду, 2) среду Эшби, 3) МПА.

Метод посева на твердые среды применяется также для выделения почвенных грибов. При этом он используется и является необходимым для установления видового состава грибов, но не дает возможности разделять формы, находившиеся в почве в виде спор или в виде вегетативного мицелия и мало пригоден для количественного учета грибов.

Поскольку грибы в почве представлены различными экологическими группами по их отношению к субстрату, то для их выделения необходимы различные среды с учетом их основных пищевых потребностей, в первую очередь с различными источниками органического вещества.

Наиболее широко распространенная для выделения грибов среда сусло-агар, содержащая в качестве источника органического вещества легко усвояемые углеводы и белки, дает возможность выделить в основном только так называемую группу сахарных грибов, т. е. быстрорастущие организмы, быстро захватывающие и усваивающие легкодоступные углеводы.

На многих синтетических средах, содержащих легкодоступные сахара, таких, как среда Чапека, среда Мартина, среда Ваксмана, также выделяется эта группа грибов.

Сусло-агар (для выделения грибов и дрожжей). В эмалированную кастрюлю наливают 1 *л* водопроводной воды, нагретой до 50°, и высыпают туда при помешивании 250 *г* высушенного и размолотого солода (проросших семян ячменя). Смесь подогревают до 57° и поддерживают эту температуру в течение 1 часа, затем постепенно поднимают ее до 63° и поддерживают на этом уровне до исчезновения реакции на крахмал (синее окрашивание с йодом). Пробы на осахаривание крахмала проводят в капле жидкости на фарфоровой пластинке. Готовое сусло процеживают через холст и затем фильтруют через бумажный фильтр. Определив содержание сахара по удельному весу раствора с помощью сахариметра, разбавляют сусло водой до содержания сахара 6—8%. К суслу добавляют 2% агара. Перед разливом в чашки вносят в колбу со средой 4 *мл/л* молочной кислоты. Готовое сусло можно получить на пивоваренном заводе.

Среда Мартина (*г/л* воды): глюкоза — 10; KH_2PO_4 — 5; $MgSO_4$ — 0,5; пептон — 10; агар — 20; бенгальский розовый — 70 *мг*; стрептомицин — 40 *мг*.

Среда Ваксмана (*г/л* воды): глюкоза — 20; аспарагин — 2;

$MgSO_4$ — 0,5; $FeCl_3$ — 0,1; NaCl — 0,5; KH_2PO_4 — 0,1; агар — 20; молочная кислота — 5 *см*^{3}.

Для грибов, представляющих собой группу олиготрофных организмов, т. е. растущих в условиях большого дефицита органических и минеральных веществ, а на обогащенных средах не выдерживающих конкуренции с быстрорастущими формами, применяют голодный агар (агаризованная вода), т. е. агар, приготовленный на водопроводной воде. Д. М. Новогрудский (1956) предложил для этой группы не выделение из почвенной суспензии, а проращивание почвенного мелкозема.

Посев мелкозема на голодный агар по Новогрудскому

Воздушно-сухой образец почвы растирают в ступке и просевают через сито с отверстиями 0,25 *мм*. 50 *г* полученного мелкозема переносят в стерильную посевную воронку. Воронка представляет собой стеклянную трубочку длиной 10 *см* и шириной 0,8—1,0 *см*, нижний конец которой сужен и снабжен краном.

Держа посевную вороночку в горизонтальном положении, открывают ее кран, затем приподнимают крышку чашки Петри и равномерными движениями покачивают вороночку над чашкой Петри со средой. Воронку держат слегка наклонно, благодаря чему частички почвы высыпаются медленно и постепенно и равномерно распределяется на агаризованной пластинке.

Обязательными компонентами питательных сред для выделения почвенных грибов являются ингибиторы, подавляющие бактериальный рост. В качестве ингибиторов, избирательно действующих на бактерии, используют некоторые органические кислоты, красители и разнообразные антибиотики с широким антибактериальным спектром действия.

Из красителей наиболее часто используют бенгальский розовый, кристалл-виолет и некоторые другие. Краситель бенгальский розовый более эффективно применять совместно со стрептомицином в количестве 30—40 *мг/л* среды красителя и 70 *мг/л* стрептомицина, так как этот краситель не столько подавляет рост бактерий, как ограничивает рост быстрорастущих грибных колоний и дает возможность развиться медленнорастущим формам, а стрептомицин служит для подавления бактерий.

Кроме стрептомицина в качестве ингибиторов роста бактерий используют еще хлормицетин 5 *мг/л*, неомицин 50—100 *мг/л*, полимиксин 50 *мг/л*, бацитрацин 50 *мг/л*, пенициллин 50 *мг/л*, полиеновый антибиотик эндомицин 5—10 *мг/л*.

ПОДГОТОВКА ПОСУДЫ И МАТЕРИАЛОВ ДЛЯ МИКРОБИОЛОГИЧЕСКОГО ПОСЕВА

В большинстве случаев для изучения и учета почвенных микроорганизмов проводится поверхностный посев на чашки Петри. При этом удается использовать один метод для изучения разных групп микроорганизмов: бактерий, актиномицетов, грибов и дрожжей.

Для посева необходимо подготовить на каждый почвенный образец: 1) колбу на 250 *мл* со 100 *мл* стерильной воды; 2) пробирки, содержащие по 10 *мл* стерильной воды для приготовления разведений. Количество необходимых пробирок определяется тем, какое последнее разведение необходимо приготовить для посева; обычно берут две или три пробирки; 3) стерильные пипетки на 1 *мл*. Для каждого нового разведения нужна новая пипетка, кроме того, нужна пипетка для нанесения капли суспензии на чашки Петри. Необходимо измерить размер капель пипеток и отобрать пипетки с одинаковой величиной капли; 4) стерильные шпатели, по одному на каждое разведение, из которого будут делать посев. Для каждой среды нужен свой шпатель; 5) стерильные чашки Петри. Для

каждого разведения, из которого делается посев, для каждого образца и каждой новой среды требуется по три — пять повторных чашек. Иногда посев делают на две параллельные чашки, но результаты в этом случае получаются очень неточными; 6) стерильные среды в колбах на 1—1,5 *л*.

В чашки Петри наливают расплавленную на водяной бане агаризованную среду, в каждую чашку по 20—30 *мл* среды. После застывания среды чашки помещают в простерилизованный и нагретый до 70—80° сушильный шкаф. Чашки подсушивают до удаления воды с крышек и появления муаровой поверхности на агаре. На подсушенные чашки после их охлаждения до комнатной температуры в тот же день производят посев.

Перед проведением количественного учета микроорганизмов в почве необходимо подвергать ее предварительной обработке, направленной на диспергирование почвы, а также на десорбцию и дезагрегацию клеток микроорганизмов. Обычно принятое в микробиологических лабораториях 10-минутное перемешивание почвенной суспензии в колбах не может осуществить поставленные задачи.

Применение более современных методов предварительной подготовки почв (обработка ультразвуком, растирание, обработка на мешалке и т. д.) дает возможность увеличить определяемое количество микроорганизмов в 5—10 раз, а для некоторых особых типов почв и в 100—1000 раз. Эффективность обработки зависит от особенностей почвенного типа и других условий. Наиболее сильное действие предварительная обработка оказывает при работе с сухими образцами почвы и меньшее, но часто весьма существенное, при работе с влажными образцами.

При учете бактерий и актиномицетов наиболее эффективной следует считать обработку ультразвуком небольшой мощности и частоты (20 *кгц*, 2—3 *в/см*). Используют английскую УЗ-установку MSE или отечественную установку УЗДН-1 (15 *кгц*, 0,3 А). Для разных типов почв, обладающих различной структурой и адсорбционной способностью по отношению к клеткам микроорганизмов, необходимо применять несколько отличающиеся обработки. Для почв с особенно водопрочной структурой ультразвуковую обработку необходимо сочетать с применением диспергирующих веществ (пирофосфат натрия, поверхностно-активные вещества) (Звягинцев, 1969).

При отсутствии ультразвуковой установки следует прибегать к растиранию почвенного образца, увлажненного до пастообразного состояния, или к обработке почвенной суспензии на пропеллерной мешалке. Эти приемы оказывают примерно одинаковое действие, и количество микробов, учтенное с их помощью, в почвах слабо оструктуренных мало отличается от количества, учтенного после ультразвуковой обработки, однако для почв структурных оно значительно меньше.

При учете грибов лучшей предварительной обработкой можно считать растирание почвенного образца, увлажненного до пастообразного состояния, обработку на пропеллерной мешалке или интенсивное встряхивание почвенной суспензии в пробирках, закрытых резиновыми пробками.

Обычный способ подготовки почв к микробиологическому анализу особенно плох, когда ставится задача сравнения количества микроорганизмов в почвах разных типов, резко отличающихся по агрегатному состоянию и по адсорбционной способности, в почвах, увлажненных до различной степени или в сухих и влажных, в замерзших и незамерзших почвах, а также при сравнении количества микроорганизмов в разных генетических горизонтах почв. В этих случаях применение обычной предварительной обработки почв может привести к получению совершенно неверных результатов.

После предварительного диспергирования почвы готовят разведения почвенной суспензии (рис. 28). Посев проводят из разведений от 1 : 2 до

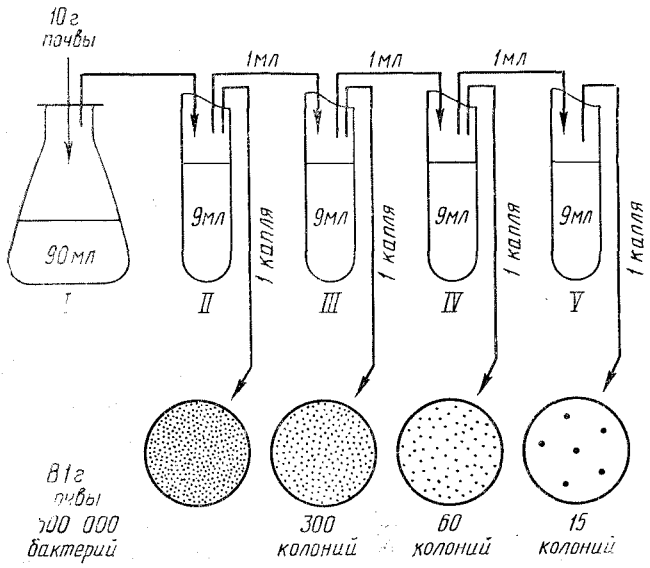


Рис. 28. Схема приготовления разведений почвенной суспензии и проведения микробиологического анализа

1 : 100 000 и даже бо́льших, в зависимости от группы учитываемых микроорганизмов, от типа почвы, сезона, влажности почвы и т. д. Наиболее точный подсчет получается, если на чашке развивается 50—200 колоний бактерий и актиномицетов и 30—50 колоний грибов. При первых анализах трудно предвидеть, сколько микроорганизмов содержится в почве, поэтому делают посев из двух или даже трех последовательных разведений. Для учета грибов и дрожжей берут разведения на один-два порядка меньше, чем для учета бактерий и актиномицетов.

Засеянные чашки переворачивают вверх дном и помещают в термостат (обычно при температуре 28°). Бактерии подсчитывают через 3 суток, актиномицеты — через 7—20 суток, грибы и дрожжи — через 5—7 суток. При посеве на бедные среды подсчеты проводят позже.

Просчитав количество колоний на всех параллельных чашках, определяют среднее количество колоний на чашке и затем делают пересчет на 1 *г* сухой или абсолютно сухой почвы по формуле:

$$a = бвг/д,$$

где a — количество клеток в 1 *г* почвы; $б$ — среднее количество колоний на чашке; $в$ — разведение, из которого сделан посев; $г$ — количество капель в 1 *мл* суспензии; $д$ — вес абсолютной сухой почвы, взятой для анализа.

Учет количества микроорганизмов методом предельных разведений на жидких питательных средах

Почвенная суспензия приготовляется точно так же, как и при использовании чашечного метода, только посев проводится не на чашки, а в пробирки, содержащие определенное количество жидкой питательной среды. Из каждого разведения засевается несколько повторных пробирок. При работе этим методом нужно особенно тщательно соблюдать условия стерильности, так как каждая случайно попавшая клетка может очень сильно повысить найденный предел количества микроорганизмов. После инкубации в термостате устанавливают последнее разведение, в котором еще обнаруживается рост микроорганизмов. На основании

этих данных можно высчитать примерное содержание микроорганизмов исследуемой группы в почве. Для более точного подсчета нужно сделать посев на большое количество параллельных пробирок и пользоваться для расчета таблицами Мак-Креди (Аристовская и др., 1962). Метод предельных разведений имеет ряд недостатков и им пользуются реже, чем посевом на твердые питательные среды.

АНАЛИЗ МИКРОФЛОРЫ РИЗОСФЕРЫ

При анализе микрофлоры ризосферы поступают так же, как и при анализе почвы. Только вместо навески почвы в колбочку с водой вносят навеску корней с прочно удерживающейся на них почвой (см. раздел «Отбор и подготовка почвенных образцов»). Посев проводят из большего разведения, чем для контрольной почвы, так как в ризосфере содержится большее количество микроорганизмов. После посева корни из колбы извлекают, обсушивают между листами фильтровальной бумаги и взвешивают. По разности веса корней до отмывания и после отмывания определяют величину взятой для анализа навески ризосферной почвы. Количество микроорганизмов рассчитывают на 1 *г* ризосферной почвы. Этот метод широко применяется, но отличается малой точностью. Более точные результаты получаются, когда навеска почвы, взятой для анализа, определяется не по разности, а прямым взвешиванием почвы, оставшейся в осадке после высушивания исходной почвенной суспензии, взятой для посева.

При изучении ризосферной микрофлоры наряду с обычными средами иногда посевы делаются на специфические питательные среды.

АНАЛИЗ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ГРУПП МИКРООРГАНИЗМОВ

Анализ физиологических групп дает возможность составить представление о соотношении микроорганизмов, осуществляющих различные физиологические (биохимические) процессы, и до некоторой степени судить о господствующих направлениях в этих процессах. В каждую физиологическую группу обычно входят совершенно разные в систематическом отношении микроорганизмы, объединяемые общностью осуществляемых ими превращений.

Наиболее показательным для оценки почвенного плодородия считают групповой состав микроорганизмов, связанных с превращениями азота, а отчасти и изучение целлюлозоразлагающих микроорганизмов. Устанавливаются определенные закономерности в распределении разных групп микроорганизмов в почвах разных типов. Например, в бедных питательными веществами кислых подзолистых почвах слабо выражены или совсем отсутствуют нитрификаторы и азотобактер. Наличие большого количества микроорганизмов, участвующих в процессах азотфиксации, нитрификации, разрушении целлюлозы, говорит о плодородии почв. Следует отметить, что большое количество денитрификаторов не может рассматриваться как отрицательное явление. Денитрификация осуществляется ими только в определенных условиях (отсутствие кислорода воздуха и наличие большого количества окисленных форм азота). В других условиях они могут оказывать благоприятное действие на развитие растений, так как образуют полезные физиологически активные вещества.

Изучение интенсивности разложения целлюлозы особенно интересно в биогеоценотическом отношении, поскольку дает возможность судить о скорости распада растительных остатков, в состав которых всегда входит значительное количество клетчатки, а также до некоторой степени об обеспеченности почвы азотом, так как интенсивное протекание процесса невозможно без достаточного количества связанных форм азота.

Аммонификаторы

Процессы разложения азотсодержащих органических соединений с выделением аммиака называются аммонификацией. Аммонификация имеет важное значение для питания растений. Процесс этот осуществляется микроорганизмами как в аэробных, так и в анаэробных условиях. Аммонификация осуществляется различными микробами — бактериями, актиномицетами, грибами.

Наиболее часто аммонификаторов выделяют на мясо-пептонном агаре, иногда методом предельных разведений на пептонной воде, которую приготовляют, растворяя в 1 *л* водопроводной воды 10 *г* пептона и 0,5 *г* поваренной соли.

Для учета в почве спор аммонификаторов посев проводят из пастеризованной почвенной суспензии. Для посева 5 *г* почвы помещают в колбу с 45 *мл* стерильной воды, взбалтывают в течение 5 мин. и непосредственно перед посевом прогревают на водяной бане при 70—75° в течение 10 мин. В качестве питательной среды используют смесь МПА и сусло-агара в отношении 1 : 1. Стерильные среды смешивают перед посевом. На этой среде по культуральным и отчасти по морфологическим признакам удается дифференцировать ряд бацилл на виды (Мишустин, 1947).

Специальные среды применяют для выделения бактерий, разлагающих мочевину.

Нитрификаторы

Нитрификаторы являются хемоавтотрофными бактериями. Они превращают аммоний в азотистую и азотную кислоту. Азотистую кислоту образуют бактерии первой фазы нитрификации, азотную — второй фазы нитрификации.

Нитрификаторов культивируют на жидких питательных средах и на гелевых пластинках. Для возбудителей первой фазы нитрификации используется среда следующего состава: $(NH_4)_2SO_4$ — 20 *г*; K_2HPO_4 — 1 *г*; $MgSO_4$ — 0,5 *г*; NaCl — 2 *г*; $FeSO_4$ — 0,4 *г*; $CaCO_3$ — 5 *г*; 1 *л* дистиллированной воды.

Для возбудителей второй фазы нитрификации: $NaNO_2$ — 1 *г*; NaCl — 0,5 *г*; K_2HPO_4 — 0,5 *г*; $MgSO_4$ — 0,5 *г*; Na_2CO_3 — 0,1 *г*; $FeSO_4$ — 0,4 *г*; 1 *л* дистиллированной воды.

Для лучшей аэрации среду разливают тонким слоем. О развитии нитрификаторов судят главным образом по изменению состава среды. Через 15—20 дней после посева в средах для возбудителей первой фазы нитрификации проводят реакцию на аммоний реактивом Несслера и на азотистую кислоту реактивом Грисса. При изучении возбудителей второй фазы нитрификации проводят пробу на азотистую кислоту реактивом Грисса и после удаления азотистой кислоты мочевиной на азотную кислоту дифениламином (Аристовская и др., 1962).

Реактив Несслера. Для определения аммиака приготовляется следующим образом: 20 *г* KJ растворяют в 50 *мл* воды и к этому раствору до насыщения постепенно добавляют $HgCl_2$ (около 32 *г*). Затем к раствору добавляют 460 *мл* дистиллированной воды и 134 *г* KOH. Реактив хранят на холоде в темной склянке.

Для определения аммиака к капле культуральной жидкости добавляют каплю реактива Несслера. При небольших количествах аммиака раствор дает желтое или оранжевое окрашивание, при значительном содержании аммиака выпадает коричневый или бурый осадок.

Реактив Грисса. Этот реактив состоит из двух растворов: 1) 0,5 *г* сульфаниловой кислоты растворяют в 150 *мл* 12-процентной уксусной кислоты; 2) 0,7 *г* нафтиламина растворяют в 20 *мл* воды и затем добавляют 150 *мл* 12-процентной кислоты. Растворы хранят в темноте в плотно закрытых склянках.

Для определения азотистой кислоты в пробирку помещают 0,5 *мл* культуральной жидкости и по 0,5 *мл* первого и второго растворов и нагревают до кипения. В присутствии азотистой кислоты появляется интенсивное красное окрашивание. Реакция весьма чувствительна и выявляет ничтожные количества азотистой кислоты, поэтому всегда необходимо проводить контрольные определения в стерильной среде.

Дифениламин. Для определения азотистой и азотной кислот используют раствор дифениламина в серной кислоте. Для приготовления реактива 1 *г* дифениламина растворяют в 100 *мл* крепкой серной кислоты и полученный раствор приливают к 20 *мл* дистиллированной воды. В присутствии азотной или азотистой кислоты реактив дает синее окрашивание.

Исходные продукты из сред исчезают медленно, поэтому о развитии нитрификаторов нужно судить по появлению азотистой кислоты (первая фаза нитрификации) и азотной кислоты (вторая фаза нитрификации).

По окончании опыта отмечают разведения, в которых наблюдается процесс нитрификации. По интенсивности окраски при проведении соответствующих реакций судят о количестве образовавшихся нитратов и нитритов. Интенсивность окраски оценивают по трехбалльной или пятибалльной системе. Такое сравнение проводится для ряда почв из одних и тех же разведений через один и тот же срок после посева.

При использовании для выделения нитрификаторов гелевых пластинок сначала готовят кремнекислый гель. К 0,5 *л* HCl (удельный вес 1,1) при постоянном помешивании добавляют 0,5 *л* Na_2SiO_3 (удельный вес 1,06). Полученную смесь по 15—25 *мл* разливают в чашки Петри и оставляют чашки открытыми на столе на сутки, пока не образуется гель. Гель в чашках тщательно в течение 2—3 суток промывают водопроводной водой до удаления иона хлора, затем их несколько раз промывают в дистиллированной воде. Готовые пластинки стерилизуют ультрафиолетовыми лучами или в автоклаве при 112°. Пластинки пропитывают стерильным питательным раствором. Отдельно готовят и стерилизуют два раствора: 1) K_2HPO_4 — 0,5 *г*; $MgSO_4$ — 0,3 *г*; NaCl — 0,3 *г*; $FeSO_4$ — 0,02 *г*; $MgCO_3$ — 0,02 *г*; 200 *мл* дистиллированной воды. 2) $(NH_4)_2SO_4$ — 10 *г* на 200 *мл* дистиллированной воды.

На приготовленные пластинки наносят 2 *мл* первого и 1 *мл* второго раствора. Избыток жидкости с поверхности удаляется подсушиванием чашек при 50°. Затем на каждую чашку вносят 0,5 *г* стерильного $CaCO_3$. Мел равномерно распределяют по поверхности пластинки и чашки снова подсушивают. Среда должна иметь гладкую блестящую поверхность.

Хорошие результаты могут быть получены также при использовании в качестве питательной среды двойной аммонийно-магниево-фосфорнокислой соли (NH_4MgPO_4): 0,2 *г* этой соли кипятят 15 минут в 50 *мл* дистиллированной воды, взвесь наносят на поверхность геля и подсушивают чашки в термостате.

Посев проводят комочками почвы. Для этого на стерильное часовое стекло помещают 100 *мг* исследуемой почвы, слегка увлажняют ее стерильной водой и при помощи микробиологической петли или стеклянной палочки с оттянутым концом на поверхности геля раскладывают 100 комочков почвы. При этом нужно пользоваться бумажным трафаретом с нанесенной на нем сеткой. Комочки раскладывают над местами, где перекрещиваются линии сетки. Трафарет дает возможность разложить комочки ровными рядами. Через 3 недели учитывают количество комочков, около которых происходит развитие нитрифицирующих бактерий, о чем судят по растворению мела и по образованию нитритов и нитратов.

В последнее время большое внимание уделяется изучению так называемой «гетеротрофной нитрификации». Установлено, что многие гетеротрофные микроорганизмы также способны образовывать нитраты.

Денитрификаторы

Денитрифицирующие бактерии в определенных условиях проводят частичное или полное восстановление соединений азота. Их обнаруживают обычно на жидкой среде Гильтая, пользуются при этом методом предельных разведений на жидкой среде. Посев проводят из третьего — шестого разведения. Эта группа микроорганизмов широко распространена в почве. При составлении среды Гильтая отдельно готовят два раствора, которые затем сливают вместе и объем доводят до 1 *л*. Первый раствор содержит KNO_3 — 2 *г*, аспарагина — 1 *г*, воды — 250 *мл*. Второй раствор содержит натрия лимоннокислого — 5 *г*; K_2HPO_4 — 2 *г*; $MgSO_4$ — 2 *г*; $CaCl_2$ — 0,2 *г*; $FeCl_3$ — следы; глюкозы — 10 *г*; воды — 500 *мл*. Среду разливают высоким слоем по пробиркам и стерилизуют при 112° в автоклаве. О полной денитрификации судят по выделению газообразного азота, о частичном восстановлении азота — по подщелочению среды и исчезновению азотной кислоты (проба с дифениламином).

Азотфиксаторы

Как и каждый из методов учета физиологических групп микроорганизмов, методы учета азотфиксаторов не дают возможности выделить все микроорганизмы, осуществляющие этот процесс.

Обычно на агаризованной или кремнекислой среде Эшби, в которую не вносятся соединения азота, выделяют олигонитрофилы — микроорганизмы, фиксирующие азот или довольствующиеся очень малыми количествами соединений этого элемента. Такой посев в какой-то степени характеризует количество аэробных бактерий азотфиксаторов в почве, но на среде Эшби вырастает и ряд микробов, не способных фиксировать азот. Они развиваются за счет примесей азотосодержащих соединений в реактивах, из которых приготовляется среда, за счет связанных форм азота, содержащихся в лабораторном воздухе, и т. д. С другой стороны, многие азотфиксаторы не развиваются на среде Эшби, так как они нуждаются в некоторых дополнительных факторах роста, для них не подходит pH, газовый состав среды и т. д.

Имеются среды и приемы для выделения узких групп микробов азотфиксаторов, например представителей рода Azotobacter или Clostridium. Определение наличия и количества этих микроорганизмов в почве имеет существенное значение, но по этим данным, конечно, нельзя судить об азотфиксирующей способности микрофлоры данной почвы. В последнее время при помощи меченых атомов с достоверностью показано, что в почве очень многие микроорганизмы, принадлежащие к различным группам, способны к азотфиксации, и рассматривать представителей родов Azotobacter и Clostridium как микробы, определяющие количество связанного азота, поступающего в почву, нельзя.

Однако азотобактер продолжает оставаться интересным для исследований микроорганизмов. С одной стороны, он нуждается в хорошем фосфорном, калийном, кальциевом питании, наличии нейтрального pH (Azotobacter chroococcum), с другой — не выносит токсичности почвы, вызываемой накоплением в ней фитотоксинов, токсинов и антибиотиков микробного происхождения. Сейчас всеми признается, что азотобактер может положительно влиять на развитие растений, но не как азотфиксатор, а как продуцент физиологически активных веществ (витаминов, гетероауксина, фунгистатических веществ, возможно, гиббереллина и т. д.), оказывающих благоприятное действие на растения. Все сказанное говорит о том, что азотобактер может использоваться как индикаторный микроорганизм на плодородие почв. Определение наличия азотобактера в почве и токсичности почв к азотобактеру представляет большой интерес.

Имеется много методов и питательных сред для выделения и количественного учета азотобактера. Опишем наиболее распространенные.

Метод почвенных пластинок. 50 *г* почвы помещают в фарфоровую чашку, добавляют 0,5 *г* маннита, 1 *г* мела и 10 *мг* K_2HPO_4. Почву увлажняют до пастообразного состояния, тщательно перемешивают и переносят в чашку Петри. При помощи слегка увлажненного металлического шпателя почву равномерным слоем распределяют по дну чашки и выравнивают до получения блестящей гладкой поверхности. Часто для лучшей аэрации на дно чашки Петри помещают древесный уголь или битое стекло, которое служит дренажем. В чашку вставляют стеклянную трубку, которая проходит сквозь почвенную пластинку и обеспечивают газообмен. После четырех-, пятидневной инкубации в термостате на поверхности почвы появляются небольшие колонии азотобактера. Микроскопированием убеждаются в том, что это действительно азотобактер.

Метод почвенных комочков. 100 *мг* почвы, увлажненной до пастообразного состояния, при помощи микробиологической петли раскладывают в виде комочков на две чашки Петри, заполненные агаризованной или кремнекислой средой Эшби с маннитом. На каждую чашку помещают по 50 комочков. Для того чтобы легче было разложить комочки, под чашку подкладывают трафарет с заранее нанесенными точками, в соответствии с которыми следует класть комочки. Чашки помещают во влажную камеру и инкубируют при 28°. На 6—10-е сутки учитывают процент комочков, вокруг которых образовались колонии азотобактера. Колонии этого микроорганизма отличают по характерному коричневому пигменту (Azotobacter chroococcum) и по морфологии клеток.

Определение выживаемости азотобактера в почве. Если азотобактер в почве не обнаруживается, то определяют способность искусственно внесенного азотобактера выживать в этой почве. Берут 50 *г* почвы, помещают ее в чашку Коха и увлажняют до 60% от полной влагоемкости. В почву вносят двухсуточную культуру азотобактера из расчета 1 млн. клеток на 1 *г* почвы. Затем из почвы через определенные промежутки времени (2 часа, 1, 2, 3, 5, 10, 20, 30, 60 суток) высевают на среду Эшби методом разведений и раскладыванием комочков. Чем быстрее погибает азотобактер, тем почва более токсична.

Метод Красильникова для определения токсичности почв по тест-микробу Azotobacter chroococcum. Среду Эшби, разлитую в чашки Петри, покрывают стерильными кружками целлофана. На поверхность целлофана кладут лепешку сильно увлажненной испытуемой на токсичность почвы. Диаметр лепешки равняется 2 *см*. Почву выдерживают на поверхности целлофана в течение суток, чтобы токсические вещества могли диффундировать в агар. Микробы из почвы на поверхность среды не попадают, так как этому препятствует целлофан. Через сутки целлофан вместе с почвой снимают, а среду засевают суточной культурой азотобактера. При наличии токсических веществ в почве на газоне азотобактера, на том месте, где была почва, образуется стерильная зона. Кроме азотобактера в качестве тестов могут быть использованы и другие микроорганизмы, тогда выбирают и другие питательные среды, пригодные для их развития.

Выделение анаэробных азотфиксаторов (Clostridium). Эти микроорганизмы встречаются почти во всех почвах. Для их выделения пользуются жидкой питательной средой Виноградского: K_2HPO_4 — 1 *г*; $MgSO_4$ — 0,5 *г*; NaCl, $FeSO_4$ и $MnSO_4$ — следы; глюкоза — 20 *г*; дистиллированная вода — 1 *л*.

Питательную среду разливают толстым слоем в пробирки, на дно которых насыпают по 100—200 *мг* $CaCO_3$. Стерилизуют среду при 112°. Засевают почвенной суспензией из первого — шестого разведения.

В случае развития клостридиума среда мутнеет, приобретает запах масляной кислоты и в ней появляются пузырьки газа. Микроскопированием убеждаются в наличии клеток Clostridium. Этот микроорганизм имеет крупные клетки веретенообразной формы, содержащие внутри продолговатую спору. От раствора Люголя они окрашиваются в фиолетово-синий цвет.

Клубеньковые бактерии относятся к симбиотическим микроорганизмам-азотфиксаторам. Они образуют клубеньки на корнях бобовых растений и в большом количестве находятся в клетках бактероидной ткани клубенька. Клубеньковые бактерии могут развиваться в свободном состоянии, но, развиваясь без растения, не осуществляют азотфиксацию.

При изучении ценозов следует обращать особое внимание на образование и качество клубеньков. Клубеньки, способные фиксировать большие количества азота, характеризуются большими размерами и розовой окраской, обусловленной наличием гемоглобина. Они располагаются на главных корнях и довольно долго сохраняются, разрушаясь в период плодоношения растения. Они имеют большое количество бактероидной ткани. Мелкие многочисленные клубеньки, разбросанные по всей корневой системе, обычно не фиксируют азота.

В настоящее время при помощи меченого азота установлено, что многие виды небобовых растений (11 семейств, около 400 видов) в симбиозе с микроорганизмами способны к азотфиксации. Изучению этих растений также нужно уделять большое внимание.

Трудно определить количество клубеньковых бактерий в почве, так как нет элективных сред для их выделения. Довольно просто изолировать клубеньковые бактерии непосредственно из клубеньков. Корни с клубеньками тщательно отмывают от почвенных частиц и клубеньки отрезают ножницами так, чтобы не повредить их ткани. Клубенек промывают в стерильной воде, помещают на 2—3 минуты в раствор сулемы (1 : 1000) и затем опять промывают в стерильной воде. Для лучшего отмывания от сулемы клубенек 1 минуту выдерживают в спирте и затем промывают в трех чашках со стерильной водой, выдерживая в каждой чашке в течение 10 минут. Клубенек раздавливают и кашицу при помощи микробиологической петли переносят на чашку Петри с бобовым агаром. Кашицу размазывают шпателем по поверхности среды, затем этим же шпателем делают посев еще на несколько чашек. Нужно добиться, чтобы на одной из чашек росли изолированные колонии бактерий. Выделенные бактерии всесторонне изучают, идентифицируют, приготовляют из них бактериальное удобрение — нитрагин и т. д.

Бобовый агар приготовляют следующим образом: 50 *г* белой фасоли или гороха заливают 1 *л* водопроводной воды и варят. Отвар фильтруют через вату, доводят водой до 1 *л* и добавляют 10 *г* сахарозы, 0,5 *г* K_2HPO_4 и 20 *г* агара; pH доводят до 7,0. Среду стерилизуют в автоклаве при 120°.

Микроорганизмы, разрушающие целлюлозу

В любом биогеоценозе имеются микроорганизмы, разрушающие целлюлозу. Однако количество и качество этих микроорганизмов могут сильно различаться, благодаря чему характер и интенсивность разложения клетчатки могут быть совсем разными. Имеются микроорганизмы, которые разлагают целлюлозу как в аэробных, так и в анаэробных условиях, как мезофильные, так и термофильные. Они принадлежат к различным систематическим группам: бактерии, миксобактерии, грибы, актиномицеты.

Распад целлюлозы часто изучают непосредственно в почве. Для этого по рекомендации И. С. Вострова и А. Н. Петровой в почвенный раз-

рез вставляют стеклянные пластины размером 10×50 *см*, обтянутые суровой льняной тканью. Пластины вынимают после определенного срока экспозиции (2—3 месяца) и устанавливают степень разложения ткани и т. д. Получается картина скорости разложения ткани в разных почвенных горизонтах. Ткань после экспозиции можно обработать раствором нингидрина для установления накопления на ней аминокислот и других нингидриноположительных веществ. При выявлении степени накопления аминокислот и белков можно не прибегать к длительной экспозиции. Достаточно выдержать ткань в почве в течение 10 дней.

Существуют многочисленные методы выделения различных групп микроорганизмов, разрушающих клетчатку, на лабораторных питательных средах. Для выделения целлюлозоразлагающих аэробов обычно используют питательную среду Гетчинсона и Клейтона: K_2HPO_4 — 1,0 *г*; CaCl — 0,1 *г*; $MgSO_47H_2O$ — 0,3 *г*; NaCl — 0,1 *г*; $FeCl_2$ — 0,01 *г*; $NaNO_3$ — 2,5 *г*, дистиллированной воды — 1 *л*.

По методу Пушкинской посев проводят из разведений почвенной суспензии на агаризованную среду. Сверху накладывают кружок стерильной фильтровальной бумаги. Вокруг вырастающих колоний появляются зоны разложения клетчатки. Далее проводят микроскопирование и выделение чистых культур.

Иногда пользуются методом предельных разведений, посев производят в пробирки с жидкой средой и полосками фильтровальной бумаги.

Относительное количество целлюлозных микроорганизмов учитывается также при посеве методом раскладывания комочков почвы на поверхность стерильной фильтровальной бумаги, лежащей на агаризованной или гелевой питательной среде, разлитой в чашки Петри. После инкубации в термостате вокруг почвенных комочков возникают зоны развития микроорганизмов. Отмечают состав этих микроорганизмов (миксобактерии, вибрионы, грибы, актиномицеты), степень и скорость разложения бумаги и т. д.

Для выделения анаэробных бактерий, разлагающих целлюлозу, используют среду Омелянского: K_2HPO_4 — 1 *г*; $MgSO_4$ — 1 *г*; NaCl — 1 *г*; $(NH_4)_2SO_4$ — 1 *г*; $CaCO_3$ — 2 *г*; фильтровальная бумага — 30 *г*; дистиллированной воды — 1 *л*.

Часто пользуются средой Имшенецкого: $NaNH_4HPO_4$ — 1,5 *г*; KH_2PO_4 — 0,5 *г*; K_2HPO_4 — 0,5 *г*; $MgSO_4$ — 0,4 *г*; NaCl — 0,1 *г*; $MnSO_4$ и $FeSO_4$ — по 1 капле 1-процентного раствора; пептон — 5,0 *г*; $CaCO_3$ — 2 *г*; фильтровальная бумага — 15 *г*; pH — 7,0—7,4.

Жидкие питательные среды разливают высоким слоем в пробирки. Фильтровальную бумагу нарезают узкими полосками и опускают на дно пробирок с питательной средой. В зависимости от того, какие бактерии (мезофильные или термофильные) нужно выделить, засеянные пробирки ставят при 30 или 60°. Устанавливают разведение, в котором еще отмечается развитие микроорганизмов, и изучают их природу.

Целлюлозоразлагающие микроорганизмы изучают также при помощи метода почвенных пластинок. Почвенные пластинки готовят таким же образом, как и для азотобактера, но к почве добавляют соединения калия и азота, например 2 *мл* 1,5-процентного раствора KNO_2. На дно чашки и на поверхность почвенной пластинки помещают стерильные обеззоленные фильтры или фильтровальную бумагу. Необходимо следить, чтобы фильтровальная бумага плотно прилегала к почве и была достаточно увлажнена. Поскольку разложение клетчатки идет медленно, чашки с пластинками обычно помещают во влажную камеру, которую ставят в термостат на 28°. Через несколько недель (срок варьирует в зависимости от особенностей почвы) определяют степень разложения бумаги и выделяют микроорганизмы, вызывающие ее распад.

Для выделения специально группы целлюлозоразлагающих грибов также используют среду Гетчинсона, где в качестве источника углерода

применяют либо фильтровальную бумагу, либо целлюлозный порошок, либо карбоксиметилцеллюлозу (КМЦ).

Среда с карбоксиметилцеллюлозой. Навеску КМЦ из расчета 1% к объему жидкости разводят в половинном объеме дистиллированной воды при подогревании на бане и постоянном помешивании до получения однородной массы. Во второй половине объема готовят среду Гетчинсона из расчета на полный объем. Затем оба раствора объединяют и добавляют молочную кислоту или другие ингибиторы роста бактерий.

Микроорганизмы, разлагающие гумус

В настоящее время еще нет общепринятых методик для изучения разложения почвенного гумуса микроорганизмами и неясно, какие микробы играют в этом процессе главную роль. Показано, что по крайней мере в небольшой степени гуминовую кислоту способны использовать очень многие микроорганизмы, относящиеся к самым различным систематическим группам. Менее ясно, как велико разнообразие микробов, способных осуществлять глубокий распад гумуса, и насколько эти микроорганизмы специфичны.

Для выявления специфики гумусоразлагающих микроорганизмов разных почвенных типов необходимо обращать особое внимание на изучение особенностей разложения преобладающей в данной почве фракции гумусовых веществ. Так, для подзолистых почв следует изучить разложение фульвокислот, для черноземов — гуматов кальция. При изучении микроорганизмов, разлагающих гуминовые вещества, нужно первым делом выделить при помощи существующих химических методов интересующую микробиолога фракцию этих веществ. Препараты гуминовых веществ должны быть получены именно в той форме, в которой они находятся в почве, или должны быть близкими к ним. Это относится к связи гуминовых веществ с определенными минеральными веществами (железо, алюминий, кальций и т. д.). Теоретически более оправдано применение нерастворимых в воде форм гумусовых веществ, так как в почве они обычно находятся именно в этой форме. Лучше применять твердые питательные среды, покрытые слоем гуминовых веществ, так как это соответствует естественным условиям, где гумус покрывает поверхность почвенных частиц. В то же время для раскрытия всего разнообразия микробов, участвующих в превращении гуминовых веществ, необходимо применять различные приемы и методы.

При изучении разложения органо-минеральных комплексов фульвокислот (фракции гумуса, характерные для подзолистых почв) можно остановиться на методах, предложенных Т. В. Аристовской. Прежде всего получают органо-минеральные гели указанных кислот. Около 5 *мл* геля размешивают в 1 *л* водопроводной воды и после доведения pH до 7,0 добавляют 1,5—2% агара. Среду стерилизуют в автоклаве при 112°. Посев проводят в незастывший агар глубинным методом, распределяя почвенную суспензию равномерно по толще среды. Можно органо-минеральный гель наносить на поверхность агаризованной воды.

Вместо водного агара применяют также среду следующего состава: $(NH_4)_2HPO_4$ — 1 *г*; KH_2PO_4 — 0,1 *г*; Na_2HPO_4 — 0,1 *г*; $MgSO_4$ — 0,06 *г*; $CaCl_2$ — 0,02 *г*; NaCl — 0,02 *г*; глюкоза — 10 *г*; агар — 15 *г*; водопроводная вода — 1 *л*.

Наблюдения за разложением гумуса по Н. М. Лазареву проводят на среде следующего состава. Почву, просеянную через трехмиллиметровое сито, обрабатывают 1—0,5 н. HCl (отношение почвы к кислоте равно 1 : 4), интенсивно встряхивают, затем почве дают отстояться, кислоту сливают и почву промывают водой, взятой в таком же объеме, как и кислота. После отстаивания воду сливают и почву обрабатывают 0,5 н.

NaOH. Почву со щелочью встряхивают 30 минут и оставляют на сутки. Полученный после отстаивания почвенных частиц раствор гумусовых веществ фильтруют через бумажный, а затем для стерилизации через бактериальный фильтр.

Стерильный щелочной раствор гуматов помещают в стерильные колбы, где осаждают гумусовые вещества. Для этого добавляют стерильную 4 н. HCl из такого расчета, чтобы концентрация кислоты в колбе составила 0,1 н. Образующемуся осадку гуматов дают отстояться, жидкость сливают, гуматы промывают стерильной водой до исчезновения реакции на хлор и затем растирают в ступке с небольшим количеством мела. 2—3 *мл* гуматов наносят на поверхность кремнекислого геля, находящегося в чашках Петри. Среду подсушивают при 40—45°. Она должна иметь темную блестящую гладкую поверхность.

Посев проводится нанесением 1 *мл* разведения почвенной суспензии на поверхность среды, после чего чашки снова подсушивают.

После инкубации в термостате на поверхности среды появляются колонии микроорганизмов. Количество колоний подсчитывают и проводят изучение микроорганизмов, образующих эти колонии.

МЕТОДЫ УЧЕТА И ВЫДЕЛЕНИЯ ЭПИФИТНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ ПО Я. П. ХУДЯКОВУ

Микроорганизмы постоянно в больших количествах находятся на поверхности здоровых растений, на их корнях, листьях, стеблях и семенах Они оказывают на растения определенное воздействие, которое может быть как положительным, так и отрицательным, что зависит от видового состава этих микроорганизмов. Поэтому изучение эпифитов представляет большой интерес.

Для учета эпифитных микроорганизмов рекомендуют навеску корней, листьев или семян поместить в пробирку с 9 *мл* стерильной воды, заткнуть ее резиновой пробкой и взбалтывать 5 минут. Посев проводят обычным способом из разведений. Применяют среды, приготовленные из растительного сырья.

Бобовый агар. Способ приготовления см. на стр. 208.

Капустный агар. В 1 *л* водопроводной воды в течение 3 минут варят 100 *г* капусты. Отвар отфильтровывают и к нему добавляют 25 *мл* сусла и 1 *мл* кукурузного экстракта; pH доводят до 7,0.

Сенной агар. 50 *г* сена заливают 1 *л* воды и кипятят 10 минут. Отвар фильтруют через марлю, доводят до первоначального объема, добавляют 1,5—2% агара и стерилизуют.

При учете эпифитов в почве или на корнях растений в почву вносят фитонциды, чтобы подавить развитие неспецифических почвенных сапрофитов.

МЕТОДЫ УЧЕТА И ВЫДЕЛЕНИЯ МИКРООРГАНИЗМОВ ИЗ ВОЗДУХА

В воздухе содержится гораздо меньше микроорганизмов, чем в почве или на поверхности растений. Особенно интересно изучение роли воздуха в транспорте микробных клеток. Большое значение изучению микрофлоры воздуха придает санитарная микробиология. Методы изучения воздушной микрофлоры описаны А. И. Жуковой (1962), Ф. Грегори (1964) и др.

ВЫДЕЛЕНИЕ, ИДЕНТИФИКАЦИЯ И ИЗУЧЕНИЕ ЧИСТЫХ КУЛЬТУР МИКРООРГАНИЗМОВ

Для характеристики микробоценоза крайне важно знать виды и экобиоморфы входящих в его состав микроорганизмов. Определение видовой принадлежности бактерий, актиномицетов, дрожжей и других микро-

организмов — дело довольно сложное. Обычно для определения видовой принадлежности необходимо иметь чистую культуру, т. е. культуру, состоящую из клеток одного вида, и кроме морфологических признаков микроорганизмов нужно получить сведения о других их свойствах: культуральных, физиологических, биохимических, антагонистических и др. Для определения грибов необходимы сведения только о морфологических и культуральных признаках.

Наиболее надежный метод получения чистой культуры — это получение потомства от одной клетки. Описан ряд таких методов (Аристовская и др., 1962), однако этот прием не всегда обязателен. Можно получить чистые культуры ряда микроорганизмов при помощи описанного выше метода посева на твердые и жидкие питательные среды. Далее определение микроорганизмов проводится по специальным схемам. Схемы определения бактерий, актиномицетов, дрожжей и грибов различны («Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов», 1966). Для определения каждой группы микроорганизмов существуют свои «Определители».

При изучении микробоценозов наиболее просто устанавливаются различия в составе грибов. Вероятно, это связано не с тем, что состав грибов более различен в разных ценозах, а с тем, что грибы легче идентифицировать и работ в этом направлении было проделано больше.

При изучении качественного состава микроорганизмов большое внимание нужно уделять установлению преобладающих форм. Часто определенный вид микроорганизма оказывается распространенным очень широко, но в одних биогеоценозах он встречается очень редко, а в других обнаруживается в больших количествах, причем на протяжении всего вегетационного периода.

Для установления различий в микрофлоре бывает важно установить мелкие таксономические группы микроорганизмов: роды, виды, разновидности и т. д., так как именно на этом уровне устанавливаются различия в зависимости от типа почв и других условий. Например, в разных почвах преобладают разные роды и виды грибов и дрожжей. Один и тот же вид микроорганизмов из разных биогеоценозов может обладать рядом специфических особенностей (культуральные и морфологические признаки, температурный оптимум, осмотическое давление и т. д.) (Мишустин, 1947).

Однако этот вопрос еще очень мало изучен. Большие трудности возникают в связи со слабой разработанностью систематики микроорганизмов, особенно бактерий, и трудоемкостью работы.

После выделения чистых культур микроорганизмов приступают к подробному изучению их свойств, в том числе большое внимание уделяется изучению взаимодействия микроорганизмов между собой и с другими организмами. Некоторые методы для изучения взаимоотношений микроорганизмов непосредственно в природе были описаны выше. В основе взаимодействия микроорганизмов между собой, помимо конкуренции за субстрат, лежит способность их выделять физиологически активные вещества, стимулирующие или угнетающие развитие этих организмов.

Взаимоотношения чистых культур микроорганизмов в основном изучаются при помощи методов, разработанных при изучении антибиотиков (Егоров, 1965). В настоящее время на чистых культурах подробно изучается обмен физиологически активными веществами между микроорганизмами и другими организмами (антибиотики, токсины, витамины, аминокислоты, гиббереллины, ауксины, алкалоиды, пурины, пиримидины и т. д.) (Красильников, 1958). При этом широко используются различные биохимические методы (бумажная, тонкослойная, ионообменная, газовая хроматография, спектрофотометрия, методы меченых атомов и др.).

При изучении воздействия микроорганизмов на растения выясняют стимулирующее или ингибирующее действие продуктов их жизнедеятельности. Влияние физиологически активных веществ на растение определяют по действию на прорастание семян растений, развитие проростков, корней и колеоптилей. При этом испытывают действие либо культуральной жидкости, содержащей метаболиты, либо очищенных препаратов физиологически активных веществ. Часто проводят не только лабораторные, но и полевые и вегетационные опыты по воздействию физиологически активных веществ на растения. Эти опыты показывают, что микроорганизмы могут оказывать сильное действие на развитие растений, биохимические процессы, происходящие в них, массу и качество урожая. Микробы могут оказывать как положительное, так и отрицательное действие на растения. Поэтому изучение специфики компонентов микробного ценоза в этом отношении представляет большой интерес.

Большое значение имеет изучение вопроса о влиянии корневых выделений растений на развитие микроорганизмов, особенно эпифитных и ризосферных.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ МИКРОБНЫХ МЕТАБОЛИТОВ НА ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН РАСТЕНИЙ

Метод основан на учете интенсивности прорастания семян после обработки их культуральной жидкостью или препаратами веществ, вырабатываемых микроорганизмами. Иногда токсичные вещества бактериального, грибного и актиномицетного происхождения полностью подавляют прорастание семян, иногда, напротив, наблюдается очень сильный стимулирующий эффект. В зависимости от задач исследования можно брать семена самых различных растений. Можно определять физиологическое действие непосредственно только на определенное интересующее растение или выяснять спектр и эффективность воздействия вещества на большом наборе растений. Желательно брать мелкие семена, не обладающие большим запасом питательных веществ, такие, как кресс-салат, горчица, пшеница, редис и др. При выяснении причин плохого возобновления определенной лесной породы берут семена древесных пород.

Отфильтрованную культуральную жидкость разливают в стаканчики по 10—20 *мл* в каждый и помещают в каждый стаканчик по 20 крупных или по 40—50 мелких семян растений. Обычно берут не только исходную культуральную жидкость, но и ее разведения. Семена выдерживают в культуральной жидкости в течение одних суток. Для контрольных определений те же семена замачивают в водопроводной воде и в стерильной питательной среде. Через сутки семена извлекают и раскладывают в чашки Петри со слоем влажной ваты, закрытой сверху фильтровальной бумагой. Через 5—15 дней подсчитывают число проросших и непроросших семян, измеряют длину проростков и корней растений, вычисляют их среднюю длину. Следует учитывать, что микробные метаболиты часто действуют органотропно. Прорастание семян сравнивают в опыте и в контроле.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ МИКРОБНЫХ МЕТАБОЛИТОВ ПО ПРОРОСТКАМ РАСТЕНИЙ

Семена испытуемых растений предварительно проращивают сутки в кристаллизаторе при 25° на увлажненной фильтровальной бумаге, а затем раскладывают в чашки Петри на смоченной испытуемыми растворами фильтровальной бумаге. Учет опыта проводят так же, как и в предыдущем случае.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ МИКРОБНЫХ МЕТАБОЛИТОВ НА ИЗОЛИРОВАННЫЕ КОРНИ РАСТЕНИЙ

Стерильные семена растений проращивают в чашках Коха или Петри на водном агаре. Когда вырастут корни длиной в 2—3 *см*, концы их (0,5—1 *см*) отрезают стерильными ножницами и переносят в колбы или пробирки с питательной средой. Изолированные корни выращивают на жидкой или агаризованной среде Боннера при комнатной температуре в темноте. К питательной среде прибавляют фильтраты культуральной жидкости в определенных разведениях или препараты микробных метаболитов.

Через определенные промежутки времени корни измеряют и учитывают их прирост по сравнению с контролем, т. е. изолированными корнями, выращенными на чистой питательной среде или на среде с добавлением той среды, на которой выращивались микроорганизмы. Культуры микроорганизмов очень сильно влияют на рост изолированных корней, увеличивая его во много раз, а иногда и уменьшая.

Состав среды Боннера: $Ca(NO_3)_24H_2O$ — 0,23 *г*; $MgSO_47H_2O$ — 0,36 *г*; KNO_3 — 0,81 *г*; KCl — 0,65 *г*; KH_2PO_4 — 0,12 *г*; KH_2PO_4 и $FeCl_3$ — следы; сахароза — 20 *г*; дистиллированная вода — 1 *л*.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ДЕЙСТВИЯ МИКРОБНЫХ МЕТАБОЛИТОВ НА КОЛЕОПТИЛИ

Семена пшеницы замачивают в воде и проращивают в кристаллизаторах на увлажненной фильтровальной бумаге в течение трех-четырех суток при 27—28°. Для опыта отбирают колеоптили 1,5—2,5 *см*. Верхнюю часть колеоптилей длиной в 1 *см* отрезают бритвой, положив проросток на масштабную линейку. Такие отрезки в количестве 10—15 шт. помещают в стеклянные стаканчики диаметром и высотой в 1 *см*. В стаканчики с колеоптилями наливают по 0,2 *мл* испытуемой жидкости определенной концентрации и оставляют на 24 часа при комнатной температуре. В случае испытания культуральной жидкости микроорганизмов используют разведения: исходное, 1 : 5; 1 : 10; 1 : 50; 1 : 100; 1 : 500; 1 : 1000 и т. д. Контролем служит вода и среда для выращивания микроорганизмов. Через 24 часа колеоптили вынимают из раствора и измеряют их длину. Вычисляют средний прирост колеоптилей в миллиметрах. Отмечают также оптимальное разведение, в котором действие биологически активных веществ проявляется наиболее заметно.

Другие методы изучения взаимодействия микроорганизмов между собой и с высшими растениями более подробно описаны в книге «Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов» (1966).

ГЛАВА XII

ИЗУЧЕНИЕ ПОЧВЫ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Почва — непременный компонент биогеоценозов суши и важнейший участник происходящих в них обменных процессов. Ее изучение обязательно для каждого биогеоценологического исследования природы. Почва обеспечивает растительные сообщества и почвенных животных водой, минеральными и органическими веществами (включая различные ферменты, ростовые вещества); вместе с тем почва, аккумулируя прямые и косвенные воздействия других компонентов биогеоценоза, изменяется в своем составе и свойствах, что может приводить к изменению направления и характера почвообразования.

Изучение почвы как компонента биогеоценоза должно вестись по трем направлениям.

1. Изучение преобразования горной породы (рыхлой или массивной) в почву в целях установления этапов или стадий развития ее как компонента, участвующего в формировании биогеоценоза [1].

2. Изучение почвы как природного тела, определяющего, наряду с другими компонентами, многообразие биогеоценотического покрова и размещение биогеоценозов по поверхности суши, что важно для типологии и систематики последних.

3. Изучение сезонно-годовых изменений почв, происходящих под влиянием остальных компонентов, особенно растительности и животных, в целях разработки способов направленного управления жизнедеятельностью биогеоценозов.

В основе всех преобразований почвы как компонента биогеоценоза лежат процессы обмена веществ и энергии. Последние обусловлены различиями и спецификой жизнедеятельности живых организмов биогеоценозов, зависящей от поступления тепла и влаги [2]. Поэтому изучение почвы как компонента биогеоценозов основывается на знании качественных и количественных показателей обмена веществ и энергии и закономерностей их типологических и пространственных изменений.

Изучение биологического круговорота веществ, его масштаба и интенсивности в настоящее время приобрело известное самостоятельное значение как суммарный показатель взаимодействия природных явлений, совершающихся в биогеосфере. Вместе с тем по данным одного только биологического круговорота веществ нельзя выявить направление и характер биогеоценотических изменений, происходящих в почве. Поэтому последние должны изучаться вместе с особенностями биологического круговорота веществ в системе биоценоз — почва. Без знания качественных и количественных параметров поступления, отчуждения и выноса за пределы биогеоценотической толщи почв органических и зольных веществ трудно подойти к интерпретации данных, полученных при разностороннем изучении почвы как компонента биогеоценоза.

[1] В биогеоценотическом отношении и горная порода обладает рядом свойств, присущих почве: она также является жизненным пространством, снабжает растения водой, питательными элементами и т. д.

[2] Все остальные источники энергии (заключенные в горных породах, в переносимой ветром пыли и т. д.) не могут иметь решающей роли в изменении биогеоценотических процессов. Исключение представляет поступление вулканических продуктов, определяющих динамику биогеоценозов, но их влияние локально.

Вместе с тем это изучение должно быть увязано с генетическими особенностями почв, в которых проводится учет элементов, находящихся в круговороте веществ.

Для такого изучения почв необходимым условием является применение единых и по возможности унифицированных методов их полевого и лабораторного исследования. При этом следует иметь в виду, что применение единой программы и методов исследований позволит, с одной стороны, получить по возможности полную информацию о свойствах почв как компонентов биогеоценозов, с другой — исследовать их в качестве исходных для последующего изучения динамики почвенных процессов.

Накопление информации по статической характеристике почв имеет и самостоятельное значение. На основе ее может быть дана сравнительная характеристика почв различных типов биогеоценозов и выявлена их специфика, обусловленная различным выражением биогеоценотического процесса.

Наконец, весьма важно установление объема и методов изучения динамики почвенных процессов, включающих исследования отдельных режимов в сезонно-годовых и возрастных циклах развития биогеоценозов.

Исходя из сказанного, остановимся на кратком изложении основных приемов и методов изучения: 1) морфологического строения почв; 2) физических и физико-химических свойств почв; 3) динамики почвенных процессов; 4) биологического круговорота веществ в системе живые организмы — почвы; 5) обмена энергией в той же системе.

МЕТОДЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ПОЧВ

Методы морфологического изучения почв достаточно известны и изложены в курсах по почвоведению и в руководствах по почвенным съемкам.

Эти методы направлены на выявление показателей, характеризующих особенности строения почвенной толщи. По изменению этих показателей в пределах последней устанавливаются почвенные горизонты с характерными для каждого из них различиями в аккумуляции, превращениях и перемещениях продуктов жизнедеятельности биоты и вызываемых ими преобразованиях в минеральной части почв. Морфологическим методом выявляются особенности макроморфологического и микроморфологического строения почвенных профилей.

Макроморфологический метод позволяет устанавливать общую мощность почвенной толщи, мощность и особенности строения отдельных ее частей, устанавливаемых по интенсивности и формам проявления процессов аккумуляции, элювиации и иллювиации. В этом смысле целесообразно выделять следующие горизонты:

АА — аккумуляции сырого энергетического материала в виде подстилки, соответствует генетическому горизонту A_0;

А — активной аккумуляции гумусовых и зольных веществ, соответствует мощности одноименного генетического горизонта А;

ЕТ — интенсивного элювиального транзита гумусовых и минеральных веществ в различных формах (молекулярных и коллоидных), соответствует горизонту[1] A_2;

ЈТ — иллювиальной аккумуляции органо-минеральных и минеральных веществ с изменением и без изменения их физико-химического состояния, соответствует горизонту В;

[1] Чаще считают A_2 подгоризонтом горизонта А и рассматривают его как переходный от горизонта А к горизонту В. Учитывая элювиальное образование горизонта A_2, целесообразно рассматривать его как самостоятельный. Этим будет исключена возможность выделения горизонта A_2 в почвах, в которых нет ясных признаков для его обособления (черноземы, типичные бурые лесные и другие почвы).

RT — накопления выбывающих из биогеоценотической толщи в результате глубинного транзита в породы или грунтовые воды органо-минеральных и минеральных соединений.

Для подразделения отдельных горизонтов на подгоризонты целесообразна следующая унификация:

A_0' — свежий и не потерявший своей первоначальной формы опад,

A_0'' — полуразложившиеся органические остатки с сильно измененной первоначальной формой;

A_0''' — полностью разложившаяся гомогенная перегнойная масса.

Предлагается выделять три основных типа превращения опада в почвенный гумус:

1 — мягкогумусный (опад — гумус) с характерным сочетанием для него подгоризонтов $A_0' - A_1$ (мулевый);

2 — среднегумусный (опад — подстилка — гумус) с сочетанием подгоризонтов $A_0'A''_0 - A_1$ (модер-мулевый);

3 — грубогумусный (опад — подстилка — гумус) с сочетанием подгоризонтов A_0', A_0'', A_0''' — A_1, A_0', A_0'', A_0''' — A_2 (модер-роогумусный);

3а — торфянистый (опад — торф — гумус) с сочетанием подгоризонтов A_0', $A_{от}''$, A_1', A_1 (роогумусный).

Горизонт A_1 подразделяется на подгоризонты $A'_1A''_1$, A'''_1 по убывающей гумусированности, изменению сложения, структурности и другим показателям. При наличии на фоне высокой гумусированности кремнеземистой присыпки к основному обозначению подгоризонта добавляется индекс «*si*», например: A'_{si} или A'''_{si}.

Горизонт A_2(ET), в зависимости от форм транзита веществ, обозначается так:

A_2 — в тех почвах, где к этому горизонту не только приурочен транзит соединений, поступающих из горизонта A_1, но и под их влиянием происходит разрушение первичных и вторичных (глинистых) минералов и вынос продуктов разрушения преимущественно в виде молекулярных растворов. Характерен для подзолистых, дерново-подзолистых и подзолисто-глеевых почв.

A_2l — в тех почвах, где из этого горизонта происходит вымывание илистой фракции, а в молекулярной форме может передвигаться только железо, чаще в пределах того же горизонта с образованием его конкреционных форм. Характерен для псевдоподзолистого процесса, в дерново-подзолистых почвах, развитых на богатых породах. При крайнем выражении этого процесса происходит наибольшее накопление конкреционных форм железа — в горизонте A_2l он сильно осветлен и выделяется как A_2lf или A_2f.

Горизонт B (JT) также обозначается с учетом форм иллювиирования.

B_l — соответствует почвам, в которых выделяется горизонт A_2, т. е. иллювиальность его обусловлена новообразованием.

B_t — соответствует почвам с горизонтом A_2l, в которых иллювиирование определяется оглинением за счет вмытого ила или образованием его на месте в результате метаморфизации.

К горизонту C относятся слабо измененные продуктами почвообразования породы или C_{Ca} — с вымытыми из верхней толщи $CaCO_3$.

Мы так подробно остановились на подразделении почвенного профиля на горизонты, потому что от этого зависит правильность генетической и биогеоценотической диагностики почв. Это тем более важно, что за последнее время вопросам уточнения номенклатуры горизонтов на основе процессов, под влиянием которых они формируются, уделялось мало внимания.

Как известно, погоризонтные описания почвенных профилей основаны на субъективном восприятии признаков, что затрудняет сравнение и обобщение таких данных. Поэтому возникает настоятельная необходимость в их модернизации с переходом на качественно-количественные характеристики. Так, цвет почв целесообразно определять по цветовым атласам типа «Munsell soil color charts» и выражать цветовыми формулами. При отсутствии их давать основной цвет начальной буквой, а интенсивность его цифровыми баллами. Балльную систему важно применять и для установления степени плотности горизонтов, например: рыхлые 1, уплотненные 2, плотные 3, слитые 4. Степень выраженности структуры отмечать трехбалльной системой, механический состав также баллами, присвоив каждому подразделению, по номенклатуре Качинского, порядковый, возрастающий от 1 номер. Такая система анализа почвенного профиля дает возможность переносить характеристики почвенных признаков на специальные стандартные карты (типа перфокарт) и при накоплении таких описаний подвергать их обработке при помощи счетных устройств.

Микроморфологическое изучение строения почв проводится по отдельным горизонтам и имеет своей целью охарактеризовать форму, состояние и взаимное расположение микроскопических составляющих почвы и выяснить, как проявляются в микросложении почв те или иные особенности почвообразования. Применение этого метода особенно важно для установления форм миграции глинистого вещества и других соединений в почвах, а также природы отдельных горизонтов. Исследованию подвергают почвенные образцы из всех горизонтов и подгоризонтов. Методика взятия образцов и проведение микроморфологического изучения почв описаны Е. И. Парфеновой и Е. А. Яриловой (1962).

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ФИЗИЧЕСКИХ И ФИЗИКО-ХИМИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПОЧВ

Как отмечалось выше, изучением физических и физико-химических свойств предусматривается разовая характеристика почв отдельных биогеоценозов с целью установления генетико-биогеоценотической природы почв, отражения в них жизнедеятельности различных биоценозов или одного типа биоценоза, но в разных возрастных стадиях развития (главным образом лесные биогеоценозы), определения влияний на почвы искусственных нарушений биогеоценозов (вырубка, осушка, пожары и т. д.) через известные промежутки времени после проведения нарушений.

Однако следует помнить, что такие сопоставления можно делать при условии, что почвенный фон одинаков или различается несущественными признаками и свойствами.

Кроме того, такое изучение требует достаточной достоверности, которая достигается взятием смешанных образцов, составленных не менее чем из 5—10 индивидуальных проб, или определением тех или иных показателей почвы по индивидуальным образцам в пяти-, десятикратной повторности и установлением по ним средних показателей, или, наконец, взятием образцов по отдельным структурам биогеоценоза (парцеллам) с двух-, трехкратной повторностью и вычислением средних показателей для каждой из них, а затем и в целом для данного типа биогеоценоза.

Предпочтение следует отдавать последнему способу, так как он позволяет выявить состав и свойства почв по элементарным составляющим и в целом для данного типа биогеоценоза.

Изучение физических свойств почв направлено на выяснение структурности, плотности, объемного и удельного веса, скважности, водопроницаемости, влагоемкости (полевой или наименьшей, полной), максимальной гигроскопичности, влажности завядания, давления поч-

венной влаги, а также механического состава на всю мощность почвенной толщи с углублением ниже ее на 0,5—1 *м*. Перечисленные свойства меняются по отдельным горизонтам и по типам биогеоценозов, что позволяет выяснить в сравнительном плане их сходство и различия, обусловленные как генетическими особенностями почв, так и влияниями других компонентов биогеоценозов, особенно растительности и животных. Вместе с тем по ним возможна качественная оценка почвенного воздуха и влагообеспеченности растений.

Наконец, знание физических свойств необходимо и для последующего изучения режимов почв, особенно водного, для которого они представляют исходные константные показатели. Достоверные величины объемного веса по горизонтам важны для перевода данных процентного содержания отдельных составных частей и химических компонентов в объемные проценты или в величины, характеризующие их запас по отдельным горизонтам и толщам почв. Определение структурного состояния почв, удельного веса, максимальной гигроскопичности, влажности завядания, механического состава проводится в объеме и на образцах, взятие которых описано в предыдущем разделе. Объемный вес и величины давления почвенной влаги определяются в образцах с ненарушенной структурой, в повторностях, обеспечивающих получение средних достоверных величин.

Водопроницаемость, влагоемкость изучаются в полевых условиях на специальных площадках (Вадюнина, Корчагина, 1961; Качинский, 1965). Дополнительные методические указания: объемный вес в горизонтах максимального насыщения корнями (лесные биогеоценозы) определяется цилиндрами объемом не менее 500—1000 $см^3$, а в остальных горизонтах цилиндрами объемом 100—200 $см^3$.

Водопроницаемость и виды влагоемкости изучаются для всей толщи и раздельно с поверхности каждого горизонта. Влажность завядания рассчитывается по максимальной гигроскопичности с использованием коэффициентов пересчета по С. В. Зонну (1959). Обязательно дополнительное прямое определение ее методом проростков растений (травянистых и древесных) по общепринятой методике. Проростки в возрасте 1—2 лет берутся в поле или выращиваются в лаборатории. Из древесных пород используются мелкосеменные (сосна, ель, клен, липа и др.). Применяется почва из горизонта A_1.

Механический состав определяется в двух вариантах — с предварительной обработкой (истинный состав) и без обработки (микроагрегатный состав).

Структура почв изучается сухим просеиванием и сопровождается определением общего количества структурных отдельностей разного размера и водопрочности фракций, представленных в наибольших количествах. Объем изучения — минимальный по каждому генетическому горизонту и подгоризонту, а при смене механического состава, обусловленного геологическими причинами (наносы, слоистость и т. д.),— с учетом изменений последнего.

В биогеоценозах, в которых предполагается изучение режимов почвенных процессов, объемный и удельный вес, максимальная гигроскопичность определяются в каждом 10-сантиметровом слое, без перерыва глубин. Механический состав характеризуется с наибольшей полнотой — в пределах корнеобитаемой толщи учитываются границы переходов горизонта в горизонт, ниже по профилю возможна меньшая детализация.

Подобный объем изучения рекомендуется для важнейших в районе исследования биогеоценозов.

Физико-химическое изучение почв направлено на установление зависимостей между химическим составом и свойствами почв и химическим составом биоценозов. Кроме того, этим изучением преду-

сматривается также сравнительная оценка обеспеченности растительности основными элементами минерального питания. Физико-химическое изучение почвы включает определение: 1) биохимического состава органической части почв, 2) химического состава минеральной части почв, 3) подвижных органо-минеральных и минеральных соединений, 4) физико-химических показателей почв, 5) легкорастворимых солей.

Биохимический состав органической части. Главные объекты изучения — подстилка и горизонты A_1, A_2 и B.

В подстилке определяются: общее количество органических и зольных веществ методом прокаливания, окисляемость органического вещества (по методу Тюрина), содержание азота — общего (по Кьельдалю) и гидролизуемого (по Тюрину), состав золы, включая микроэлементы, pH водное, содержание подвижных соединений железа, восстановительная способность (по Lossaint, 1959), групповой и фракционный состав органического вещества (по методу Тюрина).

Полученные данные по составу органической части подстилок не следует строго отождествлять с соответствующими группами и фракциями гумусовых соединений почв. В подстилках их выделение условно, и определение ведется лишь в целях сравнения с содержанием в почвах и установления их преобразования при взаимодействии с минеральной частью почв.

В почве изучаются: содержание гумуса — углерода, групповой и фракционный его состав, выражаемый в процентах от углерода, принимаемого за 100%, азот общий и гидролизуемый, водорастворимые соединения гумуса. Все определения проводятся по методу Тюрина. Содержание валового и водорастворимого гумуса определяется по всем горизонтам, включая верхнюю часть горизонта C. Состав гумусовых веществ (групповой и фракционный) определяется в горизонтах A_1, A_2, B_1 и в некоторых случаях в горизонте B_2 (если он имеет иллювиально-гумусовую природу). Выяснению прочности связей гумусовых веществ с минеральной частью почв помогает анализ содержания гумуса и его состава в илистой фракции (частицы меньше 0,001 *мм*).

Весьма желательно вычислять данные о содержании и составе гумусовых соединений в тоннах на 1 *га* по генетическим горизонтам и в целом для толщи почв. Для этого необходимо иметь величины объемного веса.

Химический состав минеральной части почв. Определяется валовое содержание основных окислов и микроэлементов в почве и выделенной из нее илистой фракции (меньше 0,001 *мм*) по общепринятой методике (Аринушкина, 1962). Валовой состав почв и ила из них определяется сопряженно и для всех генетических горизонтов. Результаты анализов вычисляются в процентах на абсолютно сухую, а также на безгумусовую и бескарбонатную массу почвы и ила. Обязательно вычисление молекулярных отношений $SiO_2 : R_2O_3 : SiO_2 : Al_2O_3 : SiO_2 : Fe_2O_3$.

Результаты анализов позволяют выявлять интенсивность аккумуляции и выноса окислов из отдельных горизонтов, а также устанавливать генетические особенности почв. Особенно важны анализы ила, позволяющие в первом приближении подходить к выяснению форм его миграции и накопления в почвах. При неизменности состава ила по горизонтам предполагается, что происходит преимущественное его перераспределение (если механические анализы показали его перераспределение по профилю), а при изменении состава, и особенно отношения $SiO_2 : Al_2O_3$, предполагается его разрушение и вынос окислов в виде молекулярных растворов.

Определения валового состава почв проводятся для важнейших в районе исследований биогеоценозов. Определения валового состава почв для возрастных стадий лесных биогеоценозов или в биогеоценозах, подвергшихся различным нарушениям, не проводятся, так как он не подвержен существенным и быстрым изменениям.

Содержание и распределение подвижных соединений. В эту группу объединены различные по подвижности соединения: от растворимых в кислотах различной концентрации до растворимых в воде. В них входят различные соединения, которые можно объединить в следующие подгруппы: 1) растворимые в средней крепости соляной кислоте; 2) растворимые в кислых растворах солей; 3) растворимые в кислотах и их солях слабой концентрации; 4) водорастворимые.

Такое разделение основано на извлечении из почвы соединений различной растворимости. Так, солянокислой вытяжкой извлекаются все элементы, включая и микроэлементы, потребляемые растениями и находящиеся в почве в виде свободных окислов и связанные с глинистыми и частично с первичными минералами[1].

Растворами кислых солей и слабых концентраций кислот (H_2SO_4) извлекают из почвы главным образом окислы кремния, алюминия, железа. В последнее время в них начинают определять и другие окислы (кальций, магний). Применяются преимущественно для лесных почв с нейтральной и кислой реакциями.

Методы выделения: 1. Джексона — для извлечения всех несиликатных форм железа, находящихся в почвах как в свободном, так и связанном в кристаллической решетке глинистых минералов состоянии.

2. Тамма (трехкратная последовательная обработка одной и той же навески почвы) — для растворения железа, алюминия и кремнезема, находящихся преимущественно в свободном состоянии или в рыхлой связи с минералами (пленки на поверхности частиц, микроортштейны и т. д.).

3. 1,0 н. H_2SO_4 — многократная последовательная (до 10 раз) обработка, при которой извлекаются свободные и входящие в состав глинистых минералов железо и алюминий. При этом в раствор переходят как минеральные, так и органо-минеральные соединения их. Однако непосредственно в растворах определяются только минеральные соединения железа и алюминия. Для определения их органо-минеральных форм аликвотную часть раствора необходимо выпарить и прокалить при 400—450°, только после этого органо-минеральные соединения переводятся в минеральные и определяются тем же способом, что и в растворе. Разность между содержанием железа до и после прокаливания характеризует количество железа, связанного в органо-минеральных соединениях. Целесообразно для определения свободных SiO_2 и Al_2O_3 применение метода Фостера (Foster, 1953), дающего дополнительную характеристику почв по содержанию SiO_2 и Al_2O_3, растворимых в 2-процентном растворе NaOH при нагревании.

4. Наиболее подвижные (свободные) формы железа дополнительно определяются 0,2 н. HCl (по Кирсанову).

Результаты определений железа, алюминия и кремнезема всеми методами выражаются в процентах от веса почвы и в процентах от валового их содержания. Дополнительно применяется электрофоретическая разгонка сернокислых вытяжек (0,1 н. H_2SO_4) для выяснения количества железа, находящегося в соединениях хелатного типа (по Martels, Calvin, 1952).

Определения подвижных соединений перечисленными методами проводятся по всем горизонтам почв, включая и почвообразующую породу. В карбонатных горизонтах и почвах их изучение нецелесообразно, так как в щелочной среде эти окислы неподвижны. Более подробное изло-

[1] Фидлер и Небе (Fiedler, Nebe, 1963) предложили применить 25-процентную HCl вытяжку в сочетании с валовым анализом для определения степени обеспеченности древесных пород элементами питания. По разности между валовым и переходящим в солянокислую вытяжку содержанием окислов можно судить об обеспеченности древесных пород необходимыми минеральными элементами. Способ очень трудоемкий. В наших условиях не проверялся, но заслуживает специальной проверки.

жение методов определения подвижных соединений железа, алюминия, кремния связано с тем, что они в наибольшей степени позволяют вскрывать роль отдельных почвенных процессов в формировании почв различных типов. Характер распределения этих окислов по профилям почв может быть использован и в качестве одного из важных диагностических показателей для разделения почв по степени выщелоченности (лёссованию), истинной оподзоленности и псевдооподзоленности, а также установления их роли в биологическом круговороте (в частности, в накоплении в верхних горизонтах за счет поступления из опада и подстилки), что особенно важно для лесных биогеоценозов. Подвижные формы соединений железа, алюминия и других элементов в наибольшей степени отражают современные биогеоценотические процессы, происходящие в результате обмена вещества и энергии. Поэтому на них, как нам представляется, и должно быть сконцентрировано внимание при изучении почв как компонентов биогеоценозов (особенно лесных или формирующихся под воздействием искусственно создаваемых лесных биогеоценозов).

Определение доступных растениям питательных веществ — азота, фосфора, калия — при единовременном изучении имеет не абсолютное, а относительное (сравнительное) значение, показывающее бо́льшую или меньшую обеспеченность ими растительности биогеоценозов. При этом следует иметь в виду различия в их потреблении и возврате в травяных и лесных биогеоценозах. Для первых применимы методы и критерии, разработанные для сельскохозяйственных (однолетних) культур. Они включают определение различных по подвижности форм азота, фосфора и калия методами, дифференцированными в зависимости от свойств почв (особенно по содержанию $CaCO_3$ и величинам pH), что указывается в методических руководствах (Аринушкина, 1962; «Пособие по проведению анализов почв...», 1965). Анализируются почвы до глубины 50—60 *см* в трех — пяти индивидуальных или смешанных (из 5—10 точек) образцах почв. Для почв лесных биогеоценозов применяются те же методы, но до сих пор ясной коррелятивной зависимости между содержанием азота, фосфора и калия в почвах и развитием и производительностью лесной растительности не установлено. В этом направлении необходимо усиление методических поисков. В последнее время обращено внимание на определение содержания азота, фосфора и калия в хвое и листьях как показателей обеспеченности ими древесных пород. На его перспективность указывается в некоторых работах, содержащих и необходимые методические указания (Орлов, Извеков, 1960; Орлов, Кошельков, 1965).

Следует подчеркнуть, что в лесных биогеоценозах происходит ежегодный возврат части этих элементов в почвы с опадом и их концентрация в подстилках. Поэтому определение содержания их в последних также имеет важное значение. Однако базироваться только на этих данных при определении степени обеспеченности растений нельзя, так как потребление указанных элементов зависит не только от их содержания, но и от многих сопутствующих условий — степени аэрации, разложения подстилки и др. Вместе с тем не следует умалять и роли микотрофного питания древесных растений, т. е. экстрагирования необходимых минеральных питательных элементов из минералов горных пород. В связи с этим представляет интерес указание К. Д. Кирицы (1965) о целесообразности применения для выделения из почв доступных питательных веществ водой, насыщенной CO_2 с pH до 4, при длительности взаимодействия почвы с такой водой до 6 недель.

В почвах лесных биогеоценозов в течение вегетационного периода, как правило, отсутствуют нитратные формы азота. Большее значение в них имеют гидролизуемые и аммиачные формы. Нитратные формы появляются лишь в зимний период (Арефьева, Колесников, 1964). Причины

отсутствия нитратов в летний период остаются невыясненными, и требуется дальнейшее специальное изучение этого явления в контрастных группах типов лесных биогеоценозов.

Все сказанное вызывает необходимость определения содержания доступных питательных веществ вести в двух направлениях — запаса их во всей корнеобитаемой толще почв и содержания в растениях. Возможно, что сопоставление результатов этих исследований позволит выявить закономерные связи между содержанием питательных веществ в почвах и зеленых органах растений.

Физико-химические показатели почв. К ним относятся такие важные характеристики почв, как pH, или реакция среды, состав и распределение обменных катионов и подвижного или обменного алюминия (по Соколову).

Изменение величины pH — первая характеристика, определяющая выбор методик для изучения других показателей почв и объективной ориентации в направлениях современных генетических и биогеоценотических процессов, происходящих в почвах.

Степень кислотности по pH целесообразно определять как непосредственно в полевых условиях, при естественной влажности, так и повторно — в лаборатории, во всей изучаемой толще почвы и по возможности без перерывов по профилю.

Рекомендуется определять pH электрометрически в водной суспензии, используя pH-метры (выпускаемые гомельским заводом или любой другой конструкции), обеспечивающие точность измерения. При pH почв ниже и выше 6 необходимо учитывать последствия кислого и щелочного почвообразования и соответственно дифференцировать объем и методы изучения их. Они должны различаться главным образом по определению подвижных и водорастворимых соединений, а также по физико-химическим показателям.

Состав обменных катионов, помимо важного генетико-диагностического значения, важен еще для оценки физических свойств почвы, а также для суждения об обеспеченности растений (особенно древесных) кальцием и магнием, так как они могут непосредственно поглощаться корнями.

В почвах с кислой реакцией (pH ниже 6) определяются обменные кальций, магний, водород и алюминий, а с pH выше 6 — кальций, магний и проверяется содержание обменного натрия. Определение обменных катионов проводится в горизонтах A_1, A_2, B. Целесообразно непосредственное определение емкости поглощения. Однако следует отметить, что величины емкости поглощения могут не соответствовать сумме обменных катионов, поскольку для их определения применяются разные методы. Полученные данные выражаются в миллиграмм-эквивалентах на 100 *г* почвы и в процентах от суммы или емкости поглощения. По ним вычисляются степень ненасыщенности почв кальцием и дозы внесения извести. При наличии натрия, по его содержанию устанавливаются дозы внесения гипса, необходимые для его вытеснения[1].

Кислотность (ненасыщенность) почв может обусловливаться катионами водорода и алюминия. Природа их действия на минеральную часть почв различна. Водород наиболее разрушающе действует на первичные и глинистые минералы, роль алюминия менее действенна в этом отношении. Есть указания на то, что алюминий при определенных условиях может предохранять минеральную часть почв от разрушающего действия обменного водорода, так как обладает способностью создавать защит-

[1] Часто обменные катионы кальция, магния, водорода, алюминия определяются в подстилке. Следует отметить, что в подстилках эти основания не находятся в той связи, в которой они установлены в почвах, а включены в состав органического вещества. Их количество большей частью соответствует общему их содержанию в золе подстилки.

ные пленки на поверхности почвенных частиц. Во всяком случае многочисленные наблюдения показывают, что при повышенном содержании подвижного или обменного алюминия процесс оподзоливания или не выражен, или проявляется весьма слабо; чаще же при преобладании алюминия развивается процесс псевдооподзоливания. Поэтому знание соотношений обменных водорода (по Гедройцу) и алюминия (по Соколову) весьма важно, так как с ними может быть связан иной ход процессов обмена веществ в биогеоценозах, не приводящий к проявлению подзолообразования[1].

Содержание легкорастворимых солей и гипса — показатель специфических свойств почв некоторых биогеоценозов. Специфика определяется содержанием водорастворимых солей NaCl, Na_2SO_4, $MgSO_4$, $CaSO_4$ и других в почвообразующей породе или поступающих в почвы из грунтовых вод, содержащих эти соли. Реже их накопление связано с привносом в почвы водами поверхностного стока. Во всех случаях, если соли залегают в корнеобитаемой почвенной толще биогеоценозов, их влияние на растительность сказывается в изменении ее видового состава, понижении производительности, а следовательно, и в интенсивности биологического круговорота и его изменениях в сторону биологического накопления солей. Этим может вызываться биологическое засоление и солонцеватость почв. Ярким примером является засоление песчаных почв под саксаулом в Каракумах (Зонн, Леонтьев, 1942). Засоление проявляется в степных, полупустынных и пустынных биогеоценозах.

При изучении засоленных почв глубина и степень засоления устанавливаются по водной вытяжке или определением электропроводности до глубины активного проникновения корней, а при близком залегании грунтовых вод — до их уровня и анализами воды. Содержание гипса, вследствие малой его растворимости в воде, определяется в 0,2 н. растворе HCl.

Определение содержания $CaCO_3$ по профилю карбонатных почв проводится различными методами (Аринушкина, 1962) и имеет целью выяснить глубину и мощность карбонатных горизонтов. Последние, как правило, обладают высокой плотностью и сухостью, что сказывается на глубине проникновения корней и снижении мощности почвенной толщи.

Обобщая все сказанное, представляется возможным программу биогеоценотического изучения почв дифференцировать применительно к двум большим группам биогеоценозов: 1) лесным и травяным в пределах таежной, хвойно-широколиственной и лесостепной зон; 2) лесным и травяным в пределах степной, сухостепной и пустынной зон.

ПРОГРАММА БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОГО ИЗУЧЕНИЯ ПОЧВ

I. Морфология и микроморфология:

1) установление общей мощности биогеоценотической толщи почв;

2) определение мощности и строения почвенных профилей в целом и отдельных биогеоценотических горизонтов;

3) изучение форм миграции глинистого вещества и других микроморфологических особенностей (строение новообразований, микроструктур и т. д.).

II. Физические свойства:

1) механический состав и его изменения по профилю;

[1] Часто сопоставляются величины обменных водорода и алюминия, определенные по методу Соколова. В большинстве случаев этот метод дает больше алюминия, чем водорода. Из этого делают вывод, что преобладание кислотности обусловлено алюминием, что неверно.

2) структурность, плотность (объемный вес), удельный вес, скважность, водопроницаемость, виды влагоемкости, максимальная гигроскопичность, влажность завядания, давление почвенной влаги.

III. Физико-химические свойства:

1) биохимический состав органического вещества. Подстилка: а) общее содержание органических и зольных веществ, азота; окисляемость, состав органического вещества; б) состав золы: pH, подвижное железо, восстановительная способность. Почва: а) содержание и распределение гумуса общего и водорастворимого; б) состав гумусовых веществ;

2) валовой химический состав почвы и ее ила. Подвижные соединения: солянокислая (25%) вытяжка; железо — по Джексону; кремнезем, железо, алюминий — по Тамму; железо, алюминий — в 1,0 н. H_2SO_4. Свободные железо, кремнезем, алюминий — по Фостеру.

3) Электрофоретическая разгонка;

4) доступные питательные вещества: азот, фосфор, калий в почвах и в зеленых органах растений;

5) физико-химические показатели: pH; обменные катионы — кальций, магний, водород и алюминий;

6) растворимые соли: водорастворимые соли, $CaCO_3$, $CaSO_4$ и состав солей в грунтовых водах.

Объем определений должен дифференцироваться по зональным группам типов биогеоценозов, с учетом генетических особенностей почв. Например, в группах лесных и травяных степных, сухостепных и пустынных биогеоценозов подвижные соединения определяется только в HCl — вытяжках, из обменных катионов водород и алюминий не определяются, а проверка на содержание обменного натрия обязательна. Водорастворимые соли изучаются только при их видимом наличии.

Программой-минимум может быть исключено определение валового состава почвы и ила: можно определять только валовое содержание и распределение по профилю SiO_2, Al_2O_3, Fe_2O_3. Необязательно использование метода электрофореза.

ИЗУЧЕНИЕ ПОЧВЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Несмотря на сложность и трудоемкость организации и проведения исследований почвенных процессов в биогеоценозах, результаты их позволяют с наибольшей глубиной и всесторонностью выявить изменения в почвах под влиянием всех компонентов биогеоценозов (отдельно и суммарно). Данные такого изучения необходимы для выявления роли миграции веществ и отражения особенностей в составе и свойствах почв. Наконец, эти исследования имеют целью выявление и преодоление условий, неблагоприятных для развития и биологической продуктивности биогеоценозов. Они имеют и самостоятельное значение — установление параметров современных процессов, под влиянием которых формируются те или иные свойства почв, важные для диагностики типов и подтипов почв.

Как отмечалось выше, в почвах следует различать изменения вековые и годовые. Вековые изменения обусловлены главным образом растительными и животными компонентами биогеоценозов и происходят: 1) при относительном постоянстве состава ценозов одного или нескольких поколений растительности (главным образом лесной); 2) при сменах биоценозов, вызываемых преобразованием горной породы в почву; 3) при смене растительности, связанной с изменением почвенных условий ее произрастания; 4) при смене растительности, происходящей в результате стихийных природных явлений и вмешательства человека.

Сезонные изменения вызываются годовыми циклами развития биогеоценозов и зависят от погодных условий отдельных лет и более длительных периодов их смены (11-летние и др.).

Вековые изменения почв происходят в твердой, жидкой и газообразной фазах почв и в наибольшей степени отражаются на содержании и перераспределении минеральных и органо-минеральных соединений в почвах; изменении реакции почв и подвижности потребляемых растениями элементов минерального питания; биологической активности и связанном с ней изменении состава почвенного воздуха в отношении содержания CO_2, O_2 и др.; перераспределении и вымывании карбонатов и водорастворимых солей; степени и характере увлажнения почв (водный режим); перераспределении глинистого вещества и появлении специфических новообразований органического происхождения (фитолитарий, гумус — железистых стяжений и конкреций и др.).

В соответствии с перечисленными возможными изменениями почв намечается объем исследований, направленных на выявление воздействия биоценозов на почвы с учетом остальных компонентов и условий формирования конкретных биогеоценозов. Подобное изучение почв, как указывалось выше, имеет своей целью выявить суммарные изменения, происшедшие в них за определенные длительные отрезки времени. Поэтому полученные данные в наибольшей степени будут отвечать поставленным целям только тогда, когда исследованиями охватываются или различные по своей природе биогеоценозы (лесные, степные, луговые, культурные), или биогеоценозы с разным составом растений, или один тип многолетнего биогеоценоза, но на разных возрастных стадиях развития.

Только при таком сравнительном изучении могут быть определены изменения почв, обусловленные воздействием различных компонентов биогеоценозов. Естественно, подобное изучение не вскрывает сущности процессов, вызывающих те или иные изменения в почвах. Для того чтобы выявить эти процессы и значение каждого из них, а также направление и стадии эволюции почв, необходимо знание сезонных и разногодичных изменений почв.

ИЗУЧЕНИЕ СЕЗОННОЙ И РАЗНОГОДИЧНОЙ ДИНАМИКИ ПОЧВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Изучение сезонной и разногодичной динамики почв позволяет выявить специфические, скрытые стороны этих взаимодействий, существенно изменяющихся как в течение года, так и по годам с различными погодными условиями.

Исследованиями сезонных изменений, происходящих в почвах, преследуют цель проследить за ходом почвенных процессов и связи с сезонными изменениями тепла, влаги, растительности и другими, для чего наблюдения проводят подекадно или приурочивают их к определенным фазам вегетации.

Наиболее существенным изменениям в течение года подвержены: водный режим почв и потребление влаги фитоценозами; поступление и разложение органического опада на поверхность почв; биологическая активность (дыхание) и газовый режим почв; содержание и состав гумуса; подвижные соединения в почвах; состав и распределение обменных катионов.

Кроме того, в течение года происходят: миграции важнейших минеральных элементов в связи с привносом и выносом их с поступающей водой; взаимный обмен твердыми элементами (пылью) между почвой и атмосферой; выщелачивание и смыв атмосферными осадками минеральных и органических соединений с надземной части растений; выделение в почву органо-минеральных веществ корнями.

Проведение исследований по всем перечисленным разделам, их объем и периодичность целесообразно изменять в зависимости от природы биогеоценозов, условий развития, а также задач их использования, охраны

или преобразования. Общие положения и возможности применения тех или иных методов для их изучения приводятся ниже.

Водный режим почв и влагообеспеченность биогеоценозов. Под водным режимом понимаются явления накопления и передвижения влаги в почве и обмен влагой в системе атмосфера — почва — растения — грунт. Водный режим почв представляет один из главнейших факторов, определяющих развитие биогеоценозов. Знание его необходимо для выяснения миграций минеральных и органических веществ в толще почвы и их выноса за пределы биогеоценоза, а также для установления водного баланса почв и биогеоценозов в целом и выявления степени влагообеспеченности их биокомпонентов.

Изучение водного режима почв должно охватывать всю почву, а для выяснения величины оттока влаги за ее пределы и часть нижележащей толщи грунта. Глубина изучаемой толщи подчинена общим зональным и некоторым частным показателям почв (Зонн, 1959). При близком стоянии грунтовых вод или близком залегании длительно мерзлой толщи изучение водного режима, естественно, ограничивается этими пределами.

Методика изучения водного режима с достаточной подробностью описана А. А. Роде (1960). Дополнительно укажем, что, наряду с основным весовым методом определения влажности почв, следует вводить гамма-метод, а также метод давления почвенной влаги (Судницын, 1964), которые ускоряют проведение работ, особенно если имеется возможность для дистанционных наблюдений. Но применение этих методов требует проверки получаемых данных весовым способом.

Наблюдения за водным режимом почв следует вести не менее 4—5 лет, так как в меньшие сроки могут быть не охвачены различные погодные условия и вариации в поступлении атмосферной влаги. На постоянно действующих биогеоценотических станциях и стационарах изучение водного режима необходимо вести непрерывно в течение многих лет, с охватом всех сезонов. Изучению водного режима предшествует определение физических констант почв, указанных выше. Их определение надо повторять через 2—3 года.

Динамика поступления и разложения органического опада на поверхности почв — один из основных факторов, определяющих гумусонакопление в почвах, поступление и миграцию минеральных веществ, поскольку опад является главным источником зольных веществ и органических кислот, поступающих в почву вместе с влагой. Особенно большое значение опад и подстилка имеют в лесных биогеоценозах. Поэтому тщательное изучение динамики поступления опада и изменения количества подстилки в течение года необходимо для установления характера и скорости разложения органических остатков на поверхности почвы. Так как количество ежегодного опада зависит от многих причин и условий и широко изменяется по годам, то его учет необходимо проводить в течение не менее 5—6 лет, для того чтобы получить надежные среднегодовые данные. Общее количество органических остатков на почве в год наблюдений слагается из подстилки и текущего свежего опада, количество же разложившейся массы органических остатков за каждый отрезок наблюдений определяется по разности количества подстилки к началу наблюдений и количества подстилки в следующий период наблюдений или к концу вегетации (до листопада). Если разложение подстилки ограничивается теплым периодом года, то наблюдений за ее разложением в холодный период не производят.

Учет опада ведется до образования снежного покрова. Зимний опад учитывается суммарно после стаивания снега при помощи опадоуловителей, оставляемых на зиму. При отсутствии зимнего покоя растений учет накопления опада и разложения подстилки ведется непрерывно. Методика учета опада зависит от характера растительности. В травя-

ных биогеоценозах он определяется укосами, а в лесных — опадоуловителями [1].

Учет подстилки в каждом изучаемом биогеоценозе проводится на площадках в 1 *м*² в 10-кратной повторности или при помощи металлических шаблонов площадью 50—100 *см*³ в 25—50-кратной повторности (ежемесячно). После тщательного удаления минеральных частиц каждая проба взвешивается, затем составляется средняя проба, из которой отбирается часть подстилки для высушивания и определения влаги и пересчетов на сухую массу.

Биологическая активность (дыхание) и газовый режим почв. Конечный продукт разложения органического вещества почв — углекислота. Поэтому определение ее количества, выделяющегося с поверхности почв в приземный слой атмосферы, может служить одним из показателей скорости разложения органического вещества подстилок и биологических процессов, происходящих в почвах. Чем больше ее выделяется почвой, тем, следовательно, быстрее идут эти процессы, и наоборот. Кроме того, зная количество выделяющейся углекислоты, можно посредством соответствующих расчетов подойти к вычислению энергии, выделяемой в результате этого процесса.

Сезонное изучение данного процесса преследует цель выяснить зависимость его от увлажнения, температуры почв, микробиологической деятельности и других факторов.

Наблюдения целесообразно проводить как непосредственно на поверхности подстилки, так и на поверхности почвы со снятой подстилкой. При таком парном определении углекислоты представляется возможным выяснить как валовое ее продуцирование подстилкой и почвой, так и раздельное [2].

Газовый режим почв в основном определяется составом почвенного воздуха и его динамикой, обусловливаемой поступлением углекислоты при разложении подстилки, а также углекислоты, образующейся в почве в результате биохимических процессов, разложения карбонатов и др. Меньшее значение, по-видимому, имеет ее выделение корнями (дыхание корней), хотя многие исследователи придают этому источнику большое значение. Динамика газовой фазы почв зависит от состава растительности, ее полноты, количества и качества подстилки, состава, влажности и температуры почв и других факторов. В динамике углекислоты почвенного воздуха отчетливо выделяются периоды интенсивного ее образования с более равномерным распределением и периоды ясно выраженного накопления углекислоты в нижних горизонтах почв, что обусловливается их температурным режимом и влажностью. Углекислоту следует относить к одному из агрессивных факторов, воздействующих на минеральную часть почв и изменяющих ее состав. Кроме того, имеет большое значение соотношение между содержанием углекислоты и кислорода. Чем больше углекислоты, тем меньше количество кислорода, что также имеет важное значение для процессов почвообразования и деятельности населяющих почву организмов.

Динамика углекислоты и кислорода изучается во всей корнеобитаемой толще почв до глубины не менее 2 *м*.

Динамика содержания и распределения гумуса и его состава (валового, водорастворимого, группового, фракционного). Исследования последних лет показали значительную динамичность состава и запасов гумуса, поэтому рекомендуется изучать динамику общего содержания гумуса и его составляющих. Содержание гумуса определяется в сроки, установленные для других исследований, не реже четы-

[1] См. более подробно в разделе «Изучение растительности как компонента биогеоценоза».

[2] Более подробно методические указания см. у В. Н. Мины и др. (1963).

рех-пяти раз за вегетационный период. Учитывая пестроту содержания гумуса в почвах, для получения достоверных средних данных надо значительно увеличивать число индивидуальных определений, чтобы статистическая точность средних была не ниже 3—5%.

Состав гумусовых соединений, вследствие трудоемкости его определения и меньшей динамичности в течение года, рекомендуется определять в начале и конце вегетационного периода, особенно в тех типах биогеоценозов (преимущественно лесных и болотных), где можно ожидать контрастных его изменений.

pH и «подвижные» соединения. Эти показатели наиболее динамичны в почвах. Поэтому сроки их определения должны быть увязаны со сроками изучения водного режима (влажности) почв и основными фазами вегетации растений. Наиболее часто следует определять pH, формы азота (гидролизуемые, NO_3 и NH_4), подвижные — фосфор и калий; pH следует определять по всему профилю, подвижные формы азота, фосфора, калия — с учетом характера распределения гумуса и максимума всасывающих корневых окончаний.

Определение подвижных железа и алюминия наиболее целесообразно увязывать с контрастностью увлажнения (максимумы и минимумы его). При щелочной реакции, обусловленной $CaCO_3$, изучение подвижных форм железа проводить нецелесообразно. Определяются железо и алюминий в 1,0 н. H_2SO_4 с разделением железа на закисные (FeO) и окисные (Fe_2O_3) формы. Определения увязываются с измерением окислительно-восстановительного потенциала (ОВ-потенциал). Железо и алюминий по Тамму и железо по Джексону определяются в начале и конце вегетационного периода в горизонтах А, В, С.

Состав и распределение обменных катионов изучаются сопряженно с pH и подвижными формами железа и алюминия. Состав обменных катионов зависит от многих факторов и условий, и его динамику трудно выявить с необходимой точностью. Поэтому более целесообразно ограничивать сроки определения началом и концом вегетационного периода. Это позволит выявить общую тенденцию изменений состава катионов и зависимость его от состава растительности и скорости разложения опада в лесных биогеоценозах. В зависимости от типов биогеоценозов состав определяемых обменных катионов изменяется, в кислых почвах определяются кальций, магний, водород, алюминий, в нейтральных — кальций, магний, в щелочных — кальций, магний, натрий. К срокам определения состава обменных катионов приурочивается определение и емкости поглощения. Изучение ограничивается толщей, включающей горизонты А и В.

Миграция важнейших минеральных элементов в связи с привносом и выносом с водой. Изучение миграции элементов требует учета поступающих осадков, вод поверхностного и внутрипочвенного стока (последних двух в случае их существенного участия в жизни биогеоценозов), а также определения в них форм азота, фосфора, калия, кальция, магния, железа и алюминия, водорастворимого гумуса, pH, с пересчетом их количества на объем поступающих вод. Поступление атмосферных вод изучается как на открытых пространствах, так и под пологом растительности при помощи малых дождемеров; поверхностный и внутрипочвенный сток улавливается на стоковых площадках (см. раздел «Изучение воды как компонента биогеоценозов»), и в нем определяются те же элементы.

Перераспределение элементов в почвах и вынос их за пределы почвенной толщи определяются при помощи установок поглотительных адсорбционных колонок на глубинах переходов горизонтов (Кауричев, Ноздрунова, 1960), постоянных лизиметров, оборудованных приемными устройствами (Дараселия, Ремезов), моделированием в специальных воронках (Бюхнера и др.) разных сочетаний почвенных горизонтов.

Обмен твердых частиц между почвой и атмосферой. Этот обмен в природе развит очень широко. Обусловлен он, с одной стороны, природными причинами — выдуванием почв и грунтов, извержениями вулканов, приносом космического материала, с другой — влиянием промышленно-городских комплексов. Из природных причин местами особенно большое значение имеет вулканическая деятельность (Зонн, Карпачевский, Стефин, 1964). Привнос вулканического материала часто перекрывает объем и интенсивность биологического круговорота, постоянно обновляет почвы и вызывает наращивание их сверху. Промышленно-городские комплексы обусловливают поступление разнообразных механических частиц в результате сгорания топлива и других материалов, обнажения почв и грунтов карьерами, выбросов угля, руд и т. д.

Количественный учет этого рода поступлений в почвы еще недостаточно разработан, применяются различного рода пылеуловители (нейтральный невысыхающий клей, водоуловители, ловушки пыли и т. д.). Установка их в достаточном количестве на поверхности почвы и над пологом растительности может дать необходимую информацию о количестве этих поступлений, а анализ материала — качественную его характеристику, что позволит оценить его роль в общем балансе круговорота веществ изучаемых биогеоценозов. В этом направлении следует развивать и методику исследований.

Выщелачивание и смыв атмосферными осадками минеральных и органических соединений с надземной части растительности. Работами Коунлера, Аренса, Тамма, Уилла и других показано, что на поверхность зеленых частей растений (особенно древесных и пустынно-солончаковых) выделяются различные органические и зольные элементы, осадками они растворяются и поступают в почвы (Мина, 1965). Кроме того, на поверхности листьев и хвои оседает часть веществ из атмосферы, которые в результате смыва также поступают в почвы. Известное количество органических веществ и частично минеральных элементов поступает в почву в результате растворения и смыва их с ветвей и стволов дождями. Их поступление также должно учитываться и входить в расчеты баланса биологического круговорота веществ.

Методы учета этого вида поступлений те же, что и описанные в разделе «Миграции важнейших минеральных элементов...», за исключением учета стока со стволов, который следует проводить методами, описанными В. Н. Миной (1965). Естественно, что предлагаемой методикой можно учесть лишь суммарное количество веществ, смываемых с поверхности надземных органов растений. Дифференцировать их можно только на твердую нерастворимую часть (пыль) и жидкую, растворимую в воде, что достигается фильтрацией влаги из дождемеров или смывом пыли, задержанной опадоуловителями. Разделение этих поступлений на составляющие — выделенные растениями и поступившие аэральным путем — затруднено. Помимо отмеченного, возможен и еще один путь суммарного учета выделяемых растениями и оседающих на них нерастворимых и растворимых в воде веществ, а именно срезанием определенного количества по весу и объему надземных частей растений, быстрым «купанием» их в воде с последующим определением химического состава этой воды и пересчетом данных на объем надземных частей фитоценоза.

Выделение в почву органо-минеральных веществ корнями. Бесспорно, что корни принимают активное участие в изменении физико-химических и других свойств почв. Особенно интенсивно это участие проявляется в прикорневых микрозонах, где наблюдаются потечные формы глинистого вещества, а также отмечается снижение содержания гумуса, азота, фосфора, калия и других элементов питания.

По данным А. Ф. Тюлина (1954), влияние корней динамично и сводится не только к обеднению почвы, но и к обогащению ее, что связано с фазами вегетации растений. Дымблеби показал, что корни выделяют не только кислые продукты жизнедеятельности, но и щелочные (кальций, магний и др.). Все это указывает на важность изучение влияния корней. Однако методика изучения этого вопроса остается слабо разработанной. Вероятно, применение радиоизотопов, препарирование части корневых окончаний и помещение их в нейтральную фазу (колбы с дистиллированной водой) может быть началом такого изучения, важного для дифференцированного познания жизнедеятельности корней как разных растений, так и одного вида в разные сроки.

НЕКОТОРЫЕ ПРЕДПОСЫЛКИ К ИЗУЧЕНИЮ ОБМЕНА ЭНЕРГИЕЙ МЕЖДУ БИОЦЕНОЗАМИ И ПОЧВОЙ

Обмен энергией в системе живые организмы — почвы наиболее сложен и наименее изучен. Поэтому мы ограничимся только рассмотрением общих положений этого обмена, что, может быть, окажется полезным для привлечения внимания исследователей к разработке методов и постановке поисковых исследований в этом направлении.

В общей форме энергетический баланс биогеоценоза слагается из тепловой и световой энергии, поступающей на поверхность, занимаемую тем или иным биогеоценозом. Следовательно, в самом упрощенном виде энергетический баланс биогеоценозов может быть представлен в таком виде:

$$Q = T + K,$$

где Q — количество энергии, участвующей в развитии биогеоценоза; T — количество тепловой энергии; K — количество световой энергии.

Источник обоих видов энергии — солнечное излучение. Поскольку эти виды энергии в каждом биогеоценозе трансформируются почвами, и особенно живыми организмами, приведенное выше общее выражение энергетического баланса для данных условий неприменимо. В последнее время В. Р. Волобуевым (1958) предложено возможное выражение энергетического баланса почвообразования в следующем виде:

$$Q = W_1 + W_2 + B_1 + B_2 + E_1 + E_2 + C_1,$$

где Q — количество энергии, участвующей в почвообразовании; W_1 — энергия, расходуемая в явлениях физического разрушения почвообразующих пород; W_2 — энергия разложения минералов почвообразующих пород в процессе выветривания; B_1 — энергия, аккумулируемая в гумусовом веществе; B_2 — энергия, расходуемая в биологических реакциях преобразования органических и минеральных веществ; E_1 — энергия, расходуемая на испарение с поверхности почвы и растений; E_2 — энергия, расходуемая в процессах транспирации; C_1 — потери энергии в процессах механической миграции солей и мелкозема в почве.

Не отрицая важности учета перечисленных «статей» энергетического баланса почвообразования, некоторые из них, например W_1, W_2, а также C_1, на данном этапе изучения можно не принимать во внимание, так как их доля участия в общем обмене энергией незначительна. Кроме того, в биогеоценотических исследованиях они имеют меньшее значение, чем, например, энергия, затрачиваемая корнями при проникновении в почвы, а также энергия, расходуемая животным населением в почвах.

Учитывая изложенное выше, энергетический баланс в биогеоценозах можно представить в первом приближении в виде:

$$Q = B_1 + B_2 + E_1 + E_2 + C_1 + C + N,$$

где значения Q, B_1, B_2, E_1, E_2, C_1 те же, что и в уравнении Волобуева; C—

потери энергии корнями при их проникновении в почву; N — энергия, расходуемая животным населением почв в биогеоценозах.

Не касаясь значения каждого из компонентов энергетического баланса, отметим, что выражение этого баланса требует дальнейшего уточнения знания его компонентов, а также разработки методов их определения. Для получения количественных величин энергетического баланса в биогеоценозах необходимо получение достоверной информации не только об обмене веществ, накоплении и превращении органического вещества в гумусовые соединения в почвах, но и обо всех процессах в биогеоценозах, сопровождающихся поглощением и выделением энергии.

НАПРАВЛЕНИЕ И ПРИЕМЫ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ ДАННЫХ ПО ИЗУЧЕНИЮ ПОЧВЫ КАК КОМПОНЕНТА БИОГЕОЦЕНОЗА

Информация, получаемая в результате статического и динамического изучения почв и процессов, происходящих в них, по намеченной программе может быть обработана и рассмотрена в самых различных аспектах — генетическом, региональном, лесоводственном, биогеоценотическом и т. д. Однако, исходя из основной цели, поставленной в книге «Программа и методика биогеоценотических исследований», главным следует признать биогеоценотическое и связанное с ним почвенно-генетическое направления.

В тех случаях, когда почвенный фон изучаемых биогеоценозов в генетическом отношении не вызывает каких-либо сомнений, обработка ведется в направлении выявления тех свойств и процессов, которые определяются биоценотической деятельностью и связанными с нею влияниями остальных компонентов биогеоценозов. Рассмотрению динамики почвенных процессов, связанных с годовыми, вековыми или возрастными изменениями остальных компонентов биогеоценозов, необходимо предпослать характеристику почв с выявлением тех особенностей состава и свойств, которыми в той или иной степени определяются условия и специфика развития биоценозов. При этом важно не ограничиваться констатацией характеристик, а стремиться к выявлению коррелятивной зависимости их от остальных компонентов биогеоценозов.

Вместе с тем только сравнением полученных данных можно выявить специфику влияния остальных компонентов биогеоценозов на почвы. Особой тщательности требует анализ данных по морфологии, микроморфологии, механическому составу, содержанию и распределению подвижных соединений. Они в наибольшей степени подчеркивают изменения свойств почв под воздействием биоклиматических компонентов.

При обработке данных стационарных исследований следует исходить из особенностей водного режима. Установив его динамику, особенности, тип, с ним следует увязывать данные остальных исследований, рассматривая их последовательно: по срокам наблюдений, по сезонам года и фазам вегетации, годовым изменениям и средним показателям за все годы наблюдений. При этом данные должны быть подвергнуты статистической обработке как в отношении их достоверности, так и отклонений, связанных с другими явлениями и влияниями.

Наконец, все данные необходимо увязывать с результатами исследований других компонентов биогеоценозов, в первую очередь с данными по климату и изменениям микробо- и зооценозов.

В итоге исследований следует стремиться к установлению типов процессов, характерных для почв изучаемых биогеоценозов, их количественных и качественных показателей (средних и с колебаниями по годам), к определению их роли в общей продуктивности растительности и к обоснованию ее повышения. Одновременно следует использовать те же данные и результаты для уточнения генетических особенностей почв, их номенклатуры и классификационного положения.

ГЛАВА XIII

ИЗУЧЕНИЕ ОБМЕННЫХ ПРОЦЕССОВ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Обменные процессы, совершающиеся в биогеоценозах суши, включают совокупность процессов, которые принято рассматривать как малый биологический круговорот. К ним относятся следующие процессы.

1. Поглощение ассимилирующими органами растений из атмосферы углерода и некоторыми растениями азота, а корневыми системами из почвы азота, зольных элементов и воды с закреплением их в телах растительных организмов с образованием сложных соединений; с другой стороны, поступление в почву отмерших растений или их частей (как надземных, так и подземных). По количеству вовлекаемых химических элементов это самая существенная часть биологического круговорота. Она послужила объектом исследований ряда авторов (Мина, 1955; Ремезов, 1955; Базилевич, 1955, 1962, 1965; Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Пьявченко, 1960; Родин, 1961; Родин, Базилевич, 1965, и др.).

2. Газообмен между надземными частями растений и атмосферным воздухом так же, как между корнями и почвенным воздухом. Процессы эти применительно к отдельным растениям глубоко изучаются специалистами по физиологии растений, однако в целом в биогеоценозах и фитоценозах пока почти не исследованы.

3. Прижизненные выделения надземными органами растений разнообразных веществ (например, фитонцидов); вымывание химических элементов из живых растений дождевыми водами и т. д., и особенно выделение корневыми системами некоторых соединений и химических элементов в атмосферу или в почву. Для изучения этой составляющей методики разработаны далеко не полно или вовсе не разработаны, и по этому вопросу, как свидетельствует ряд исследователей (Ахромейко, 1936; Тюлин, 1954; Ремезов, 1956, 1959; Рахтеенко, 1958; Мина, 1965, и др.), пока нет достоверных и полных данных.

4. Отчуждение частей растений питающимися ими животными, превращение их в телах животных в новые органические соединения и закрепление в животных организмах; последующее поступление химических веществ в почву и атмосферу с прижизненными выделениями животных и с их трупами после отмирания. Под термином «отчуждение» следует понимать не только прямое потребление тех или иных органов растений животными, но и извлечение питательных веществ непосредственно из живых растений, например сбор нектара и пыльцы насекомыми и птицами (Бутков, Хамидов, 1963; Мчедлишвили, 1963, и др.), высасывание соков из тканей растений трипсами или потребление выделений растений, например так называемого плача тлями и т. д.

Вовлечение химических веществ в жизненный цикл новыми группами организмов (например, хищниками, сапрофагами и др.) на последующих трофических уровнях. Исследование этой части биологического круговорота лишь только начато.

5. Разложение органических остатков (отмерших растений, трупов и экскрементов животных, отмерших клеток микроорганизмов) под воздействием микроорганизмов с выделением химических элементов в атмосферу и почву.

6. Потребление органических веществ и их ресинтез микроорганизмами с выделением химических элементов в атмосферу и почву.

7. Синтез органического вещества почвы и его распад с выделением химических элементов в атмосферу и почву.

Для познания в полной мере круговорота веществ, совершающегося в рамках биогеоценоза, необходимо охватить исследованиями все группы организмов: растения, животных, микрофлору и микрофауну. Такого рода исследования — это еще лишь программная задача, пока далекая от осуществления (Лавренко, 1955). Значительно больше материалов, касающихся динамики органического вещества и биологического круговорота азота и зольных элементов в фитоценозах, слагаемых цветковыми и некоторыми споровыми растениями в основных формациях природных зон Земли (Родин, Базилевич, 1965). Эти материалы касаются лишь одной из частей биологического круговорота, а именно поглощения растениями из почвы азота и зольных элементов, закрепления их в растениях, поступления в почву отмерших растений или их частей (как надземных, так и подземных), разложения их и освобождения заключенных в них элементов.

В ходе биологического круговорота веществ происходит обогащение почвы перегноем, азотом, элементами минерального питания, что в сочетании с другими изменениями среды создает благоприятные условия для жизни растений. Материнские горные породы по элементарному химическому составу на 92—94% по объему состоят из атомов кислорода; на долю же остальных элементов приходится всего 6—8%. По весу на долю кислорода приходится 49,1%, а на остальные элементы 50,9%, в том числе на кремний 26% и на алюминий 7,5%. Таким образом, необходимые для питания растений элементы находятся в горных породах в состоянии большого рассеяния; азот же, как правило, в горных породах не содержится. Следовательно, почвообразующие горные породы в неизменном виде оказываются средой, малоблагоприятной для жизни, по крайней мере высших растений. Лишь в процессе биологического круговорота осуществляется постепенное превращение горных пород в почвы с накоплением и обогащением верхних их горизонтов элементами питания.

Благодаря избирательной способности растений к захвату химических элементов из горных пород соотношения их в почве оказываются совершенно иными, чем в материнских горных породах. В почве прежде всего отмечается аккумуляция важнейших органогенов — фосфора, серы, калия, кальция и др..

В основе биологического круговорота лежат процессы созидания и разрушения органического вещества растений — нарастание, отмирание и разложение.

Продолжительность жизни и степень воздействия на горные породы и почвы разных групп растений — деревьев, кустарников, полукустарничков, травянистых растений, мхов, лишайников, водорослей, бактерий — весьма различны. Многолетние растения значительную часть поглощенных химических элементов удерживают на длительное время в многолетних органах[1]. Однолетние растения возвращают в почву поглощенные химические элементы в течение короткого периода — например эфемеры за 2—3 месяца. Понятно, что скорость оборота химических элементов для однолетних органов многолетних растений будет значительно больше, чем для органов многолетних.

Глубина воздействия растений на почвогрунты значительно варьирует в зависимости от типов растительности. Корневые системы высших растений могут проникать на большую глубину (до десятка метров), черпая химические элементы из значительного объема почвы; сфера воз-

[1] Для отдельных видов древесных пород и папоротников это время может измеряться тысячелетиями.

действия низших растений может измеряться всего лишь несколькими миллиметрами.

Весьма различна и способность различных растений создавать продукцию органического вещества. Поскольку в биогеоценозе большей частью наблюдается сочетание растений различных групп с различным морфологическим строением и различными биологическими особенностями, изучение роли этих групп растений в биологическом круговороте должно проводиться с учетом всех этих особенностей.

Весьма важными временными параметрами биологического круговорота являются продолжительность закрепления химических элементов в отмерших растительных остатках и скорость их высвобождения при процессах разложения. Минерализация отмерших зеленых ассимилирующих органов растений протекает гораздо быстрее, чем одревеснев-ших многолетних частей (минерализация упавших стволов деревьев может завершиться в течение нескольких десятилетий); тонких корней быстрее, чем толстых, и т. д.

Большое значение в скорости разложения имеет биохимический и минеральный состав растений. Присутствие дубильных, смолистых веществ затормаживает процессы минерализации; богатство сахарами, целлюлозой, наоборот, ускоряет освобождение химических элементов. Обогащенность растительных остатков основаниями и азотом способствует образованию мягкого перегноя и более интенсивному разложению, чем недостаток зольных элементов и кислые условия среды. В тесной зависимости от качественного состава опада находятся ценозы микроорганизмов и фауны, населяющих подстилку или степной «войлок», что приводит к значительным различиям в скорости и продуктах разложения.

Однако наиболее существенное значение при процессах разложения и минерализации растительных остатков имеют климатические условия — сочетание тепла, влаги, света, распределение их по сезонам года. Наблюдения показывают, что при одном и том же составе лесообразующих пород в ценозе в различных условиях климата процессы разложения протекают совершенно различно, что приводит к формированию резко различных типов почвообразования (Зонн, 1960, и др.).

При изучении биологического круговорота необходимо также проследить судьбу освобождающихся при процессах минерализации растительных остатков химических элементов — вовлечение их в новые биологические циклы, совершающиеся в биогеоценозе, или, наоборот, изъятие из биологических циклов благодаря закреплению почвой, поверхностному или внутрипочвенному (горизонтальному и вертикальному) стоку, деятельности ветра, делювиальному сносу мелкозема и растительных остатков и т. д.

ЦИКЛЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО КРУГОВОРОТА

Биологический круговорот веществ и поток энергии в биогеоценозах представляет сложный полициклический процесс (Ремезов, 1959), включающий циклы различной продолжительности и глубины воздействия на среду. Можно различать сезонные, годовые, многолетние и вековые циклы биологического круговорота. Центральное место в этой системе занимают годовые циклы, определяемые размером потребления элементов, которые фитоценоз в течение года извлекает из почвы и атмосферы, удерживает в себе и возвращает в почву с опадом и отмирающими растениями.

Существенное влияние на эти циклы оказывают погодные условия различных лет. В благоприятные годы возрастает количество синтезируемого органического вещества в ценозе и общая величина вовлекаемых в биологический цикл химических элементов. В неблагоприятные годы

«емкость» годового цикла сокращается. В лесных формациях величина емкости годовых циклов существенно варьирует также еще и в зависимости от возраста древостоя.

Годовые циклы биологического круговорота, как указывалось выше, изучались в наибольшей мере. В годовом цикле можно различать отдельные сезонные циклы круговорота. Под сезонными циклами следует понимать циклы, осуществляющиеся на протяжении отдельных периодов (сезонов) года, например биологический цикл элементов, вовлекаемых и возвращаемых в течение одной из фенологических стадий развития сообщества (или синузии, или популяции). Различают также многолетние циклы круговорота, которые характеризуют круговорот химических элементов для отдельных возрастных периодов развития сообщества, и, наконец, круговорот за весь период жизни одного поколения основных эдификаторов. Наконец, вековые циклы биологического круговорота охватывают еще более продолжительные периоды, определяемые временем, в течение которого осуществляется смена растительных формаций. Пока не накоплены материалы, позволяющие переходить к подобным обобщениям.

В последующем изложении наше внимание будет сосредоточено на изучении годовых циклов биологического круговорота.

ДИНАМИКА ОРГАНИЧЕСКОГО ВЕЩЕСТВА

Для полной оценки геохимической работы растительного сообщества в биогеоценозе необходимо изучение биологического круговорота всех химических элементов как захватываемых из атмосферы, так и из почв и пород. Исходным моментом в таком исследовании является изучение запасов и динамики органического вещества того или иного сообщества в его надземной и подземной сферах. Определение этих величин может служить показателем ассимиляции растительным сообществом углерода, водорода, кислорода[1].

При изучении биологического круговорота необходимы следующие исследования.

1. Определение запасов общей фитомассы[2] биогеоценоза, т. е. общего количества живого органического вещества в надземной и подземной сферах растительного сообщества (с учетом всех слагающих фитоценоз синузий) с разделением на многолетние и однолетние надземные и подземные части и т. д. (см. выше).

2. Определение запасов мертвого органического вещества, представляющего сумму органического вещества, заключенного в отмерших особях и органах растений, независимо от их расположения (ветошь, сухостой, мертвые ветви, подстилка, степной или пустынный войлок, мертвые корни).

Показатели величин и запасов фитомассы и мертвого органического вещества дают в известной мере статичное представление о потенциальных запасах вещества и энергии, накопленных сообществом за тот или иной период к данному моменту.

3. Определение годичного прироста[3] на единицу площади в надземной и подземной сферах сообщества (продукция растительного сообщества). В годичном приросте также следует различать те же структурные элементы, как и в фитомассе.

4. Определение годичного опада[4]. В это понятие включается количество органического вещества, содержащееся во всех ежегодно отми-

[1] Для более точного учета круговорота углерода, водорода, кислорода необходимо проведение элементарного анализа органического вещества.

[2] Овингтон (Ovington, 1962) использует термин «plant biomass».

[3] В зарубежной литературе «net primary production».

[4] В зарубежной литературе нет особого термина, равнозначного полному опаду в нашем понимании. В большинстве случаев зарубежные исследователи ограничиваются

рающих частях растений надземной и подземной сфер сообщества, а также в особях, отмерших в процессе старения или естественного изреживания, рассчитанное за единицу времени (в данном случае за год) на единицу площади. В годичном опаде должны быть учтены те же структурные элементы, что и в фитомассе.

5. Определение истинного прироста, под которым понимается разность между полным годичным приростом фитоценоза и полным годичным опадом. В биогеоценозах, находящихся в динамическом равновесии со средой, эта величина практически равна нулю, а в деградирующих биогеоценозах она будет отрицательной.

Наряду с конкретным описанием обменных процессов, происходящих в биогеоценозе, можно предложить их формализованное описание, необходимое в качестве первого этапа при математическом моделировании биологического круговорота (Ляпунов, Титлянова, 1971).

Вводится два исходных понятия: блок и поток. Под блоком понимается любое природное тело, в которое вещество (или энергия) поступает, в котором оно может перерабатываться и из которого выходит. Блоком может быть любой компонент биогеоценоза (или его часть): растительность (или ее надземная часть), подстилка, почва и т. д. Блок характеризуется запасами изучаемых веществ, хранящимися в нем. Запасы выражаются в единицах веса (или энергетических единицах) на единицу площади или объема.

Под потоком понимается вещество (или энергия), находящееся в состоянии перемещения из блока в блок. Например: поток углекислого газа в растения в процессе фотосинтеза, поток органического вещества из блока «надземная часть растений» в блок «ветошь» и т. д. Каждый поток характеризуется определенной интенсивностью, т. е. количеством вещества (или энергии) на единице площади или в единице объема, переходящего из блока в блок за единицу времени.

Двусторонние обменные процессы между двумя или несколькими блоками определяются циклом химических элементов. Цикл протекает в течение определенного времени и характеризуется начальными и конечными значениями запасов веществ в блоках и значениями интенсивностей потоков в течение времени, определяющего цикл.

Круговорот химических элементов в биогеоценозе представляет полную совокупность обменных процессов в системе блоков. Для полного описания структуры круговорота необходимо также указание входа вещества в систему и выхода из нее.

Для функционального, количественного описания круговорота необходимы значения запасов веществ в блоках на выбранные моменты времени и интенсивностей потоков между этими моментами времени. Такой системный подход к описанию круговорота веществ в биогеоценозе дает возможность представить обменные процессы в любых биогеоценозах в наиболее общей форме, так как выделение набора веществ и разбивка системы на блоки и потоки осуществляется произвольно и зависит от цели исследования. Важно лишь, чтобы выбранная система адекватно отражала природные процессы.

А. А. Титлянова (1971), опираясь на эти положения, осуществила попытку описания обменных процессов в травяных биогеоценозах[1]. Предложенная методика позволяет в природных условиях определить скорости отдельных процессов, входящих в общий процесс биологического круговорота: скорость образования ветоши из зеленой надземной части, скорость перехода ветоши в подстилку, скорость разложения

установлением количества опада надземных органов деревьев и кустарников (litterfall — англ., litiére — франц.). Лишь некоторые авторы учитывают еще опад стволов и ветвей (отпад) — timber-fall (Nye, 1961) и опад (отмирание) корней — root-fall.

[1] С некоторыми изменениями методика может быть применена и для сложных мохово-травяных или кустарниковых сообществ.

подстилки и корней и других подземных органов растений в почве. В результате возможно определение полного прироста растений (надземных и подземных частей) за вегетационный период, т. е. скорость первичного продукционного процесса. Принципы этого метода кратко изложены ниже.

ИЗУЧЕНИЕ ДИНАМИКИ ВЕЩЕСТВ В БИОГЕОЦЕНОЗЕ МЕТОДОМ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ИНТЕНСИВНОСТЕЙ ПОТОКОВ

Для того чтобы количественно описать динамику веществ в биогеоценозе или его части, как указывалось выше, необходимо определить: 1) запасы веществ в компонентах (блоках) биогеоценоза; 2) интенсивность потоков веществ между блоками.

Балансовое уравнение, описывающее динамику вещества в блоке системы за период времени от срока наблюдения t до срока $t+1$, имеет следующий вид:

$$x_{t+1} = x_t + \Delta(t, t+1)x - \Delta(t, t+1)x^{\text{р}}, \qquad (1)$$

где x_t — запас вещества в блоке в срок t; x_{t+1} — запас вещества в блоке в срок $t+1$; $\Delta(t, t+1)x$ — приход вещества в блок за период от t до $t+1$; $\Delta(t, t+1)x^{\text{р}}$ — убыль вещества из блока за тот же период; $\Delta x/\Delta t$ и $\Delta x^{\text{р}}/\Delta t$ — интенсивности входного и выходного потоков.

Предлагаемая методика позволяет с определенной степенью точности определить запасы органического вещества в блоках: надземная фитомасса (H); ветошь (B); постилка ($П$); подземная фитомасса (K) и интенсивность потоков: прирост надземной фитомассы $\Delta H/\Delta t$; приход ветоши ($\Delta B/\Delta t$); приход подстилки $\Delta П/\Delta t$; убыль подстилки $\Delta П^{\text{р}}/\Delta t$; прирост подземной фитомассы $\Delta K/\Delta t$, убыль подземной фитомассы $\Delta K^{\text{р}}/\Delta t$.

Если Δt принимается равным единице, то $\Delta x/\Delta t = \Delta x$ и в расчетах вместо интенсивностей учитываются приращения.

Методика определения следующая.

t_1 — время начала вегетации; t_n — время конца вегетации; Δt — в нашем случае всегда один месяц.

Учетная площадь разбивается случайным образом на учетные площадки. Число учетных площадок зависит от количества сроков и повторностей на каждый срок измерения. Для луговых ценозов (а также для пустынных эфемеровых и эфемероидных) рекомендуем пять учетных площадок на каждый срок учета. Каждая учетная площадка стандартным образом разбивается на учетные квадраты (А, В, С, Д) по 0,25 $м^2$ каждый.

В каждый срок измерения на квадратах С учитываются обычными методами H_t, B_t, $П_t$ (t — срок измерения, меняющийся от 1 до n). Органическая масса доводится до воздушно-сухого состояния, подстилка очищается от почвы, взвешивается. Вычисляются средние значения H_t, B_t, $П_t$.

$\Delta(t, t+1)B$ и $\Delta(t, t+1)П$ определяются прямыми методами. В срок t на квадратах А осторожно срезается вся ветошь. Количество ветоши, образовавшееся за месяц и собранное на этих же квадратах в срок $(t+1)$, дает величину ΔB за период времени от t до $t+1$. Ветошь доводится до воздушно-сухого состояния, взвешивается, вычисляется $\Delta(t, t+1)B$.

В срок t на квадратах В осторожно, чтобы не поломать ветошь, выбирается вся подстилка. Количество подстилки, образовавшееся за месяц и собранное на этих же квадратах в срок $t+1$, дает величину $\Delta П$ за период времени от t до $t+1$. Подстилка доводится до воздушно-сухого состояния, освобождается от почвенных частиц, взвешивается. Вычисляется $\Delta(t, t+1)\overline{П}$.

Определение $\Delta(t, t+1)\Pi^{р}$. В срок t на квадратах Д срезается надземная фитомасса и ветошь. Подстилка закрывается рамкой с сеткой. Через месяц, в срок $t+1$, сетка снимается, оставшаяся после месячного разложения подстилка (обозначим ее $\Pi^{п}_{t+1}$) собирается, сушится, освобождается от почвы и взвешивается. Вычисляется $\overline{\Pi^{п}_{t+1}}$. Разность $\overline{\Pi_t} - \overline{\Pi^{п}_{t+1}} = \Delta(t, t+1)\overline{\Pi^{р}}$.

Определение прироста надземной фитомассы. По уравнению (1), зная величины $\overline{H_t}$, $\overline{H_{t+1}}$ и $\Delta(t, t+1)\overline{B}$, вычислим значение $\Delta(t, t+1)H$.

Определение запаса подземной фитомассы K_t, ее прироста $\Delta(t, t+1)K$ и ее убыли $\Delta(t, t+1)K^{р}$.

Определение запаса K_t. На квадратах С в срок t выкапывается шурф. В стенках шурфа в точках C_1, C_2, C_3, C_4 вырезаются почвенные монолиты объемом 2 $дм^2$ из слоев почвы 0—20 и 20—40 *см*. Из монолитов точек C_3 и C_4 подземная фитомасса отмывается на ситах, высушивается и взвешивается. Вычисляется $\overline{K_t}$.

Определение $\Delta(t, t+1)K$ и $\Delta(t, t+1)K^{р}$. Монолиты из точек C_1 и C_2 помещаются по слоям в стеклотканые мешочки. С верхних монолитов срезается надземная фитомасса. Мешочки с монолитами помещаются обратно в ниши C_1 и C_2. Шурф закапывается, закладывается дерном. В течение месяца несколько раз верхние мешочки открываются и с поверхности монолита удаляются изредка появляющиеся проростки растений. Таким образом, в мешочках, в условиях, приближенных к природным, происходит только дыхание и разложение подземных органов. Прирост их осуществляться не может, так как процесс фотосинтеза исключается в связи с отсутствием вегетирующих органов. Через месяц (в срок $t+1$) мешочки с монолитами откапываются. Подземная фитомасса из них (обозначим ее $K^{к}_{t+1}$) отмывается, высушивается и взвешивается. Вычисляется $\overline{K^{к}_{t+1}}$ для каждого слоя. Разность: $\overline{K_t} - \overline{K^{к}_{t+1}} = \Delta(t, t+1)\overline{K^{р}}$, т. е. убыли вещества за счет дыхания и разложения. Разность: $\overline{K_{t+1}} - \overline{K^{к}_{t+1}} = \Delta(t, t+1)K$, т. е. приросту K.

Методика опробована на разнотравно-бобово-вейниковом лугу (черноземно-луговая, солонцеватая, солончаковатая почва) в Барабинской лесостепи на стационаре Института почвоведения и агрохимии СО АН СССР. Точность определения оказалась около 15%. Максимальный запас травостоя 18 *ц/га*. Прирост надземной массы за вегетационный период 38,6 *ц/га*. Максимальный запас подземной фитомассы 242 *ц/га*, прирост ее за вегетационный период 176 *ц/га*.

Недостатки методики: некоторое нарушение естественных продукционных процессов; несовершенство техники учета, пренебрежение такими величинами, как переход свежей ветоши в подстилку за месячный срок (квадрат А) и разложение свежеобразующейся подстилки (квадрат В) за тот же срок; невозможность определения в данном опыте доли убыли подземной фитомассы за счет ее дыхания и убыли за счет разложения. Методика требует доработки по всем перечисленным пунктам.

Несомненное же ее достоинство заключается в том, что она позволяет с известной степенью приближения определять интенсивности отдельных потоков. Оценки же, основанные на изучении динамики запасов веществ в блоках, дают всегда только разности между приходом и убылью вещества, что видно из балансового уравнения (1).

СОДЕРЖАНИЕ ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И АЗОТА В РАСТЕНИЯХ

Представление о поглощении растительными сообществами зольных элементов и азота можно получить определением состава и количества их в растениях, слагающих фитоценоз. Для более точного расчета накопления и динамики в фитоценозе органического вещества из общего веса

структурных элементов растений, или групп растений следует вычесть вес зольных элементов, заключенных в этих органах.

К настоящему времени накоплен достаточно обширный аналитический материал по характеристике зольного состава растений. Выявлено, что растения потребляют более 60 химических элементов. Список их увеличивается по мере проводимых исследований. По-видимому, разделение элементов (Полынов, 1948) на абсолютные органогены (т. е. элементы, встречающиеся во всех без исключения живых организмах), органогены (т. е. элементы, необходимые для жизнедеятельности огромного большинства организмов) и элементы-примеси (т. е. элементы, механически захватываемые живыми организмами из среды) вряд ли целесообразно. Новейшие исследования свидетельствуют о физиологическом значении практически всех элементов, встречающихся в зольном составе растений, например хлора, натрия, относимых ранее к элементам-примесям.

При изучении биологического круговорота зольных элементов многие зарубежные и некоторые советские исследователи ограничивались определением небольшого числа элементов — кальция, калия, фосфора, серы, иногда магния. В связи с этим при оценке объема или емкости круговорота неизбежны были ошибки, так как, например, в сообществах тропических лесов более половины вовлекаемых в биологические циклы химических элементов приходится на кремнезем, железо, алюминий; в травянистых сообществах степей на долю кремнезема часто падает более 50%; в тундровых ценозах большое значение приобретает марганец и т. д.

В целях сравнимости материалов и выявления роли тех или иных химических элементов в жизненных циклах, а также роли их в почвообразовании необходимо изучение в первую очередь следующих макроэлементов: кремния, кальция, калия, магния, фосфора, алюминия, железа, марганца, серы, натрия, хлора. Зольный анализ рекомендуется проводить по методу В. М. Калужской[1] (1959) или Л. А. Гришиной, Е. М. Самойловой (1971). Из микроэлементов необходимо производить определения в первую очередь меди, кобальта, цинка, бора, молибдена. Этот перечень следует постепенно расширять включением в него все большего числа химических элементов.

Данные анализов следует выражать в процентах на сухое (высушенное при 100—105°) вещество в элементах, а не в окислах. Выражение результатов анализов в окислах, как подчеркивал Н. П. Ремезов (1960), вследствие добавления к весу элементов различных весовых количеств кислорода, искажает количественные соотношения между элементами. Полезно также вычислить относительное содержание отдельных элементов от их суммы. При изучении биологического круговорота необходимо определение во всех органах растений азота (по методу Кьельдаля). Для оценки энергетического баланса полезно определение углерода (а также водорода и кислорода).

Многочисленные анализы показывают, что огромное большинство растений поглощает из почвогрунтов в наибольших количествах четыре элемента: азот, кальций, кремний и калий. Все другие элементы потребляются в значительно меньших количествах. Однако в связи с избирательной способностью поглощения химических элементов у разных растений соотношения между элементами этой группы варьируют довольно широко. Большинство растений накапливает в заметных количествах какие-либо два элемента (кроме азота) из трех ведущих. Травянистые злаки — кремний и калий; травянистые бобовые — кальций и калий; древесные породы бореального и умеренного пояса — кальций и калий; древесные породы тропического пояса — часто кремний, кальций и т. д. Весьма

[1] Методика зольного анализа В. М. Калужской с некоторыми дополнениями опубликована в книге Л. Е. Родина, Н. П. Ремезова и Н. И. Базилевич (1968).

характерны также для ряда растений второстепенные элементы. Например, для растений тундр — марганец; растений тропического пояса — алюминий, железо, часто марганец; растений-галофитов — хлор и натрий и т. д.

Более всего богаты зольными элементами зеленые ассимилирующие части растений; затем следуют тонкие корни и ветви (у древесных и кустарниковых видов); далее толстые корни и ветви и, наконец, ствол. Замечено, что органогены первого минимума (азот, фосфор, калий) более всего накапливаются в зеленых ассимилирующих органах и плодах, а у древесных — в точках роста. В направлении от наружной части ствола к внутренней отмечается возрастание содержания кальция и уменьшение азота, фосфора, калия и суммы элементов питания.

Сопоставление данных анализов деревьев разного возраста (Мина, 1955; Ремезов, Быкова и Смирнова, 1959; Молчанов, 1964, и др.) показало, что содержание азота и зольных элементов в различных частях деревьев практически не зависит от возраста деревьев (дуб, липа, береза, осина, сосна, ель) и колеблется в пределах точности анализа. Это позволяет значительно сократить объем аналитических работ и ограничиться определением содержания азота и зольных элементов в модельном дереве какого-либо одного класса возраста.

Несколько бо́льшие различия в содержании зольных элементов и азота обнаруживаются при анализе одних и тех же растений, но взятых из различных местообитаний. Например, наблюдается значительно большее накопление элементов питания во всех органах ели и сосны, произрастающих в лесостепной зоне (Розанова, 1960), чем в тех же породах, растущих в пределах южной тайги. В хвое ели из ельника ручейникового или сложного с травяным покровом отмечается более высокое содержание кальция, чем в хвое ели из ельника-зеленомошника (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959) и т. д. Однако соотношения между элементами, в зависимости от экологических условий, обязательно должны приниматься во внимание при выборе пробных площадей, например для сравнительного изучения биологического круговорота древостоев разных классов возраста.

Значительно бо́льшие различия химического состава обнаруживаются у хвои (или листьев вечнозеленых растений) разного возраста. Одногодичная хвоя (листья), как правило, более богата азотом, фосфором, калием, хлором, чем более старая хвоя (листья), но содержит меньше кальция и кремния. Наиболее же обогащена кальцием и кремнием опавшая хвоя (Родин, Базилевич, 1965, и др.).

Положение в кроне мало сказывается на изменении химического состава хвои. В то же время в ветвях, расположенных ближе к основанию кроны, отмечается возрастание содержания кальция, калия, фосфора и натрия.

Из сказанного следует, что при отборе растений и различных их частей для анализа необходимо отдельно собирать хвою (листья у вечнозеленых растений) текущего года. При взятии образцов более старой хвои (листьев) следует очень тщательно отбирать средние пробы с учетом весовых соотношений хвои (листьев) разных лет. То же относится к отбору средних проб из ветвей, ствола и корней.

Кроме указанных, отмечаются также изменения содержания зольных элементов и азота в растениях и их различных частях в зависимости от сезонов года. Установлено, например, что от весны к осени, при одном и том же возрасте и положении в кроне, прослеживается накопление в хвое кальция, кремния, иногда магния, алюминия и железа и уменьшение азота и калия, часто фосфора. Аналогичные закономерности наблюдались многочисленными исследователями, определявшими зольный состав и содержание азота в самых разнообразных растениях. Отмечалось при этом также уменьшение от весны к осени содержания

хлора. Следует указать, что анализу подвергались главным образом зеленые части растений. Однако исследованиями содержания зольных элементов и азота в древесине стволов и ветвей и в корнях дуба в разные сезоны года была установлена та же закономерность, но выраженная слабее, чем по отношению к листьям (Ремезов, 1962).

Это обстоятельство необходимо принимать во внимание при установлении сроков отбора проб растений для анализа. При однократном взятии проб за сезон рекомендуется приурочить его к фазе цветения для травянистых растений и к фазе завершения прироста для древесных пород. Не следует отбирать пробы после дождя, так как установлено, что ряд химических элементов (особенно калий) частично вымываются из живых растений дождевыми водами.

Растительный материал, предназначенный для анализа, не следует мыть водой, во избежание выщелачивания из него некоторых химических элементов. В связи с этим отбор корней и других подземных органов для зольного анализа необходимо проводить вручную. Затем корни (не высушивая) очищают сначала механически щеточками, а затем можно, запаковав их в капроновые сетки с очень мелкими ячейками, подвергнуть продуванию в струе воздуха; после этого корни можно отмывать спиртом (встряхиванием их в закрытых банках).

Подстилка освобождается от примесей почвы таким же путем (более крупные минеральные частицы из подстилки выбираются предварительно). С зеленых и других надземных частей растений также необходимо удалить пыль (в отдельных случаях, например, растения пустынной зоны ополаскиваются спиртом, а также грибы, лишайники, водоросли, которые анализируются отдельно).

ПОСТРОЕНИЕ БАЛАНСА КРУГОВОРОТА ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ И АЗОТА

Содержание зольных элементов в фитомассе рассчитывается умножением веса структурных единиц органического вещества каждого вида (или группы видов) на содержание в них того или иного химического элемента. Такого рода определения можно производить в разные сезоны в зависимости от задач исследований. Данные выражают в килограммах на 1 *га*, как и другие входящие в баланс величины.

В мертвом органическом веществе расчет содержания зольных элементов и азота устанавливается умножением веса подстилки (или отдельных ее слоев), мертвой древесины, ветоши, степной подстилки и т. д. на содержание того или иного химического элемента. Эти определения рекомендуется проводить в различные сезоны.

Расчет годичного потребления химических элементов нарастающей органической массой на построение прироста производится умножением веса структурных единиц прироста каждого вида (или группы видов) на величину максимального за сезон (в том числе и в опадающих частях растений) содержания в них того или иного химического элемента (Ремезов, Родин, Базилевич, 1963; Родин, Ремезов, Базилевич, 1968). Необходимость применения такого рода расчетов диктуется тем, что максимальное потребление растениями различных элементов не совпадает во времени (азот, фосфор, калий, хлор, иногда сера максимально накапливаются в основном в первую половину вегетации, тогда как кальций, кремнезем, марганец, алюминий, железо в конце вегетации). Уменьшение содержания азота, кальция, хлора, фосфора и других элементов в зеленых ассимилирующих органах растений к концу вегетации обусловлено, по-видимому, не столько оттоком этих элементов в многолетние части или в корни (согласно исследованиям, содержание азота, калия, фосфора к концу вегетации уменьшается также и в многолетних органах растений, см. выше раздел «Содержание зольных элементов и азота в

растениях»), сколько вымыванием атмосферными осадками или потреблением различными микроорганизмами или насекомыми (частично птицами) питательных веществ, заключенных в зеленых частях растений.

Если подсчет ежегодно вовлекаемых зелеными частями химических элементов проводить на основании содержания их в опаде, как это ранее делали Н. П. Ремезов, Л. Н. Быкова и К. М. Смирнова (1959), то потребление калия, азота, а часто фосфора и серы будет значительно преуменьшено. Если же потребление химических элементов вычислять на основании данных химических анализов растений, взятых в середине вегетации, как это делали В. Н. Мина (1955) и Н. И. Пьявченко (1960), то будут преуменьшены показатели для кальция, кремнезема, часто железа и алюминия и ряда других элементов. Следует указать, что при применении второго способа расчета при построении годичного баланса круговорота возникали неувязки — потребление кальция, кремнезема, а также некоторых других элементов оказывалось меньшим, чем их годичный возврат с опадом.

Практически для определения максимального накопления тех или иных химических элементов в зеленых частях можно пользоваться данными анализов проб живого растения в середине вегетации и анализами свежего опада. В связи с трудностями взятия модельных деревьев несколько раз в сезоне, учитывая небольшие изменения содержания элементов питания в течение вегетации, для древесины ствола, ветвей и корней можно пользоваться данными анализов проб, взятых однократно в середине вегетации.

Полученные величины потребления того или иного химического элемента различными растениями (по структурным элементам органического вещества) суммируются, и вычисляется общее годичное потребление элементов питания фитоценозов в целом.

Годичный возврат химических элементов с опадом рассчитывается умножением веса годичного опада того или иного растения или групп растений (с учетом их структурных элементов, в том числе и подземных органов) на содержание того или иного химического элемента в опаде. Затем полученные данные суммируются для всех растений, входящих в фитоценоз.

Вычисление возвращаемых в почву элементов питания должно производиться, исходя из фактически определяемой величины опада, т. е. с учетом хозяйственных мероприятий (рубки ухода, уборка сухостоя, сенокошение и т. д.). При расчетах ежегодного поступления химических элементов в почву также следует учитывать поступление их с атмосферной пылью, осадками, оросительной водой, ирригационными наносами, удобрениями, гербицидами и т. д.

Определение количества элементов питания, которое ежегодно удерживается фитоценозом, производится по разности между потреблением того или иного химического элемента и его возвратом также с учетом структурных частей всех входящих в фитоценоз растений. Однако полученная таким путем величина ежегодно удерживаемых растительным сообществом химических элементов и состав последних не вполне будут отвечать истинной картине. Это объясняется наложением на годичные циклы биологического круговорота внутригодичных — сезонных циклов. Эти малые циклы значительно могут видоизменять годичный баланс обращающихся в биогеоценозах химических элементов.

При учете нарастающей и отмирающей органической массы фитоценоза в динамике с определением интенсивностей потоков по методу А. А. Титляновой, предложенному для травяных сообществ, построение баланса химических веществ несколько иное. Для сравнения приводим принципы расчета баланса при различных методах учета динамики органического вещества в травяных ценозах.

В основу расчета балансов могут быть положены три разных принципа.

Первый метод. При одноразовом определении запасов надземной и подземной фитомассы максимальный запас надземной фитомассы считается равным ежегодному приросту и опаду. Чтобы получить величину потребления химических элементов на построение прироста и возврата их в почву с опадом используется произведение концентрации элемента в надземной фитомассе на значение максимальной фитомассы.

Введем соответствующие обозначения:

M — количество элемента во всей живой фитомассе; $M_ф$ — количество элемента в надземных органах; $M_к$ — количество элемента в подземных органах; C, $C_ф$, $C_к$ — соответствующие концентрации элемента; $Ф$ — количество фитомассы надземных органов; $К$ — количество фитомассы подземных органов; ΔM — количество элемента, ежегодно потребляемое всей фитомассой; $\Delta M_ф$ и $\Delta M_к$ — то же для надземной и подземной части фитомассы; ΔM^0 — количество элемента, ежегодно уходящего с опадом всей фитомассы; $\Delta M_ф{}^0$ и $\Delta M_ф{}^0$ — то же для надземной и подземной фитомассы.

Тогда для надземной части принимается:

$$\Delta M_ф = \Delta M_ф^0 = M_ф = C_{ф_{max}} \cdot Ф_{max},$$

где $Ф_{max}$ — масса максимального травостоя; $C_{ф_{max}}$ — концентрация элемента в нем.

Прирост корней и других подземных органов принимается равным их опаду и оценивается как $^1/_3$ максимального запаса (Базилевич, 1955):

$$\Delta M_к = M_к^0 = {}^1/_3 C_{к_{max}} \cdot К_{max},$$

где $К_{max}$ — максимальный запас корней и других подземных органов; $C_{к_{max}}$ — концентрация элемента в них.

Суммарно потребление на построение полного прироста или возврат элемента с опадом:

$$\Delta M = \Delta M^0 = C_{ф_{max}} \cdot Ф_{max} + {}^1/_3 C_{к_{max}} \cdot К_{max}.$$

При таком методе расчета приходится принимать условную величину опада подземных органов около 30% от их запаса. Этот метод не дает возможности уловить количество элемента, возвращающегося в почву в течение сезона при вымывании из листьев дождевыми водами или при выделении из корней. Данный метод наиболее груб, но зато требует меньших затрат времени и рекомендуется при массовом учете.

Второй метод, основанный на изучении динамики запасов (при учете в течение всего вегетационного периода), гораздо ближе отражает истинные процессы, чем первый. Однако он требует гораздо большего времени и усилий, чем первый, так как необходимо провести не одно, а по меньшей мере четыре определения запасов надземной и подземной фитомассы за сезон, чтобы уловить динамику величин и подойти к определению полного прироста.

При определении полного прироста надземной фитомассы за вегетационный период Родин применяет метод суммирования максимальных запасов видов компонентов (Родин, Ремезов, Базилевич, 1968). Химический анализ проводится для каждого вида в фазу, отвечающую максимальному запасу его надземной фитомассы.

Общее потребление элемента надземной фитомассой принимается равным сумме потреблений видами-компонентами; годичный возврат элементов с опадом считается равным потреблению, т. е.:

$$\Delta M_ф = \Delta M_ф^0 = C_{ф_{max}}^{д_1} \cdot Ф_{max}^{д_1} + C_{ф_{max}}^{д_2} \cdot Ф_{max}^{д_2} + \ldots C_{ф_{max}}^{д_n} \cdot Ф_{max}^{д_n},$$
$$д_1$$

где $C_{ф_{max}}$ — концентрация элемента в первом виде; $Ф^{д1}_{max}$ — максимальная надземная фитомасса первого вида; $C^{дn}_{max}$ и $Ф^{дn}_{max}$ — те же показатели для n-го вида.

При использовании метода расчета потребления элементов на построение прироста или возврата их с опадом корней и других подземных органов может быть четыре вариации.

Первая и вторая вариации. Ежегодный прирост — опад принимается равным разности между максимальным и минимальным запасами подземных органов за вегетационный период (по Быковой, Зырину, 1960; Dahlman, Kuzera, 1965).

Расчет потребления — возврата элементов можно проводить двумя путями:

1) $\Delta M_к = \Delta M^o_к = C_{к_{max}} \cdot (K_{max} - K_{min})$,

2) $\Delta M_к = \Delta M^o_к = C_{к_{max}} \cdot (K_{max} - C_{к_{min}} \cdot K_{min})$.

Третья вариация. Прирост — опад корней и других подземных органов определяется последовательным суммированием разностей между запасами подземных органов, определяемых несколько раз в течение вегетационного периода (Вагина, Шатохина, 1971), поскольку в нарастании их прослеживается несколько (обычно два) пиков.

Баланс потребления — возврата химического элемента выглядит следующим образом:

$$\Delta M_к = \Delta M^o_к = \sum_{t=1}^{n} C_{к_{max}} (K_{t+1} - K_t),$$

при условии $K_{t+1} > K_t$; t — срок учета; $t+1$ — срок учета, следующий за t; K_t и K_{t+1} — запасы подземных органов на сроки учета t и $t+1$; $C_{к_{max}}$ — концентрация элемента в живых подземных органах при максимальном их запасе. Химический анализ производится однократно из пробы живых подземных органов в срок максимального их накопления.

Четвертая вариация. В динамике запасов подземных органов отражаются процессы их прироста (увеличение общего запаса и разложения, уменьшение общего запаса). Если пики прироста и разложения разделены во времени, то представляется возможным определить как ежегодный прирост подземных органов, так и ежегодно разлагающееся их количество. Предлагаемый способ раздельного суммирования положительных и отрицательных разностей между запасами корней и других подземных органов в разные сроки позволяют оценить вышеуказанные величины.

Химические анализы проводятся в пробах подземных органов в каждый срок. Вычисляются запасы элементов в подземных органах на каждый срок и разности между их запасами. Все положительные разности суммируются, и их сумма считается равной потреблению элемента подземными органами. Соответственно сумма отрицательных разностей считается равной потере элемента при разложении подземных органов (обозначим эту величину $\Delta M_к^р$).

$$\Delta M_к = \sum_{t=1}^{n} (C_{к_{t+1}} \cdot K_{t+1} - C_{к_t} \cdot K_t),$$

при условии, что $C_{к_{t+1}} \cdot K_{t+1} > C_{к_t} K_t$.

$$\Delta M^р_к = \sum_{t=1}^{n} (C_{к_{t+1}} \cdot K_{t+1} - C_{к_t} \cdot K_t),$$

при условии, что $C_{к_{t+1}} \cdot K_{t+1} < C_{к_t} \cdot K_t$,

Таблица 1

Динамика запасов сухого органического вещества (в *т/га*) и химических элементов (в *кг/га*) в подземных органах лугового ценоза. Разрез 33, Карачи, 1970. Способ суммирования положительных и отрицательных разностей

Срок	Подземные части	K	Na	Ca	Mg	Si	Al	Fe	Mn	Сухое органическое вещество (K_t и ΔK)
1.V	M_1	55,0	19,6	174	72	340	62,5	39,0	1,96	19,6
	M_2-M_1	+8,5	+8,0	+16	+34	—14	+12,5	+14,0	+0,17	+1,7
2.VI	M_2	63,5	27,6	190	106	326	75,0	53,0	2,13	21,3
	M_3-M_2	—	—	—	—	—	—	—	—	0
3.VII	M_3	—	—	—	—	—	—	—	—	21,3
	M_4-M_3	+18,0	+6,4	+62	+38	+219	+25,3	+29,5	+3,72	+2,9
4.VIII	M_4	81,5	34,0	252	144	545	100,3	82,5	5,85	24,2
	M_5-M_4	—28,5	—7,0	—148	—73	—259	—45,8	—47,5	—4,29	—10,0
5.IX	M_5	52,0	27,0	104	71	286	54,5	35,0	1,56	14,2
	M_6-M_5	—15,5	—15,2	+26	+6	—60	—12,0	—1,0	+0,51	+0,7
6.X	M_6	36,5	11,2	130	77	226	42,5	34,0	2,07	14,9
Сумма прироста (потребление)	$\Delta+\Sigma M$	26,5	14,4	114	78	219	37,8	43,5	+4,40	5,3
Сумма потерь (возврат)	$\Delta-\Sigma M^{\text{р}}$	—44,0	—22,2	—148	—73	—333	—57,8	—48,5	—4,29	—10,0

где t — срок учета; K_t — запас подземных органов на срок учета, t и $C_{\text{к}t}$ — концентрация элемента в K_t; $t+1$ — срок, следующий за t (остальные обозначения соответственны).

Пример расчета потребления и потерь химических элементов (по четвертой вариации) дан в табл. 1. Фактически все четыре вариации расчета дают величину разности между потреблением элемента подземными органами и возвратом элемента в почву при их разложении, так как пока происходит нарастание подземных органов, идет и их отмирание и разложение, что описывается балансовым уравнением:

$$M_{t+1} = M_t + \Delta(t, t+1)M - \Delta(t, t+1)M^{\text{р}},$$

где M_t и M_{t+1} — запасы элементов в подземных органах в срок t и $t+1$; $\Delta(t, t+1)M$ — потребление элемента подземными органами за период от t до $t+1$; $\Delta(t, t+1)$, $M^{\text{р}}$ — потери элемента при разложении подземных органов за период от t до $t+1$.

Если в биогеоценозе этапы нарастания и разложения подземных органов разделены во времени, то способы расчета, основанные на изучении динамики запасов, могут дать величины потребления и возврата химических элементов, близкие к реальным. Если же нарастание и разложение будут происходить одновременно, то эти способы расчета дают заниженные величины. Кроме того, метод, основанный на изучении динамики запасов, не дает возможности отделить и оценить потери за счет разложения и потери за счет вымывания химических элементов и их выделений при жизни растения.

Во всех вариациях метода, основанного на динамическом учете запасов, потребление элементов надземной и подземной фитомассой принимается равным:

$$\Delta M = \Delta M_{\text{ф}} + \Delta M_{\text{к}}.$$

Выражения для $\Delta M_{\text{ф}}$ и $\Delta M_{\text{к}}$ показаны выше.

Третий метод (наиболее точный, но наиболее трудоемкий) основан на определении значений интенсивностей отдельных потоков (Титлянова, 1971). Метод изложен выше в разделе настоящей главы «Изучение динамики веществ в биогеоценозе методом определения интенсивностей потоков».

Для определения полного прироста экспериментально оцениваются запасы надземной и подземной фитомассы и интенсивности потоков образования ветоши и разложения корней (и других подземных органов). Полный прирост вычисляется по балансовому уравнению:

$$\Delta(t, t+1)K+\Delta(t, t+1)\Phi=K_{t+1}-K_t+\Phi_{t+1}-\Phi_t+\Delta(t, t+1)B+\Delta(t, t+1)K^{\text{р}},$$

где $\Delta(t, t+1)K$ и $\Delta(t, t+1)\Phi$ — прирост подземной и надземной фитомассы за период времени от t до $t+1$; K_{t+1}, K_t — запасы подземных органов на моменты времени $t+1$ и t; Φ_{t+1} и Φ_t — запасы надземной фитомассы на те же моменты времени; $\Delta(t, t+1)B$ — приход ветоши за период времени от t до $t+1$; $\Delta(t, t+1)K^{\text{р}}$ — количество разложившихся подземных органов за тот же период времени.

Для вычисления баланса химических элементов проводится их аналитическое определение для всех сроков учета во всех образцах (надземных и подземных органах, в ветоши и в подземных органах после их разложения); концентрации элементов умножаются на запасы органического вещества и вычисляется полное потребление химических элементов фитоценозом по следующему балансовому уравнению:

$$\Delta(t, t+1)M=M_{\text{к}_{t+1}}-M_{\text{к}_t}+M_{\Phi_{t+1}}-M_{\Phi_t}+\Delta(t, t+1)M_{\text{в}}+\Delta(t, t+1)M_{\text{кр}}=$$
$$=\Delta(t,\ t+1)M^{\text{д}},$$

где $\Delta(t, t+1)M$ — потребление элемента фитоценозом за период от t до $t+1$; $M_{\text{к}_{t+1}}$ и $M_{\text{к}_t}$ — запасы элемента в подземных органах на моменты времени t и $t+1$; $M_{\Phi_{t+1}}$ и M_{Φ_t} — запасы элемента в надземных органах на те же моменты времени; $\Delta(t, t+1)M_{\text{в}}$ — количество элемента, ушедшее с ветошью за время от t до $t+1$; $\Delta(t, t+1)M_{\text{к}}^{\text{р}}$ — количество элемента, ушедшее при разложении подземных органов, за тот же период времени; $\Delta(t, t+1)M^{\text{д}}$ — количество элемента, возвратившееся в почву при вымывании из листьев и в процессе прижизненных выделений из подземных органов.

Таблица 2

Баланс химических элементов (в *кг/га*) за период от мая по октябрь. Разрез 33, луговой фитоценоз, Карачи. Метод оценки интенсивностей потоков

Химические элементы	Δ (1—6) M	$M_{\text{К}_1}$	$M_{\text{К}_6}$	Δ (1—6) $M_{\text{К}}$ р	Δ (1—6) $M_{\text{В}}$	Δ (1—6) $M^{\text{д}}$
Калий	105,9	55,0	36,5	74,0	17,6	32,8
Натрий	30,9	19,6	11,2	16,5	3,2	11,2
Кальций	220,0	174,0	130,0	231,0	17,0	16,0
Магний	164,0	72,0	77,0	148,0	11,0	0
Кремний	367,0	340,0	226,0	317,0	139,0	25,0
Алюминий	53,0	62,5	42,5	70,3	2,9	0
Железо	62,0	39,0	34,0	64,8	2,2	0
Марганец	4,20	1,96	2,07	3,81	0,25	0

В качестве примера приводим балансы химических элементов в луговом фитоценозе (табл. 2). Число сроков учета — 6 (один раз в месяц). Надземная фитомасса в мае (Φ_1) и в октябре (Φ_6) равна нулю. K_1 и K_6 — запасы подземной фитомассы в мае и в октябре.

$\Delta(1—6)M_в$ *и* $\Delta(1—6)M_{кр}$ измерены в опыте; $\Delta(1—6)M_д$ оценена, исходя из динамики запасов элементов в подземной и надземной фитомассе; $\Delta(1—6)M$ рассчитано по балансовому уравнению (1) (см. раздел настоящей главы «Изучение динамики веществ в биогеоценозе методом *определения интенсивностей потоков*»).

В табл. 3 приведены результаты расчета балансов элементов по трем описанным методам.

Таблица 3

Расчет баланса по трем методам за 6 месяцев (фитомасса в *т/га*, химические элементы в *кг/га*)

	Показатели	I методика, по единовременным определениям	II методика, по динамическому учету			III методика, по оценке интенсивностей потоков
			I вариация	II вариация	III вариация	
	Прирост надземной фитомассы	1,81	2,35	2,35	2,35	3,86
	Прирост подземной фитомассы	8,07	10,00	10,00	5,30	17,60
	Опад надземной фитомассы	1,81	2,35	2,35	2,35	3,86
	Опад подземной фитомассы	8,07	10,00	10,00	10,00	
	Разложившаяся подземная фитомасса					20,09
Химические элементы	K: Потребление	59,5	70,6	76,1	68,6	96,6
	K: Возврат с опадом	59,5	70,6	76,1	86,1	
	K: Возврат при разложении + прижизненные выделения					116,8
	Na: Потребление	15,3	19,2	12,2	19,6	32,5
	Na: Возврат с опадом	15,3	19,2	12,2	27,4	
	Na: Возврат при разложении + прижизненные выделения					41,2
	Ca: Потребление	93,0	115,7	158,0	124,0	359,6
	Ca: Возврат с опадом	93,0	115,7	158,0	158,0	
	Ca: Возврат при разложении + прижизненные выделения					409,6
	Mg: Потребление	56,2	70,7	83,6	88,6	223,9
	Mg: Возврат с опадом	56,2	70,7	83,6	83,6	
	Mg: Возврат при разложении + прижизненные выделения					217,0
	Si: Потребление	244,0	305,0	339,0	299,0	561,8
	Si: Возврат с опадом	244,0	305,0	339,0	413,0	
	Si: Возврат при разложении + прижизненные выделения					660,3
	Al: Потребление	34,0	43,1	46,1	38,1	97,0
	Al: Возврат с опадом	34,0	43,1	46,1	58,1	
	Al: Возврат при разложении + прижизненные выделения					122,3
	Fe: Потребление	27,8	34,7	48,2	44,2	102,8
	Fe: Возврат с опадом	27,8	34,7	48,2	49,2	
	Fe: Возврат при разложении + прижизненные выделения					112,9
	Mn: Потребление	2,06	2,52	4,40	4,11	5,7
	Mn: Возврат с опадом	2,06	2,52	4,40	4,00	
	Mn: Возврат при разложении + прижизненные выделения					5,7

Видно, что количества нарастающей и поступающей в опад (или разлагающейся) надземной и подземной органической массы, определяемые разными методами, различны. Наибольшие значения устанав-

ливаются методом оценки интенсивностей потоков; наименьшие значения дает метод одноразового учета. В соответствии с этим наибольшие показатели потребления и возврата химических элементов определены методом оценки интенсивностей потоков, наименьшие — методом одноразового учета. По-видимому, метод оценки интенсивностей потоков наиболее правильно и полно в динамике устанавливает обмен химических элементов между почвой и растениями.

ВНУТРИГОДИЧНЫЕ ОБМЕННЫЕ ПРОЦЕССЫ И ИХ ИЗУЧЕНИЕ

Внутригодичные обменные процессы весьма многообразны. Однако изучены они слабо. Наиболее исследованы внутригодичные циклы, обусловленные выщелачиванием химических элементов из живых растений атмосферными осадками. Это явление было известно уже давно, но количественно оцениваться началось на примере различных типов растительных сообществ лишь с конца 50-годов.

Некоторые исследователи приплюсовывают полученные величины химических элементов, выщелоченных дождевыми водами за сезон, к количеству элементов, возвращаемых с ежегодным опадом, что и следует делать, так как одни и те же химические элементы могут несколько раз за сезон быть вовлеченными в биологический круговорот. Об этом хорошо свидетельствуют, например, чрезвычайно высокие количества калия, выщелачиваемого дождевыми водами из крон влажнотропического леса Ганы за год — 222 *кг/га*, при валовом запасе калия в листьях 200 *кг/га* (Nye, 1961).

Наиболее обстоятельно вымывание химических элементов атмосферными осадками из живых растений изучено В. Н. Миной (1965). В его работе даны методические указания проведения работы по изучению этого рода внутригодичных обменных процессов. Миной исследовалось выщелачивание химических элементов дождевыми водами как из листьев, так и из стволов деревьев в хвойных и хвойно-широколиственных лесах. Метод основан, как и у других исследователей, на сопоставлении количеств химических элементов в атмосферных осадках, собранных под кронами деревьев и на открытых площадках.

К внутригодичным обменным процессам следует также относить корневые выделения (Ремезов, 1960). Явление выделения корнями углекислоты, солей, органических кислот, экзосмос катионов и других известно очень давно, но количественной оценки из-за неразработанности методики до сих пор не получено. Исследованиями установлена определенная периодичность в процессах взаимодействия корней с почвами: в начале вегетации преобладает поглощение, а в конце — выделение ряда химических элементов (Ахромейко, 1936; Борискина, 1959, и др.). Изучение обменных процессов, обусловленных корневыми выделениями,— одна из неотложных задач.

К внутригодичным циклам биологического круговорота Н. П. Ремезов (1960) относит также потребление элементов питания микроорганизмами и почвенными подстилочными животными и возврат их в почву при отмирании. Продолжительность жизни микроорганизмов, а также многих организмов, населяющих подстилку (степной войлок), весьма невелика, и поглощенные ими химические элементы могут многократно вовлекаться в биологические циклы между почвой и растениями. Однако такого рода явления количественно совершенно еще не изучены.

ОСВОБОЖДЕНИЕ ХИМИЧЕСКИХ ЭЛЕМЕНТОВ ИЗ МЕРТВЫХ РАСТИТЕЛЬНЫХ ОСТАТКОВ

При изучении биологического круговорота зольных элементов и азота весьма существенное значение имеет исследование хода и скорости разложения мертвых растительных остатков, поступающих с ежегодным опадом. Наблюдения показывают, что в ряде фитоценозов (леса бореального и умеренного пояса, остепненные луга, торфяные болота, сообщества тундр и др.) поступившее с опадом органическое вещество не успевает минерализоваться в том же году и количество накопившихся мертвых растительных остатков в фитоценозе может значительно превышать величину ожегодного опада.

По величине отношения мертвые растительные остатки/ежегодный опад было предложено оценивать интенсивность биологического круговорота[1] (Родин и Базилевич, 1965). Практически, однако, вследствие недостаточности данных по полному учету мертвого органического вещества в фитоценозах, приходится пользоваться отношением подстилка (степной «войлок»)/ листовой опад (или опад зеленой части). Подстилочно-опадный коэффициент может быть применен также к оценке скорости высвобождения из мертвых растительных остатков тех или иных химических элементов делением содержания того или иного химического элемента в подстилке (степном войлоке) на содержание того же элемента в листовом опаде или в опаде зеленой части.

Этот способ дает лишь общее представление о скорости разложения и выщелачивания тех или иных химических элементов из мертвых растительных остатков. Для того же, чтобы в полной мере количественно оценить убыль химических элементов при минерализации мертвых растительных остатков, необходимо периодическое (несколько раз за сезон) определение весов подвергающихся разложению мертвых растительных остатков, например древесно-кустарникового опада в лесах и подстилки (в подстилке определяется вес различных горизонтов). Также необходимо периодическое определение в те же сроки в тех же слоях состава и содержания химических элементов (а также биохимического состава, pH). По полученным данным можно установить сроки наибольшего разложения мертвых растительных остатков (Ремезов, 1961). Однако эти материалы не дают возможности проследить дальнейшую судьбу химических элементов и установить, какая часть из них поступает в почву, какая выносится боковым или поверхностным стоком, какая вновь вовлекается в биологические циклы.

С целью определения количеств химических элементов, поступающих в почву из минерализующихся растительных остатков, можно использовать капроновые мешочки, заполненные подстилкой и помещенные на воронки. Возможны и другие модификации методики (Утенкова, 1956; Самойлова, 1961). В полученных фильтратах следует определять химические элементы, находящиеся как в ионной форме, так и входящие в состав подвижных комплексных органо-минеральных соединений, а также в состав образующихся перегнойных кислот.

Следует также изучать процессы разложения корневых остатков. Однако количественно эти явления пока исследовались мало. Перспективным является рассмотренный выше метод А. А. Титляновой (1971).

Дальнейшая судьба химических элементов, освобождающихся при минерализации мертвых растительных остатков, миграция или закрепление их в почвенном профиле, вынос за пределы почвенного профиля могут быть прослежены изучением состава почвенных растворов, лизиметрических вод, вод стоковых площадок и т. д.

[1] Разумеется, речь идет только об определенном звене биологического круговорота, а не о всем биологическом круговороте.

ГЛАВА XIV

ИЗУЧЕНИЕ ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Тундровая зона, включая лесотундру и полярные пустыни, в СССР занимает свыше 3 млн. *км*^{2}. Подавляющая часть ее площади используется в народном хозяйстве как база северного оленеводства и пушного промысла. Отсюда вытекает чрезвычайно важная задача изучения естественных биогеоценозов тундры с целью повышения их продуктивности.

Специфика биогеоценозов тундры создается их крайним северным положением. Прежде всего следует отметить суровость климатических условий: длительную холодную зиму с отрицательным тепловым балансом, продолжающуюся 8—10 месяцев, короткое и прохладное лето, относительно маломощный и твердый снежный покров, неравномерно распределенный на территории, высокую относительную влажность воздуха летом, сопряженную с постоянно сильным ветром.

Поступление солнечной радиации в течение года крайне неравномерно: от полного отсутствия прямой радиации в период полярной ночи до круглосуточного солнечного сияния в период полярного дня. Поглощенная дневной поверхностью солнечная радиация обеспечивает ощутимый нагрев лишь тонкого приземного слоя воздуха и протаявшей почвы, который в полярных пустынях составляет всего несколько сантиметров. Вследствие этого вертикальная ярусность тундровых ценозов слабо развита. Напротив, в горизонтальном направлении биогеоценотический покров тундры отличается большой пестротой, обусловленной в первую очередь большими различиями в количестве тепла, поступающего на склоны разной экспозиции.

Благодаря этим особенностям климата для тундровых биогеоценозов характерен своеобразный сезонный ритм их функционирования. Обмен веществ и активная деятельность организмов (за немногими исключениями) практически прекращаются на длительный зимний период и развиваются быстрыми темпами в весенне-летне-осенний период: быстро тает снег и сбрасываются поверхностные воды, стремительно происходит развитие растений и наполнение тундры животным населением (прилет птиц, миграция с юга млекопитающих), быстро развивается потомство, активизируется деятельность почвенных беспозвоночных и микробного населения.

Низкие температуры воздуха и почвы замедляют обмен веществ по сравнению с его обменом в биогеоценозах других зон, что приводит к накоплению под мохово-лишайниковым покровом значительного количества тундрового мохового войлока, который состоит из отмерших полуразложившихся частей споровых и цветковых растений и насыщен живыми многолетними частями сосудистых растений и почвенными беспозвоночными. Торфяной тундровый войлок содержит огромные запасы органического вещества и в случае искусственной активизации его разложения может сыграть важную роль при возделывании многолетних кормовых трав на Севере.

ПОВЕРХНОСТНЫЕ ОБРАЗОВАНИЯ, МИКРО- И НАНОРЕЛЬЕФ И МЕРЗЛОТА КАК СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ ФОРМИРОВАНИЯ ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Имеется ряд специфических форм неровностей поверхности тундры, которые необходимо исследовать с биогеоценологической точки зрения, такие, как различные типы бугристых торфяников (Пьявченко, 1955), гидролакколиты-булгунняхи (Андреев, 1936), бугры-байджарахи (Тихомиров, 1958). Чрезвычайно характерна для тундры морозная трещиноватость, которая имеет важное значение для формирования микрорельефа (полигональность) и для почвенного и растительного покрова (Городков, 1950; Андреев, 1955). Солифлюкционные явления и морозное кипение почв приводят к разрыву дернины, образованию пятен и различных форм нано- и микрорельефа.

Различные формы роста растений способствуют возникновению нанорельефа (кочки, дерновины и др.). Ряд форм нано- и микрорельефа тундры образуется в результате деятельности животных (норы леммингов, сусликов, сурков, песцов, выбоины оленей) (Тихомиров, 1959).

При изучении микро- и нанорельефа необходимо отмечать высоту и протяженность элементов рельефа, связь их с морозной трещиноватостью, снежным покровом, влиянием почвенно-растительного покрова, микроклимата и т. д.

Особенно важное значение в познании биогеоценозов тундры имеет изучение мерзлотных явлений, характеристику и общую методику исследования которых можно найти в ряде сборников и руководств (Попов, 1967; «Подземный лед», 1965—1967; «Вопросы географического мерзлотоведения и перигляциальной морфологии», 1962).

С биогеоценологической точки зрения наиболее важно изучение так называемого деятельного слоя многолетней мерзлоты, или горизонта летнего оттаивания, где расположены корни растений, норы животных и т. д. Существенны показатели глубины максимального оттаивания по годам, сезонная динамика оттаивания и замерзания грунтов в зависимости от механического состава почв, их влажности, микрорельефа и растительности.

При маршрутных исследованиях глубину оттаивания можно измерять специальным металлическим щупом с делениями. При стационарных работах динамику мерзлоты следует измерять на постоянных размеченных колышками трансектах с привязкой к определенным элементам нано- или микрорельефа и к микрогруппировкам растений. В вегетационный период измерения следует проводить с интервалом в 5—10 дней, совмещая их с фенологическими наблюдениями. Желательно вести такие наблюдения в течение ряда лет, сравнивая кривые таяния мерзлоты с метеорологическими факторами (особенно температурой и осадками).

Важно изучение динамики глубины летнего оттаивания многолетней мерзлоты в зависимости от хозяйственной деятельности человека. В стационарных условиях следует ставить специальные эксперименты по выявлению защитной роли растительной дернины при протаивании мерзлоты или, наоборот, опыты по ускорению оттаивания почвы и искусственному понижению слоя летнего оттаивания.

Во всех случаях, где это возможно, следует устанавливать постоянные отметки на месте измерения глубины оттаивания мерзлоты в целях последующего сравнения. Однако следует помнить, что неоднократное хождение вдоль мерзлотного профиля быстро приводит к образованию тропы и усилению протаивания мерзлоты, поэтому при планировании многолетних измерений следовало бы в летний период устраивать вдоль профиля узкий деревянный настил, поднятый над поверхностью дернины.

АТМОСФЕРА ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Поскольку надземная часть биогеоценозов тундры занимает сравнительно тонкий приземный слой атмосферы, то основные измерения, рекомендуемые общей программой изучения атмосферы биогеоценозов, следует сосредоточить именно в этом приземном слое воздуха, сопровождая их контрольными измерениями на стандартной высоте (2 *м*).

Особое внимание следует обратить на изучение микроклимата приземного слоя воздуха в связи с ярко выраженным микрорельефом и пестротой растительного покрова. В связи с тем что тепло является лимитирующим фактором, даже небольшие различия в микроклимате могут иметь решающее значение для функционирования того или иного фрагмента тундрового биогеоценоза. Приборы для изучения микроклимата необходимо располагать либо по синузиям (кустарниковые, кустарничковые, мохово-лишайниковые, травяные и т. д.), либо по элементам микрорельефа (бугорки, понижения, пятна выливания и т. д.).

Несмотря на круглосуточное нахождение солнца над горизонтом на протяжении большей части вегетационного периода, даже в разгар полярного дня имеется отчетливый суточный ход метеорологических элементов, и это необходимо учитывать.

Имеется еще чрезвычайно мало данных по тепловому и радиационному балансу конкретных тундровых биогеоценозов. Особый интерес представляет проведение спектральных актинометрических измерений, особенно ФАР, так как натурных измерений почти не проводилось, а определение потоков ФАР с помощью пересчетных коэффициентов, разработанных для умеренной зоны, по-видимому, для Арктики следует проводить с осторожностью.

Весьма важно для открытых биогеоценозов тундры изучение движения воздуха в связи с тем, что ветер как постоянно действующий фактор играет огромную средообразующую роль в тундре в любое время года. В зимнее время он обусловливает переотложение и уплотнение снега, вызывает снеговую коррозию, может быть причиной катастрофических явлений для животных и человека (пурга). В теплые сезоны года роль ветра столь же велика и разнообразна: перенос тепла и влаги, перемещение опада, перенос пыльцы, зачатков растений и живых насекомых. Несмотря на малую мощность надземного слоя фитомассы, в дернине наблюдается резкое затухание скорости ветра и поэтому, как и при измерениях температуры, необходимы тщательные градиентные и посинузиальные измерения этого фактора.

При изучении влажности воздуха необходимо проследить роль ночной конденсации влаги на поверхности почвы и моховой дернины, так как этот фактор может иметь большое значение для жизнедеятельности таких доминирующих в тундре гидролабильных организмов, как мхи и лишайники.

Почти не исследованы для тундровых биогеоценозов гидрологический режим и водный баланс, при изучении которых существенное значение имеет учет воды от таяния снега, многолетней мерзлоты, почвенного льда и летних осадков.

Малоизученным для тундры остается вопрос о содержании в воздухе углекислого газа. Необходимо уточнить, каким образом меняется содержание CO_2 от побережья Северного Ледовитого океана, где оно составляет всего 0,016%, к материковым тундрам, а также изучить суточные и сезонные изменения содержания CO_2 в приземных слоях различных тундровых ценозов.

При изучении атмосферы лесных парцелл в лесотундровых биогеоценозах следует применять методы, разработанные для изучения лесных биогеоценозов.

СНЕЖНЫЙ ПОКРОВ И ЕГО РОЛЬ В ФОРМИРОВАНИИ БИОГЕОЦЕНОЗОВ ТУНДРЫ

Особого внимания заслуживают исследования снежного покрова, который в тундрах покрывает землю бо́льшую часть года (от 8 до 10 месяцев). Снежный покров — важнейший фактор, в большой мере регулирующий распределение тундровых фитоценозов и биогеоценозов (Толмачев, 1936; Тихомиров, 1956). Помимо защитной роли для растений и животных в зимнее время, он имеет важное значение как фактор, определяющий во многом длину вегетационного периода, а также микроклимат и водный режим участков. Отрицательное значение для теплового баланса имеет высокая отражательная способность снежного покрова.

Во время зимних метелей плотные частицы снега наносят сильные механические повреждения обнаженным частям растений, могут разрушать растительную дернину и вызывать оголение почвы.

При наблюдениях за снежным покровом в первую очередь подлежат изучению: 1) особенности выпадения снега (на талую или мерзлую землю, его количество, структура); 2) перераспределение снега по различным элементам рельефа и биогеоценозам в связи с сильными ветрами; 3) продолжительность и динамика снежного покрова, его мощность, твердость снега по профилю, его перекристаллизация в нижних слоях, температура на разных глубинах снежной толщи, а также на поверхности почвы и в растительном покрове (под снегом), в норах животных и др.; 4) явления гололедицы и наста, связанные с эпизодическим таянием снега; 5) явления уплотнения снега зимними ветрами (заструги, их характер), корродирующее воздействие снега на растительность, выступающую на дневную поверхность; 6) особенности таяния снега в зависимости от условий рельефа (вершины гор, склоны разной экспозиции, равнины, долины, каньоны) и микрорельефа; 7) сублимация снега; 8) образование полостей («парничков») в весеннее время, тепловой и световой режим в них и на различных глубинах снежного покрова; 9) взаимосвязь таяния снега и темпов оттаивания мерзлоты; 10) влияние снежных перелетков на мезо- и микроклимат окружающих их участков и формирование приснежных биогеоценозов: 11) режим ледостава (начало, конец) в тундровых озерах, реках и ручьях; его влияние на развитие растительности берегов; 12) особенности таяния льдов и ледохода в пресных водоемах и их влияние на развитие гидроценозов и растительности пойм.

На стационарных участках целесообразно проведение экспериментов по искусственному ускорению таяния льда и снега в различных биогеоценозах с применением зачерняющих присыпок (сажа, зола, торфяная крошка и т. д.). Желательна также постановка опытов обратного порядка с защитой снежного покрова от таяния с целью выявления влияния задержки схода снега на сезонное развитие тундровых биогеоценозов.

ПОЧВА КАК КОМПОНЕНТ ТУНДРОВОГО БИОГЕОЦЕНОЗА

Для тундровых почв, как правило, характерны олиготрофность, большое количество недоокисленных соединений, фульвокислотный состав гумуса, сильная подвижность перегнойных кислот и сильнокислая реакция, низкие температуры, переувлажненность. Переувлажненность порождается преобладанием летних осадков над зимними, слабыми испарениями и дренажем, таянием многолетней мерзлоты, а также конденсацией водяных паров и поглощением их лишайниково-моховой дерниной.

В результате переувлажненности тяжелых по механическому составу грунтов и их тиксотропности (свойству переходить из твердого состоя-

ния при механическом воздействии в плывунное) в тундровых почвах широко развиты процессы плывунности и пучения, вызывающие образование бугорков, солифлюкцию и пятнообразование. Это обусловливает мозаичность и комплексность почвенно-растительного покрова, в результате которых на незначительных расстояниях происходит смена почв на родовом и подтиповом уровнях.

В связи с маломощностью тундровых почв и незначительным слоем летнего оттаивания мерзлоты при изучении почв необходимо пользоваться траншейными почвенными ямами. Траншеи желательно рыть длиной в несколько метров с таким расчетом, чтобы можно было изучить по возможности все разнообразие почвенных разностей, характерных для данного биогеоценоза. Можно рекомендовать проведение описания почв по краям площадки, выбранной для изучения микро- и нанорельефа и структуры растительного покрова, чтобы составить комплексное представление об этих взаимосвязанных компонентах биогеоценоза.

При описании необходимо иметь в виду, что генетические горизонты тундровых почв не всегда выражены сплошным слоем, а в зависимости от микро- и нанорельефа пятнами разной величины. Наиболее распространенные тундровые равнинные почвы имеют следующий профиль:

A_0 — слой из отмерших частей мхов и лишайников и частей сосудистых растений;
$A_т$ — торфянистый (мощностью до 20 *см*) или торфяной (мощностью свыше 20 *см*) горизонты, разной степени минерализации;
A_1 — перегнойный горизонт;
B_g — иллювиальный оглеенный, часто тиксотропный горизонт;
G — голубовато-сизый, с железистыми прожилками по ходам корней, тиксотропный горизонт;
BC_g — переходный горизонт, над мерзлотой часто содержит большие количества гидроокиси железа и гумуса.

На повышенных элементах рельефа и в межбугорковых понижениях торфонакопления не происходит или оно крайне ограниченно и горизонты $A_т$ и A_1 выпадают. В этом случае почвенный профиль состоит только из горизонтов A_0B и BC. Особое строение имеют почвы пятен, скелетные эмбриональные почвы каменистых местообитаний, а также пойменные дерново-глеевые почвы и засоленные почвы морских аллювиев. В связи с явлениями солифлюкции, морозной трещиноватости и пятнообразования в почвах тундры почти повсеместно нарушена правильность в распределении генетических горизонтов. Широко распространены включения одних генетических горизонтов в другие, часто горизонты морфологически слабо выражены и выявляются только после проведения химических анализов, по почвенному профилю проходят ледяные линзы, нередки тиксотропные (плывунные) горизонты.

Эти обстоятельства затрудняют изучение тундровых почв в природе и вынуждают проявлять особую тщательность при отборе образцов для лабораторного анализа. При взятии почвенных образцов следует руководствоваться отмеченными генетическими горизонтами, учитывать их нечеткое выявление в природе и брать образец из расчета 5—10 *см* по высоте. Если сделать это не представляется возможным, то при слое 2—5 *см* необходимо увеличивать образец по горизонтали, с обязательной отметкой микро- и нанорельефа и фрагментов фитоценоза. Описание почвенного профиля может быть признано удовлетворительным только в том случае, если оно увязано с описанием микро- и нанорельефа и синузиальным строением растительности.

При описании почвы в поле важно отмечать по почвенному профилю: 1) линзы льда, их строение, глубину и мощность, характер распределения; 2) морозные трещины — мощность, глубину, влияние на почвенный профиль; 3) проникновение и характер распределения живых

и отмерших подземных частей растений, видовую принадлежность последних, если это возможно; 4) ходы леммингов и других животных, их размеры и влияние на почвообразование; 5) наличие беспозвоночных.

Важно обращать внимание на тепловой режим почв. При маршрутных исследованиях можно получить данные с помощью термометра-пращи или термометра-щупа, при стационарных — с помощью вытяжных термометров, термометров Савинова или серии полупроводниковых термометров. Для сравнения одновременно измеряют температуру воздуха на высоте 1,5—2 *м*, над растительным покровом и на поверхности почвы в различных синузиях, в живом слое, под ним и по генетическим горизонтам до мерзлоты. Необходимо измерение температуры на поверхности мерзлоты и в мерзлоте (на 2—5 *см*). Термометр следует вставлять в отверстие, сделанное в стенке разреза деревянным или металлическим стержнем. В связи с тем что тундровые почвы очень быстро оплывают, желательно стенку траншеи не отаптывать и все операции по описанию почв и измерению температуры проводить возможно быстрее.

Вместе с образцами почв для лабораторного исследования необходимо брать и живой покров (с включением ветоши и опада), чтобы определить его влияние на химические процессы в почве.

Почвенные образцы необходимо брать не только по генетическим горизонтам, но и в надмерзлотном слое, а также в слое мерзлоты, не затронутом почвообразованием, чтобы выявить миграции некоторых подвижных соединений при почвообразовании. При исследовании слаборазвитых и примитивных горных почв анализируются и образцы горной породы. Образцы торфа из горизонтов $A_т$ и A_1 следует дублировать, чтобы в случае необходимости возможно было произвести ботанический и спорово-пыльцевой анализы, а также определение абсолютного возраста с помощью C_{14}. Одновременно следует брать по генетическим горизонтам образцы для анализа альгофлоры, микробного населения, а также для изучения микроорганизмов ризосферы.

Все образцы почв собираются с таким расчетом, чтобы в лаборатории произвести следующие анализы: 1) механического состава; 2) pH водной и солевой вытяжки; 3) гидролитической и обменной кислотности; 4) обменных кальция и магния; 5) гумуса (в торфяном горизонте потеря от прокаливания); 6) общего азота; 7) гигроскопической влаги; 8) гидролизуемого азота; 9) подвижных форм Fe_2O_3, Al_2O_3, SiO_2, а также K_2O, P_2O_5.

Для выяснения биогеохимических особенностей биогеоценозов тундры необходимо определение содержания в почвах микроэлементов: Zn, Cu, Co, B, Mo. Перечисленные анализы необходимо проводить как для наиболее типичных почвенных разностей, так и для их переходов. Для решения ряда вопросов обмена веществ необходимы анализы растений на N, а также зольные элементы: Si, Ca, K, Mg, P, Al, Fe, Mn, S, Cl, Na, Ti и на перечисленные выше микроэлементы. При взятии на анализ образцов растений всегда нужно брать образцы почв и горной породы. Образцы растений, во избежание вымывания минеральных веществ, не отмывать, а тщательно очищать.

Очень важно при исследованиях в поле определить степень оглеения и карбонатность тундровых почв. Эти показатели определяются по качественным реакциям (оглеение с красной кровяной солью или дипирифилом; карбонатность — с 10% HCl).

При постановке многолетних стационарных работ необходимо включение в круг почвенных исследований тех вопросов, которые могут помочь расшифровке биогеоценотических процессов в тундровой зоне.

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ КАК КОМПОНЕНТ ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Общие задачи изучения растительного покрова Арктики и Субарктики изложены в ряде программных работ (Тихомиров, 1955, 1962, 1966, 1971), поэтому здесь кратко излагаются лишь некоторые специфические программно-методические положения. Следует иметь также в виду, что при исследовании ряда типов растительности Крайнего Севера (лугово-нивального, лугово-пойменного, лесного, болотного) необходимо пользоваться общими методическими указаниями для изучения растительности этих типов.

Биогеоценологическое изучение растительности включает в себя ряд этапов: инвентаризацию флоры, изучение биологии и экологии растений, исследование структуры растительного покрова, определение связи растительности с другими компонентами биогеоценоза и установление роли растительности в биогеоценотическом процессе.

Инвентаризация флоры — первый и совершенно необходимый этап изучения биогеоценозов. Флора сосудистых растений Крайнего Севера небогата по своему составу, но до сих пор нет руководства для определения сосудистых растений, охватывающего полностью всю территорию Арктики и Субарктики. В настоящее время могут быть рекомендованы некоторые региональные «Флоры» и «Определители»[1], приводимые нами в списке литературы, и неоконченная еще «Арктическая флора СССР» (т. I—VI).

Флора низших (лишайников, грибов, водорослей) и высших споровых (мхов) изучена еще в меньшей степени, чем сосудистых растений, хотя роль этих групп, особенно мхов и лишайников, в биогеоценозах Крайнего Севера огромна. К сожалению, определителей мхов и лишайников недостаточно (Савич, Ладыженская, 1936; Абрамова и др., 1961; Смирнова, 1962; Домбровская, Шляков, 1967; Домбровская, 1970; Савич-Любицкая, Смирнова, 1970). Определение представителей этих групп растений в полевой обстановке затруднено (даже при наличии микроскопа), а иногда и невозможно. Следует признать обязательным перед выездом на полевые работы тщательное ознакомление по наличному гербарному материалу с основными доминантами растительного покрова, а также приобретение навыков в определении мхов и лишайников. Желательно иметь справочный гербарий. Кроме того, совершенно необходимо при всех описаниях в поле взятие образцов этих растений с подробным этикетированием для последующего определения их в камеральный период.

Следующий этап — изучение экологии и биологии растений — может начинаться одновременно с инвентаризацией флоры.

Среди сосудистых растений Крайнего Севера преобладают многолетние кустарники, кустарнички и травянистые растения различных экобиоморф, срок жизни которых нередко измеряется десятилетиями и даже столетиями. Ежегодно отмирают лишь однолетники, двулетники второго года жизни, монокарпические многолетники после плодоношения (число их также ограничено), а также генеративные побеги многолетних поликарпиков, в основном же листья и часть корней. Кустарнички и кустарники в тундре почти не имеют сухостоя (отмерших целых особей). У этих растений отмирают лишь отдельные части (листья, побеги, корни и базальная часть стеблей). Молодые растущие части оснащаются придаточными корнями и побегами, и клон может существовать неограниченно долго. Такое же ежегодное обновление и длительное существование особи отмечается и у корневищных растений. Эта особен-

[1] «Определитель высших растений Коми АССР» (1962); «Флора Мурманской области» (1953—1966).

ность растений Крайнего Севера сильно осложняет работы по определению прироста растительной массы.

При изучении жизненных форм важно установление принадлежности вида (в первую очередь доминантов) к той или иной биоморфе, проведение исследований по побегообразованию, семенному и вегетативному размножению.

При изучении сезонной ритмики весьма важно установление принадлежности растений к тем или иным феноритмотипам (Шамурин, 1966). Многое для познания биогеоценотических процессов может дать изучение экологии отдельных видов, процессов их фотосинтеза, дыхания и водного режима, причем не только сосудистых растений, но и мхов и лишайников. Вопрос о жизненных формах последних групп очень мало изучен.

При изучении экологии и биологии растений следует пользоваться сводкой по этим вопросам (Тихомиров, 1963), а также учитывать общие методические указания, разработанные на материалах изучения иных типов растительности, применяя их к специфической обстановке (наличие мерзлоты, резкие температурные перепады, непрерывный полярный день, высокая влажность воздуха и почвы и т. д.).

Исследование пространственной и функциональной структуры — третий этап изучения растительного компонента биогеоценозов — также может проводиться параллельно с изучением флоры и биологии растений, но в значительной мере оно должно опираться на данные этого изучения.

Характерная особенность ландшафтов Крайнего Севера — безлесье. Лишенный ценообразующего влияния древесного яруса или испытывая слабое его воздействие (редколесья и редины), растительный покров обладает своеобразными чертами структуры (мозаичность, микрокомплексность, фрагментарность, комплексность), которые здесь выражены в наибольшей степени по сравнению с другими природными зонами. Сложность структуры растительных группировок, кроме влияния внешних факторов (микро- и нанорельефа, солифлюкции, морозной трещиноватости, особенностей микроклимата, роющей деятельности грызунов и т. д.), объясняется многими специфическими экологическими и фитоценотическими особенностями растений Крайнего Севера. Микро- и нанорельеф, обусловливая крайнюю пестроту режимов среды даже на протяжении немногих метров, создает резко выраженную мозаичность растительного покрова, часто переходящую в микрокомплексность. Процессы солифлюкции, свойственные большинству местообитаний, особенно склоновых, вызывают чрезвычайную динамичность растительных группировок, быстроту сукцессионных смен последних. Эдификаторная роль растений в большинстве сообществ крайне низка, функциональные взаимосвязи в растительных группировках ослаблены. Указанные особенности определяют существование на разных элементах микро- и нанорельефа резко отличающихся фрагментов разных фитоценозов, экологически контрастных синузий и микрогруппировок. Пространственные смены последних осуществляются на нескольких метрах и дециметрах. «Открытые», «незамкнутые» растительные группировки элементов микрорельефа с крайними режимами среды соседствуют с фрагментами фитоценозов и микрогруппировками высокой сомкнутости и ценотической замкнутости в защищенных местоположениях. В то же время относительная общая выровненность мезоусловий и широкая экологическая амплитуда большинства доминантов создают внешнее однообразие состава и строения растительного покрова на больших площадях.

Данные особенности пространственной и функциональной структуры растительного покрова Крайнего Севера сильно усложняют изучение биогеоценозов полярных пустынь, тундры и лесотундры: выбор и отгра-

ничение объектов исследования, разделение внутри- и межбиогеоценозных взаимосвязей и т. д.

Характерной чертой арктических сообществ является также «сжатость» их по вертикали до нескольких дециметров (в кустарниковых и типичных тундрах) и даже сантиметров (в ряде типов арктических тундр и полярных пустынь), что часто затрудняет и делает даже невозможным выделение ярусов, установленных в иных типах растительности: лишайниково-мохового, травяно-кустарничкового и др. Исходя из тесных взаимосвязей растений, в некоторых тундрах целесообразно иногда выделять мохово-кустарниковый, лишайниково-кустарничковый или травяно-кустарниковый ярусы (когда некоторые кустарнички, например Salix polaris, в течение всей своей жизни располагаются внутри мохового покрова, вынося на его поверхность только листья и цветоносные побеги; или когда ряд кустарников не возвышается над ярусом осок и злаков, как часто бывает с Betula exilis в типичных тундрах). Эта характерная черта строения арктических сообществ не может рассматриваться только как морфологическая, она вызывается всей системой взаимоотношений компонентов биогеоценоза и поэтому требует при изучении специального анализа ее причинности и значения в общем биогеоценологическом процессе. В связи с этим выделение ярусов растительности важно увязать с существующими биогеоценотическими горизонтами и подгоризонтами (Тихомиров, 1971). Такой анализ особенно необходим в связи с тем, что роль низших и высших споровых растений как важнейших элементов тундровых растительных сообществ выяснена далеко не достаточно.

Кратко охарактеризованные выше особенности структуры растительного покрова Крайнего Севера обусловливают и специфичность некоторых методических приемов его изучения.

При общих геоботанических описаниях растительных группировок и составлении списков растений нужно руководствоваться ярусной структурой с учетом сделанных выше замечаний, обязательно отмечая вхождение каждого вида в тот или иной ярус. Совершенно необходим учет всех микрогруппировок и фрагментов фитоценозов (процент занимаемой площади, ярусность, приуроченность к отдельным элементам микро- и нанорельефа), а также оголенных и щебенистых пятен, камней и т. д. Отметки обилия и покрытия видов (для видов мхов и лишайников только покрытие) даются как в среднем по всей площади описания, так и раздельно по микрогруппировкам (и элементам микрорельефа). Рекомендуется отмечать также проективное покрытие по определенным группам растений: деревья, кустарники, кустарнички, осоковидные (Carex, Eriophorum, Luzula, Juncus), злаки, разнотравье, кустистые кладонии, кустистые цетрарии, прочие кустистые лишайники, шиловидные и трубчатые лишайники, листоватые лишайники, накипные лишайники, эпифитные лишайники, листостебельные мхи, сфагны, печеночники. Большое значение имеет указание на высоту растений. Проективное покрытие растений определенных групп имеет важное значение не только для познаний строения ценозов, но и для определения их хозяйственного значения (пастбища северного оленя и др.).

Описание в тундрах обычно проводят на площади 100 $м^2$ (если сообщество не занимает меньшую площадь). Для редколесий и редин, где растительность нижних ярусов обычно носит комплексный характер (часто одно дерево, особенно при наличии развитой приземной части кроны, с примыкающими к нему микрогруппировками является одним сообществом, а межкроновые пространства заняты другими фитоценозами), должна быть принята несколько иная методика: характеристика древостоя дается на площади 0,25—1,0 *га*, а в пределах последней в каждом элементе комплекса описания ведутся на меньших площадках.

Для специальных работ, когда полученные данные предполагается обрабатывать статистически, необходимо проведение учета покрытия растений на мелких площадках (0,1—0,25 $м^2$ для сосудистых растений, 0,01—0,025 $м^2$ для споровых), закладываемых в пределах отдельных элементов комплекса или по элементам микро- и нанорельефа. Число площадок и система их расположения по площади описания зависят от требований статистической обработки данных и задач данного исследования. Иногда может быть применен метод примыкающих площадок, располагающихся по трансекте вдоль почвенной траншеи (до 10—15 м длиной).

Для анализа строения растительного покрова необходимо провести его съемку как в горизонтальной, так и в вертикальной проекциях. Планы пробных площадей составляют в масштабах 1 : 100—1 : 150, а для отдельных участков пробных площадей — в масштабах 1:20—1 : 100. В некоторых случаях для проведения специальных работ масштаб может быть укрупнен. Зарисовки вертикального строения растительных группировок проводятся в масштабах 1 : 10—1 : 20.

При стационарном изучении растительности как компонента биогеоценоза весьма желательно, а иногда и необходимо проводить серии экспериментальных работ с включением и выключением ряда факторов, воздействия отдельных видов растений или их групп (удаление отдельных компонентов фитоценоза, обрезание корней, применение удобрений, затенение, введение изотопов и др.). При постановке экспериментов важно строго соблюдать требования однородности условий на опытных площадках, что часто бывает трудно обеспечить из-за мозаичности и микрокомплексности растительности и почти повсеместного развития микро- и нанорельефа. Нарушение требования однородности может привести к неправильным выводам и заключениям о взаимодействии факторов и элементов растительности.

Наконец, последний этап биогеоценологического изучения растительности — установление роли растительности в биогеоценотическом процессе — в основном камеральный. На этом этапе сопоставляются все полученные ранее данные, делаются выводы о связях растительности с другими компонентами биогеоценоза, строится система трофических и энергетических связей. Теоретически и методически данный вопрос еще очень мало разработан.

На заключительном этапе нужно твердо помнить указание В. Н. Сукачева о том, что «задачей... биогеоценологии является, в сущности, не столько изучение отдельных компонентов... т. е. растительности, животного мира, почвы, включая и гидрологические условия, атмосферу с ее климатом, сколько изучение всех взаимосвязей, взаимодействий этих компонентов между собою» (1955).

ЖИВОТНЫЙ МИР КАК КОМПОНЕНТ ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Животный мир тундр имеет ряд особенностей, из которых следует подчеркнуть следующие: 1) исключительную изменчивость числа видов зверей и птиц, связанную с их миграциями по сезонам года; 2) многолетние циклические колебания численности многих мышевидных грызунов и в связи с ними песца и хищных птиц; 3) крайне неравномерное распределение животных в зависимости от термических условий биотопов.

В связи с этим участие в круговороте веществ позвоночных, населяющих биогеоценозы тундры, резко изменяется в разные годы, а также по сезонам и сводится к минимуму зимой.

Поскольку в основе взаимоотношений между растительностью и травоядными животными, между последними и хищниками в любом

биогеоценозе лежат кормовые потребности животных, на первое место встает задача детального изучения кормовых связей, выявление их отдельных звеньев, их изменчивости и взаимозаменяемости. В качестве отдельной проблемы стоит изучение влияния на тундровую растительность добывания кормов животными. Весьма важен и другой аспект этой проблемы — изучение «обратного» влияния измененных растительных группировок на регулирование численности грызунов как один из возможных подходов к разгадке «лемминговых циклов».

Особым хозяйственно важным вопросом стоит также учет воздействия оленя, как дикого, так и домашнего, на растительность в связи с проблемами определения оптимальной пастбищной нагрузки и регулирования численности оленя. Необходимо также изучение влияния роющей деятельности тундровых грызунов и песца на структуру биогеоценозов, а также на содержание и динамику органических и минеральных веществ в почвах. Интересной проблемой в этом же плане является изучение влияния на растительность и почвы побережий деятельности колониальных морских птиц, а также гусей — важного компонента равнинных тундр.

Описание и даже простое перечисление методических приемов по выявлению роли позвоночных в биогеоценозах заняло бы слишком много места, поэтому целесообразно отослать читателя к соответствующим работам (Новиков, 1953; Шварц, 1960; Воронов, 1964, и др.).

Весьма разнообразна, а часто и более существенна по сравнению с позвоночными роль беспозвоночных в круговороте веществ тундровых биогеоценозов. Беспозвоночные потребляют значительную часть фитомассы, облегчая ее дальнейшее разложение редуцентами. Биомасса почвообитающих беспозвоночных в пересчете на площадь во много раз превышает биомассу позвоночных. Основная биомасса беспозвоночных тундры сосредоточена в мохово-лишайниковом покрове, в моховом войлоке и отчасти в самом поверхностном слое почвы (Чернов, 1960, 1964). Преобладающими по массе являются дождевые черви, энхитреиды, нематоды и коллемболы. При учете беспозвоночных можно применять общепринятые методы (Гиляров, 1964 и др.): ручной учет в пробах различной площади (1 *дм*^{2}, 1/16, 1/4 *м*^{2}), выгонку микроартропод с помощью эклектора, учет нематод вороночным методом и др. Пробы должны быть приурочены к определенным микрогруппировкам растений и элементам нанорельефа, так как состав, численность и зоомасса беспозвоночных испытывают резкие колебания в зависимости от этих факторов (Чернов, 1971). Разбор проб следует производить послойно, отдельно анализируя мохово-лишайниковую дернину, моховой войлок и генетические горизонты почв.

Для учета обитателей надземной части фитоценоза можно применять обычный метод кошения газовым сачком; в арктических разреженных тундрах и пустынях необходимо применение эксгаустера. При кошении лучше делать 25—50 взмахов сачком с интервалом в 6 часов в одном фитоценозе в течение суток, так как возможны суточные вертикальные миграции беспозвоночных. Затем из этих укосов необходимо получить суточные средние цифры обилия «травостойных форм». Применение специальных методов учета «травостойных форм» при помощи биоценометров в тундрах нерационально. Особо следует подчеркнуть важность проведения учета насекомых в высоких широтах в редкие для этих районов теплые штилевые дни.

Очень важную группу в тундрах составляют антофильные насекомые, основу которых образуют шмели, мухи-журчалки (Syrphidae) и настоящие мухи (Muscidae), а также Empididae и Calliphoridae. Сбор антофильных насекомых следует проводить непосредственно с цветков посещаемого вида. Интересно выявить интенсивность посещения цветков и суточные ее колебания, а также другие вопросы, связан-

ные с опылительной деятельностью насекомых. Специального внимания заслуживает вопрос изучения кровососущих насекомых, требующий применения особой методики.

При исследовании беспозвоночных в естественных биогеоценозах важно обращать внимание на особенности их состава и обилия в основных наиболее контрастных группировках или в их структурных частях (голые пятна, бровки пятен, канавки, бугорки, кочки; различные ярусы или синузии). Интересно выявить различие в населении зональных тундровых группировок, луговых и болотных, а также группировок, резко различающихся по срокам сезонного развития. Специальное внимание следует обратить на антропогенные группировки, места скопления колониальных позвоночных и другие, где в связи с привнесением азота и интенсификацией биологических процессов можно наблюдать более обильную фауну беспозвоночных.

Следует также уделить специальное внимание выявлению консортивных связей в тундровых сообществах в связи с полной неизученностью этого вопроса.

В связи с тем, что активность беспозвоночных во многом определяется погодными условиями и временем суток, при всех формах учета необходимо отмечать время суток, температуру и влажность в определенном слое, силу и направление ветра, освещенность, осадки и т. п.

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ТУНДРОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Биологическая продуктивность, являющаяся одним из важнейших интегральных показателей работы биогеоценозов, изучена для тундровых ценозов очень слабо. Это объясняется тем, что работы по определению полной биологической продуктивности связаны с рядом трудностей методического и организационного порядка.

Определение первичной продуктивности измерением фотосинтетической активности растений представляет специальную проблему, которой в настоящем сообщении мы не касаемся.

Другой способ — определение первичной продуктивности по результатам изучения структуры частей фитомассы и годичной динамики их изменения.

Данные по запасам и структуре фитомассы не дают нам еще прямых цифр годичного прироста и опада, основных составляющих продуктивности сообществ, но они чрезвычайно важны при поисках этих величин, а также для решения ряда вопросов, связанных с изучением динамики веществ и энергии в биогеоценозах.

Методы определения запасов и структуры фитомассы тундровых биогеоценозов базируются на тех же принципах, которые заложены в основу определения фитомассы ценозов, сходных по составу жизненных форм с тундровыми. Поэтому проводящему работу по изучению фитомассы и первичной продуктивности тундровых сообществ необходимо познакомиться с методическими установками, применяемыми при исследовании кустарниковых, кустарничковых, травянистых и болотных сообществ (Красильников, 1960; Шалыт, 1960; Понятовская, 1964; Работнов, 1966; Newbould, 1967; Milner, Hughes, 1968; Солоневич, 1971, и др.).

В настоящее время накоплен некоторый опыт работы по изучению фитомассы тундровых ценозов. В СССР большей частью используется при этом предложенная В. Д. Александровой (1958) методика площадного учета фитомассы взятием укосов для надземной массы и монолитов для подземной. На участке, выбранном для определения количества фитомассы, геоботаническое описание ведется по обычной методике. При этом выявляются и описываются элементы мозаики фитоценоза, определяется их процентное соотношение.

Для учета надземной фитомассы закладывается несколько (не менее трех) площадок размером от 0,5 до 2,5 $м^2$ (в зависимости от размеров элементов мозаики) так, чтобы в каждую из площадок вошли все элементы мозаики фитоценоза.

Площадь и число закладываемых площадок могут широко варьировать в зависимости от цели исследования и степени точности, предъявляемой к учетным данным. Обычно считается достаточным определение запаса фитомассы с точностью ±10%. Удобно срезать надземную фитомассу, используя также небольшие укосные площадки (0,05, 0,1 $м^2$), которые захватывали бы только один из элементов мозаики. Общий запас фитомассы для сообщества в целом рассчитывается в этом случае из процентного соотношения элементов мозаики в фитоценозе.

Надземной частью фитомассы считают те части растений, которые возвышаются над моховой дерниной и находятся в живом зеленом слое мха, а также сам мох (живая часть моховой дернины). Нижние, отмершие части мха относятся к верхнему почвенному горизонту (A_0).

Перед взятием надземной фитомассы на каждой из площадок учитывается соотношение площади, занятой каждым из элементов мозаики (пятно, валик, ложбинка и т. п.), зарисовкой их конфигурации и подсчетом занятых ими площадей на миллиметровой бумаге. Укос проводится отдельно с каждого элемента мозаики.

При использовании малых площадок весьма желательно учитывать перед срезанием какие-либо из показателей обилия вида, например проективное покрытие или другие (Понятовская, 1964).

Части растений, находящиеся в живой дернине мха, собираются отдельно. Сбор проводится раздельно по следующим группам: мхи, лишайники кустистые и трубчатые, лишайники листоватые, лишайники накипные, злаки, осоковидные (осоковые и ситниковые), разнотравье, кустарнички (отдельно собираются кустарнички, относящиеся к разным семействам: ива полярная и другие кустарничковые ивы, дриады, кустарнички из семейств вересковых, шикшевых, брусничных и т. д.), кустарники (по видам).

Если необходимо привлечение полученных данных для расчетов первичной продуктивности, важно при изучении структуры фитомассы вычленить для растений каждого вида однолетние ассимилирующие части (зеленые листья, цветоносы, стебли), однолетние неассимилирующие живые части (побеги, цветки, плоды, плодоножки и т. п.), многолетние ассимилирующие части (у зимнезеленых и вечнозеленых видов), многолетние неассимилирующие живые части, однолетние и многолетние отмершие прикрепленные части (ветошь) и однолетние и многолетние отмершие неприкрепленные части (опад)[1].

Весьма желательно разбирать укосы непосредственно после срезания, так как при сушке, особенно в позднелетний период, зеленые части могут изменить окраску и на высушенных образцах трудно отчленить зеленые части от незеленых и живые части от отмерших. В тех случаях, когда из-за нехватки рук и времени невозможна тщательная разборка всех укосов, ее можно провести в полевых условиях лишь для пробных укосов, чтобы прокорректировать данные, получаемые при разработке высушенных в поле укосов в камеральных условиях.

При камеральной обработке укосы надземной массы очищаются от примесей, более тщательно разбираются по группам и взвешиваются. Объемистые части укоса, полная разборка которых практически неосуществима (например, мхи), разбираются не полностью, а для разборки берется навеска и разбирается под лупой; результаты пересчитываются на весь образец. При этом уточняется соотношение живых и мертвых частей. Разборка укоса проводится на более дробные группы, чем это

[1] О терминах, относящихся к структурным частям фитомассы тундровых биогеоценозов, см. работу Б. А. Тихомирова (1966).

было сделано в поле, а для тех видов, части которых хорошо отличимы от частей других видов (обломки листьев и стеблей и др.), разборка проводится до вида.

Для изучения подземной фитомассы на каждой из площадок закладывается по нескольку квадратов размером 25×25 *см* так, чтобы каждый из них приходился в пределах данной площадки на разные элементы мозаики фитоценоза. Под растительной дерниной образцы берутся по генетическим горизонтам; под пятнами оголенного грунта — с глубины 0—5, 5—15, 15—25 *см* и далее через каждые 10 *см* до мерзлоты. Подземные органы растений отмываются в поле через мелкое (с ячеей около 0,25 *мм*) сито, отмытые образцы высушиваются, этикетируются и упаковываются для обработки в камеральных условиях.

Для определения подземной фитомассы возможно использование различного рода буров с известной площадью сечения режущей части и объемом взятого керна. Перед взятием образца буром необходимо предварительно срезать надземные части растений. При использовании бура образцы берутся отдельно для каждого элемента мозаики в достаточной повторности. Взятые образцы, как и в случае взятия более крупных монолитов, делятся послойно, и отмывка каждого слоя проводится отдельно для каждого образца, если имеется в виду последующая статистическая обработка материала.

Образцы подземной массы при камеральной обработке снова размачиваются и промываются через серию сит (с диаметром ячей от 10 до 0,25 *мм*). При этом отмываются и удаляются окончательно минеральные примеси. После разборки на фракции, группы видов или отдельные виды, если их остатки отличимы от остальных, образцы высушиваются и взвешиваются. Результаты взвешивания пересчитываются на 1 $м^2$ с учетом соотношения между элементами мозаики исследуемого фитоценоза.

Необходимо заметить, что зарубежными исследователями при отмывке нередко используется сито с более крупной ячеей (0,5—1,0 *мм*) и в состав подземной фитомассы не включается большое количество мелких торфянистых частиц и корней, улавливаемых на сите с диаметром ячей 0,25 *мм*. Поэтому для сравнимости данных совершенно необходимы промывка через серию сит, как указывалось выше, и разборка на фракции по диаметру частей растений.

При работах по биологической продуктивности очень важно провести в поле промывку образцов через серию сит и разборку их, уделяя особое внимание на вычленение живых и отмерших частей растений в той мере, в какой это возможно.

При изучении биологической продуктивности биогеоценозов тундры необходима постановка специальных исследований, которые позволили бы нам ответить на два важнейших вопроса: как и из каких элементов складывается годичный прирост фитомассы и как происходит отмирание главных частей фитомассы в течение года.

Наличие в тундровых сообществах растений с различными феноритмотипами (Шамурин, 1966) вызывает необходимость изучения продолжительности жизни ассимилирующих органов у различных видов. Определение годичного прироста неассимилирующих частей растений различных жизненных форм также требует постановки соответствующих анатомоморфологических исследований.

В связи с этим важно ставить исследования по сезонной динамике фитомассы. При этом возможно использование как описанного выше укосного метода в различных его вариантах (Bliss, 1966), так и метода моделей. Сущность последнего заключается в том, что у модельных экземпляров проводятся линейные замеры частей растений (длина, ширина, диаметр живых или отмерших частей), а их весовые эквиваленты вычисляются на основе соответствующих измерений и взвешивания

у сходных экземпляров растений. Несмотря на большую трудоемкость определения весового эквивалента, этот метод успешно может быть применен, особенно при круглогодичных наблюдениях (Andreev, 1972). Разумеется, все работы по сезонной динамике должны сопровождаться фенонаблюдениями.

Изучение отмирания живых частей растений также представляет собой специальную проблему. Здесь важно установление сроков отмирания различных растений, динамики накопления ветоши и опада, длительности периода их разложения.

Несмотря на то, что некоторые данные по величинам фитомассы в тундровых биогеоценозах уже накоплены (Александрова, 1970), в этом направлении предстоит еще много сделать и требуются еще поиски методики, облегчающей учет запасов и изучение структурных частей фитомассы, повышающей достоверность полученных данных и возможность экстраполяции их на большие площади.

В настоящий момент можно считать установленным, что из суммарных запасов фитомассы суши Земли на полярный пояс приходится менее 1%, или менее 2 *т/га*, что в 13—15 раз меньше, чем в субтропическом и тропическом поясах (Базилевич, Родин, Розов, 1970). Этот относительно ограниченный запас фитомассы дает возможность существовать в тундрах значительному количеству консументов 1 и 2-го порядков как беспозвоночных, так и позвоночных. Многие из последних представляют большую хозяйственную ценность. Например, известно, что в тундровой зоне СССР общая численность оленей достигает 3,1 млн. голов, из них 0,6 млн.— диких. Промысловый запас песца в среднеурожайный год составляет около 120 тыс. голов (Скробов, 1969).

Учет зоомассы позвоночных в тундровой зоне проводится в принципе такими же методами, как и учет в других открытых ландшафтах (степь, пустыня). Необходимо только постоянно иметь в виду упоминавшиеся ранее резкие сезонные и погодичные колебания численности большинства позвоночных (Тихомиров, 1970).

Среди беспозвоночных в тундровой зоне наибольший интерес с точки зрения оценки вторичной продуктивности и запаса зоомассы представляет комплекс почвенных сапрофитных беспозвоночных (особенно нематод, олигохет, коллембол), а также некоторых видов «травостойных» форм. Из-за отсутствия справочных таблиц весов и номограмм для расчета веса по размеру и габитусу все исходные весовые данные по массе беспозвоночных в образцах необходимо получать непосредственным взвешиванием на аптекарских и торсионных весах (Чернов, 1972).

В высокоширотных тундрах часто не образуется достаточно мощного сплошного поверхностного слоя отмирающих частей растений. В связи с этим весьма желательно изучение сукцесионных смен сапрофитных беспозвоночных в искусственно создаваемых скоплениях отмерших частей различных видов растений.

Роль беспозвоночных в переработке растительных остатков может быть правильно оценена, если одновременно будет принято во внимание значение их деятельности, в том числе экскрементов, для активации сапрофитных микроорганизмов.

При изучении численности, массы и активности микробного населения тундровых почв по общепринятой методике (Звягинцев, 1966) необходимо учитывать следующие обстоятельства (Паринкина, 1971). Основная масса микробного населения сосредоточена в небольшом верхнем (торфянистый и перегнойный горизонты) слое почвы, и учет должен проводиться в основном в этом слое. При изучении сезонной динамики активности необходимы ежесуточные наблюдения, так как в связи с краткостью теплого сезона при более редких наблюдениях эта динамика плохо улавливается. Напротив, при изучении роли микроорганизмов (в том числе грибов) в разложении растительных остатков в

связи с медленными темпами разложения необходима постановка длительных (многолетних) опытов.

Одной из задач биогеоценологии на Крайнем Севере является развитие палеобиогеоценологических исследований. Известно, что в мерзлотных почвах тундры хорошо сохраняются ископаемые четвертичные животные (мамонт, носорог, лошадь и др.). Изучение остатков пищи в них имеет большое значение для реконструкции отдельных компонентов природного комплекса (флора, фауна и др.), но для полного представления о тундровых биогеоценозах четвертичного периода необходимо включить в общий цикл также палеогеоморфологические, дендрохронологические, палеоклиматические, палеопедологические и другие разделы исследований.

В современный период, когда территория тундры широко осваивается, одной из задач биогеоценологии является разработка биологических основ природоохранительных мероприятий. Нередко охрану природы на севере представляют как охрану отдельных представителей фауны и флоры. Нет необходимости говорить о том, что невозможно сохранить виды растений и животных, не сохраняя местообитание и весь биогеоценотический комплекс. Сопротивляемость природы антропогенному фактору на Крайнем Севере чрезвычайно низка. Это обусловлено малой мощностью биогеосферы, медленными темпами восстановления растительности, чрезвычайно быстрым таянием многолетней мерзлоты и линз льда при обнажении поверхности почвы. Любые разрывы дернины, особенно при применении механизированного транспорта (тракторы, вездеходы), ведут к эрозии и термокарсту — образованию канав, ложбинок — и растеканию мелкозема. Таким образом, одна из важнейших задач в этом направлении — охрана поверхности тундровых территорий (почвы и растительности) от эрозии и термокарста и разработка биологических методов борьбы с ними. Не менее важна охрана леса на крайнем северном пределе его распространения.

Проводившиеся до сих пор биогеоценологические исследования, как правило, касались и касаются природных биогеоценозов. Однако уже сейчас назрела необходимость в проведении ряда экспериментальных исследований. Например, важно провести простейшие эксперименты по воздействию различных приемов на оттаивание мерзлоты (обжигание ветоши и др.), ускорение таяния снега. Весьма желательны также опыты по применению минеральных и органических удобрений как поверхностно, так и с нарушением дернины. Можно было бы также поставить ряд экспериментов по изменению условий внутривидовой и межвидовой конкуренции в фитоценозах (пересадка дернины из других фитоценозов, обрезание корней, полив и задержка дождевой влаги, изменение микроклимата приземного слоя с помощью пленочного покрытия и т. д.).

Чем глубже мы проникнем в биогеоценотические процессы тундры, тем более обоснованными будут мероприятия по ее освоению и использованию и тем больший практический эффект они дадут. Комплексные биогеоценологические исследования должны быть основой освоения тундры.

ГЛАВА XV

ИЗУЧЕНИЕ БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

ОБЩИЕ ПОЛОЖЕНИЯ

Биогеоценозы болот представляют собой наземные образования и слагаются теми же компонентами, что и неболотные биогеоценозы суши. Однако особенности метаболизма и энергетического обмена ставят их в крайний ряд биогеоценозов суши, граничащий с водными ценозами. С ними некоторые болота, образовавшиеся путем зарастания водоемов, находятся даже в генетической связи. Специфичность болотных биогеоценозов определяется в основном обилием влаги и обусловленной этим слабой аэрацией почвы, господством или значительным участием в фитоценозах гигро- и гидрофильных растений и болотным типом почвообразования, характеризующимся, как правило, накоплением толщи мертвого органического вещества, торфа.

В современных природных условиях биогеоценозы болот служат аккумуляторами и консерваторами колоссальных запасов органического вещества, воды и тепловой энергии. В каждом гектаре торфяной залежи мощностью 2 *м* содержится в среднем около 18 000 $м^3$ воды и 2000 *т* сухой органической массы с запасом энергии, приблизительно равным 10 600 млн. *ккал*. Все это позволяет отнести болотные биогеоценозы к особому типу аккумулирующих систем биосферы, характеризующихся преобладанием накопления органической массы на поверхности земли над ее распадом.

Образование и развитие болотного биогеоценоза — сложный, внутренне противоречивый процесс, в основе которого лежит взаимовлияние факторов живой природы и неживой, или «косной», среды. Экологический характер и интенсивность названного процесса регулируются устанавливающимися в конкретных природных условиях количественными соотношениями компонентов биогеоценоза. Количественные различия ведут к образованию качественно разнообразных биогеоценозов, отличающихся по составу и структуре растительности, мощности торфа, его ботаническому составу, кислотности, зольности и др.

Определение биогеоценоза как совокупности однородных природных явлений с особой спецификой взаимодействия и обмена веществом и энергией между компонентами внутри данного, а также между ним и другими биогеоценозами (Сукачев, 1960, 1964) указывает на сравнительно небольшие его размеры, оконтуриваемые, как правило, границами растительного сообщества — важнейшего компонента биогеоценоза (Сукачев, 1966). Следовательно, болото или болотный массив, различающийся в отдельных своих частях особенностями микрорельефа, растительного покрова, водного режима, состава и свойств торфяных отложений, представляет почти всегда не один, а группу (или комплекс) взаимосвязанных и взаимодействующих биогеоценозов, что отмечалось и ранее (Богдановская-Гиенэф, 1946).

Каждый тип болота (болотного урочища) характеризуется определенным сочетанием тех или иных биогеоценозов, связанным с ходом развития данного болотного типа в определенных природных условиях. Поэтому, наряду с изучением взаимодействий между компонентами болотных биогеоценозов, необходимо изучать и взаимовлияния между самими биогеоценозами, слагающими болото. Добавим, что болотные

биогеоценозы, объединяемые общностью условий местоположения в рельефе, сопряженностью увлажнения, обусловленной передвижением воды внутри торфяной залежи и по поверхности болота, находятся в более тесной динамической связи и оказывают более сильное влияние друг на друга, чем соседние участки леса, луга или степи. Это следует учитывать при выделении и изучении типов болотных биогеоценозов.

Комплексное биогеоценологическое изучение болот вполне отвечает современному уровню развития науки и задачам ускорения технического прогресса. Оно сильно расширяет возможности для важных теоретических обобщений и прогнозов, повышает эффективность исследовательской работы и ускоряет отдачу научных достижений народному хозяйству. Его следует считать теоретической базой классификации мелиоративного фонда, выбора объектов мелиорации, определения способов осушения и путей последующего использования земель в сельском и лесном хозяйстве, а равно и для других целей. Это особенно важно в условиях быстрого развития в нашей стране осушительной мелиорации, когда уже назрела необходимость предвидеть и обосновывать не только положительные, но и неблагоприятные в отдельных случаях ее последствия.

Необходимое условие правильной организации изучения болотных биогеоценозов — это комплексность и сопряженность исследований, дающая возможность познавать явления и процессы не изолированно, а в их взаимной связи, в динамике. Естественно, такие исследования требуют стационарной обстановки и более или менее длительного времени. Конечно, изучение ряда явлений и связей биогеоценотического характера возможно и в экспедиционной обстановке, если позволяют условия проводимых работ.

ОБЪЕКТЫ КОМПЛЕКСНОГО ИЗУЧЕНИЯ

Объектами комплексного биогеоценологического изучения могут служить открытые (безлесные) и лесные болота, заболоченные леса и луга, а также осушенные болота. Наиболее желательна постановка биогеоценологических исследований: 1) на лесных и открытых болотах, подлежащих мелиорации, так как это даст возможность изучить в пределах одного и того же типа и площади болотного участка все изменения в биотических и абиотических компонентах биогеоценозов, вызываемые мелиорацией; 2) на осушенных безлесных и лесных болотах (лучше в естественных молодняках или в культурах) и параллельно в смежных неосушенных, относящихся к тому же типу. Последние явятся контрольными по отношению к осушенным.

На выбранных однородных объектах закладываются постоянные пробные площади, отражающие тип изучаемого болотного или лесоболотного биогеоценоза. При наличии древостоя размер пробной площади устанавливается в 0,2—0,5 *га* в зависимости от его густоты (не менее 150—200 деревьев господствующей породы). На открытых болотах размеры пробных площадей берутся такие, чтобы охватить типичные для данного типа болота элементы микрорельефа. Обычно для этого достаточно 400—500 $м^2$.

При закладке пробных площадей следует определить гипсометрическое положение участка, гидрологические условия, описать растительный покров и микрорельеф, произвести исследование торфяной почвы и залежи, устроить смотровые колодцы для наблюдений за динамикой уровня почвенно-грунтовых вод, установить постоянные репера, произвести нивелировку поверхности почвы и взять отметки уровней воды в водотоках, естественных депрессиях и канавах. Все пробные площади необходимо заснять при помощи угломерного инструмента или буссоли, связать двойным нивелировочным ходом и нанести на карту или план местности.

Первоначальное описание растительного покрова и микрорельефа ведется согласно методике, принятой в геоботанике и лесной типологии (Сукачев, Зонн, 1961), а исследование древесного яруса — по методике, принятой в лесной таксации (Анучин, 1960; Третьяков и др., 1965).

Исследование торфяной почвы и залежи достаточно произвести по углам и в центре пробной площади (конвертом). Если мощность торфа не превышает 1 *м* и позволяют гидрологические условия, следует выкапывать почвенные ямы. В случае переувлажненности болота и при значительной мощности торфяной залежи последняя изучается послойно при помощи торфяного бура. В случае проведения исследований на болотном массиве значительных размеров целесообразно пользоваться методикой, принятой в торфоразведочной практике («Разведка торфяных месторождений», 1966).

При достаточной однородности строения торфяной залежи, выявленной предварительным зондированием, морфологическое описание разреза и отбор образцов торфа для лабораторного анализа можно сделать только в центре пробной площади. В противном случае необходимо исследовать торфяную залежь не менее чем в трех пунктах площади.

В описании почвы деятельного слоя торфяника мощностью 50—70 *см* и нижележащей торфяной толщи указывается структура (текстура), цвет и влажность торфа, отмечаются визуально изменения степени разложения торфа с глубиной, присутствие в нем включений извести, вивианита, охры, песка и др.; отмечается глубина проникновения корней древесных растений, кустарничков и трав. Отбираются образцы для лабораторного анализа. Из верхнего дернистого слоя торфа (до 0,5—0,7 *м*) целесообразнее отбирать образцы острой лопатой, а из более глубоких — торфяным буром. Если мощность торфяной залежи не превышает 2 *м*, рекомендуется брать образцы сплошной колонкой по генетическим горизонтам, отличающимся по ботаническому составу, степени разложения, окраске и другим признакам. В случае однородности строения залежи образцы берутся также сплошной колонкой через 25 *см*. При большей мощности залежи можно отбирать до 2 *м* указанным способом, а глубже — через 50 *см*. Однако в придонном метровом слое снова следует отбирать не реже чем через 25 *см*. Не менее двух образцов нужно брать и из подстилающего торфяную залежь минерального грунта. При наличии под торфом отложений сапропеля образцы его также берутся для исследования.

Взятые образцы подвергаются анализу на ботанический состав, степень разложения и общее содержание золы. В части образцов с полуметровыми или метровыми интервалами по глубине определяется кислотность (pH солевой вытяжки), степень насыщенности торфа обменными основаниями ($Ca^{\cdot\cdot}$ и $Mg^{\cdot\cdot}$). В верхних горизонтах торфяника до глубины 1 *м* (если не требуется глубже) определяют общий азот и зольные элементы (SiO_2, CaO, MgO, Al_2O_3, Fe_2O_3, P_2O_5, K_2O, Na_2O, SO_3, MnO). Нередко для оценки сельскохозяйственных свойств торфа ограничиваются определением не всех зольных элементов, а только CaO, MgO, Fe_2O_3, P_2O_5 и K_2O. Методика агрохимического анализа торфов дана в ряде руководств (Петербургский, 1968; Аринушкина, 1970, и др.).

Образцы торфа для определения ботанического состава, степени разложения и pH хранятся до анализа в сыром состоянии в почвенных стаканчиках или полиэтиленовых мешочках. Для этих целей достаточно 100 *г* сырого торфа. Вес сырого образца торфа для других, перечисленных выше видов анализа должен составлять не менее 500 *г*. Эти образцы можно упаковывать в чистые хлопчатобумажные мешочки, в которых они просушиваются на воздухе и таким образом предохраняются от плесени. Каждый образец, относящийся к данному году исследования, снабжается этикеткой по установленной форме. Целесообразно нумеровать образцы в нарастающем порядке и под этим же номером записывать в

специальный журнал. Это исключает возможность путаницы в случае частичной порчи этикеток.

Для устройства смотровых колодцев до глубины 1 *м* целесообразно пользоваться тарелочным почвенным буром. Стенки колодцев следует укреплять дощатыми трубами четырехгранного сечения, винипластовыми или цементными, перфорированными в нижней части. Верхний отрез трубы должен находиться на 50—60 *см* выше поверхности почвы. Подход к колодцу на неосушенном болоте следует оборудовать доской длиной 3—5 *м*, которая крепится на двух сваях, забитых до минерального грунта. На каждой пробной площади желательно устройство не менее двух смотровых колодцев — в верхней и нижней частях по уклону поверхности. Уровень воды в колодцах, поверхность почвы и верхний отрез трубы, от которого в дальнейшем будут вестись отсчеты уровней, необходимо связать нивелировкой с постоянным или временным репером, установленным на суходоле.

На каждую пробную площадь заводится книга или тетрадь, в которую вписываются все данные, касающиеся закладки площади, а в дальнейшем в соответствующих разделах ее — результаты проводимых биогеоценологических исследований.

В состав биогеоценологического комплекса работ входит сопряженное изучение: 1) атмосферного компонента (солнечной радиации, температуры и влажности воздуха, атмосферных осадков); 2) водного режима, температуры и химизма почвы; 3) фитоценоза (состав, строение, взаимовлияние растений, продуктивность, физиологические и биохимические процессы, взаимосвязи с атмосферой, почвой и зооценозом); 4) почвенных беспозвоночных животных и микроорганизмов — редуцентов древесного опада и отмирающих частей растений нижних ярусов; 5) процессов метаболизма и энергетического обмена между биоценозом и почвой, между ними и атмосферой.

АТМОСФЕРА БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Изучение атмосферных факторов на болотах и в заболоченных лесах — обязательный раздел биогеоценологических исследований. Особый интерес представляет изучение микроклимата (фитоклимата) биогеоценозов, находящихся в естественном состоянии или под влиянием осушения. В формировании микроклимата проявляется взаимодействие внешних атмосферных факторов, растительного покрова и почвы.

Подробная программа и методика изучения атмосферы как компонента биогеоценоза дана в главе III настоящей книги. Следует лишь добавить, что к влиянию атмосферных факторов относится и выпадение на поверхность растительного покрова и почвы атмосферной пыли. Количество ее в современную эпоху настолько велико, что становится уже важной статьей пищевого обеспечения растений, особенно на болотах верхового типа, питающихся за счет атмосферных осадков (Пьявченко, 1959, 1967а).

Выпадение атмосферной пыли с осадками учитывается станциями Гидрометслужбы. На болотах проще всего определять ее поступление за различные периоды времени с атмосферными осадками. Для этой цели целесообразно пользоваться обычными осадкомерами, покрытыми изнутри нейтральным противоэрозийным лаком, а равно полиэтиленовыми и стеклянными сосудами с воронками диаметром 18—24 *см*. Последнее, хотя и обеспечивает более точное определение химических элементов, выпадающих с осадками, в зимних условиях неприменимо.

ВОДНЫЙ РЕЖИМ БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Изучение водного режима — одна из важнейших частей комплексного биогеоценологического исследования болотных биогеоценозов. Сюда относится выяснение основных источников питания болот, количества и химизма поступающей воды, изучение динамики почвенно-грунтовых вод в сезонном и погодном аспектах, колебаний естественной влажности корнеобитаемого горизонта болотной почвы, испарения и стока воды с поверхности болота и внутри торфяной залежи.

Источником водного питания болот служат прежде всего воды атмосферных осадков. За счет их в зоне избыточного увлажнения, при наличии благоприятных условий рельефа и слабопроницаемого для воды грунта, получают широкое развитие процессы олиготрофного болотообразования и торфонакопления. Вторым важнейшим источником питания болот служат грунтовые воды, выклинивающиеся из водоносных горизонтов в пониженных элементах рельефа. Этот тип питания распространен преимущественно в зонах и областях с сильным эрозионным расчленением рельефа, в частности на юге лесной зоны, в лесостепи и степи, где вследствие этого степень заболоченности невелика и господствует евтрофный тип болотообразования. Нередко атмосферное питание сочетается с мягководным грунтовым, что обусловливает развитие болотообразовательного процесса мезотрофного типа.

С типом водного питания связана степень минерализации питающей болото воды и химического состава растворенных в ней соединений, а это в свою очередь определяет состав растительности и потенциальное богатство болотных почв, направление эволюции болотообразовательного процесса и эффективность мелиоративного освоения заболоченных территорий.

Изучение динамики почвенно-грунтовых вод и естественной влажности торфяной почвы, а также испарения воды и стока ее с поверхности и внутри торфяной залежи — необходимое звено в познании явлений преимущественного развития тех или иных растительных сообществ, особенностей распространения и жизнедеятельности корневых систем растений, процессов разложения отмерших частей растений и закономерностей торфообразования.

Основная часть перечисленных работ выполняется по методике гидрологических исследований (глава II), изменяемой в той или иной степени применительно к болотным условиям и увязанной со всем комплексом биогеоценологических исследований на болоте. Наряду с этим рекомендуется использовать и работы К. Е. Иванова (1953, 1957, 1960, 1965), В. В. Романова (1961, 1962), Е. А. Романовой (1961), С. М. Новикова (1963, 1964), С. А. Чечкина (1970), П. Н. Воробьева (1965) и др.

Наблюдения за колебанием уровня почвенно-грунтовых вод можно вести ежедневно, через 3—5 дней и даже один раз в декаду. Разумеется, с удлинением интервала наблюдений результаты будут менее достоверными, так как динамика уровней сильно зависит от выпадения осадков. Поэтому количество осадков должно учитываться при помощи плювиографа или осадкомера, установленного на болоте, или, в крайнем случае, по данным ближайшей метеостанции.

В дополнение к замерам уровня почвенно-грунтовых вод на осушенных или естественно дренированных болотах следует не менее двух раз в месяц определять естественную влажность торфяной почвы по горизонтам 0—10, 10—20 и 20—40 *см*. Необходимость этого вызывается очень большой водоудерживающей способностью торфа, вследствие чего даже при сравнительно низком уровне воды торф может в течение длительного времени оставаться сильно насыщенным ею. Образцы на влажность отбираются в пунктах и в сроки, установленные для других наблюдений биогеоценологического комплекса.

В целях повышения достоверности результатов следует рекомендовать отбирать образцы на влажность не менее чем в пяти пунктах пробной площади (по диагонали или в центре и по углам) и для каждого горизонта составлять среднюю пробу. Во избежание потери влаги образцы отбираются одновременно в четыре полиэтиленовых мешочка, соответственно четырем изучаемым горизонтам. Из каждого горизонта при помощи почвенного бура или пробника берутся равновеликие по объему образцы, которые сразу помещаются в соответствующие горизонтам мешочки. После тщательного перемешивания торфа в закрытом мешочке из него берутся три — пять параллельных навесок для определения влажности. Еще более надежные результаты можно получить в том случае, когда закрытый мешочек с сырым торфом взвешивается, затем его содержимое высушивается до воздушно-сухого состояния, снова взвешивается и определяется гигроскопическая влажность торфа. Затем несложными расчетами находят начальную влажность торфа. В последнем случае можно пользоваться предварительно взвешенными хлопчатобумажными мешочками или прочными бумажными пакетами.

ТЕПЛОВОЙ РЕЖИМ БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Изучение теплового режима болотных почв также необходимо при комплексных исследованиях, как и водного. С температурой болотных почв связаны физиологические функции корней, а следовательно, и усвоение азота и минеральных веществ растениями, что в свою очередь влияет на продуктивность фотосинтеза и накопление фитомассы. Тепловой фактор играет большую роль в активации жизнедеятельности почвенных беспозвоночных и микробов и тем самым регулирует интенсивность гумификации и минерализации растительных остатков в болотных почвах. Все это влияет на характер биогеоценологического процесса и миграцию веществ.

Для изучения теплового режима болотных почв используются почвенные термометры Савинова, вытяжные глубинные термометры, дистанционные электротермометры и др. Наиболее важно изучать динамику почвенной температуры в активном слое торфяника по горизонтам 5, 10, 20, 40 *см*, а также температуры поверхности почвы. Сроки замеров температуры зависят от целей и степени детальности исследований. В одних случаях необходимы ежедневные трехразовые и более частые наблюдения, в других — можно ограничиться одноразовыми (в 13 часов) или более редкими наблюдениями, но проводимыми всегда в определенные часы суток. Целесообразно оборудовать на стационаре для группы пробных площадей метеорологическую станцию, снабдив ее недельными самописцами температуры и влажности воздуха, атмосферного давления и пр., а также другими необходимыми приборами.

Для изучения процессов промерзания и оттаивания болотных почв и связанного с этим изменения их водно-физических свойств следует рекомендовать метод, предложенный И. М. Нестеренко (1971).

РАСТИТЕЛЬНОСТЬ БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Значение растительности, особенно автотрофной ее части, в жизни болотного биогеоценоза исключительно велико. Прежде всего граница фитоценоза определяет, как правило, и контуры биогеоценоза, а флористический состав, жизненность, структура и продуктивность фитоценоза служат внешним проявлением внутренних свойств и особенностей биогеоценоза и в известной мере определяют их. Например, наличие древесного яруса на болоте указывает на переменность водного режима, обусловливающую более или менее существенное понижение водного уровня и усиление аэрации почвенного слоя в летнее время. Это же

обстоятельство свидетельствует о более энергичной деятельности гетеротрофных организмов почвы, а следовательно, и лучшей разложенности или гумификации растительных остатков. Преобладание в составе фитоценоза ели, березы, ольхи, а на открытых болотах — тростника, осок, вахты, сабельника и гипновых мхов служат показателем евтрофного типа болотообразования, которому свойственно потенциальное богатство почвы общим азотом и зольными элементами, в первую очередь Са, и малая кислотность среды. Наоборот, господство угнетенной сосны сфагновых мхов, пушицы и вересковых кустарничков служит показателем олиготрофных условий среды и высокой ее кислотности. Отсутствие на болотах древесного яруса и господство травяно-моховой растительности свидетельствует о постоянном переувлажнении почвы, подавленности функций гетеротрофных организмов — консументов и редуцентов, а вследствие этого и малой разложенности образующегося торфа.

В результате жизнедеятельности фитоценоза и его взаимодействия с другими компонентами биогеоценоза формируются торфяные почвы и торфы, в слоях которых фиксируется последовательность естественных сукцессий растительности. Флористический состав фитоценозов нередко играет определяющую роль в интенсивности процесса болотообразования. В частности, переход болота в сфагновую стадию, особенно в условиях достаточно влажного климата, способствует растеканию болот и смене ими окружающих неболотных ценозов.

Исследование болотных фитоценозов в целом следует вести применительно к программе и методике, разработанной для изучения растительности как компонента биогеоценоза (глава V), и обращать особое внимание на взаимосвязи растительности с микроклиматическими, гидрологическими и почвенным условиями. Наблюдения, описания и взятие проб растительной массы следует проводить на тех же участках и площадях, на которых ведутся другие исследования. Должны быть согласованы и сроки наблюдений.

При изучении строения фитоценоза следует обращать внимание на синузиальность растительного покрова, в частности на выделение и изучение тех синузий, которые характеризуют парцеллярную дифференциацию биогеоценоза (Дылис и др., 1964). Последняя обычно характеризует происходящую смену прежнего растительного сообщества новым, более отвечающим складывающимся в болотном биогеоценозе экологическим условиям. Так, на мокрых сфагново-осоковых участках болот переходного типа такие парцеллы представлены подушками олиготрофных мхов и сопутствующими им кустарничками, которые несут в себе зародыш верхового болота. На безлесных низинных болотах, дренируемых естественно углубляющимися руслами водотоков, появление групповых зарослей березы и хвойных пород, сопровождающееся локальным изменением водного режима, усилением аэрации и обусловленными этим биохимическими процессами в торфяной почве, является свидетельством начавшейся смены гипново-осокового болотного биогеоценоза болотно-лесным.

Важным разделом изучения болотных фитоценозов является определение биологической продуктивности сообщества в целом и составляющих его элементов в отдельности. В зависимости от условий местопроизрастания, наибольшей продуктивностью могут отличаться или древесный ярус (в условиях достаточного дренажа), или травяно-кустарничковый (на открытых, а также слабо залесенных болотах умеренного увлажнения), или моховой (на верховых сфагновых болотах).

Большое положительное влияние на продуктивность болотных фитоценозов оказывает естественный дренаж, и тем более осушительная мелиорация.

Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ опубликована Ботаническим институтом АН СССР в 1967 г. Одновременно с этим и позднее

программно-методические вопросы по изучению биологической продуктивности получили освещение в ряде публикаций (Молчанов, Смирнов, 1967; Базилевич, 1967; Пьявченко, 1967а, б; Поздняков, 1968; Родин, Ремезов, Базилевич, 1968; Поздняков, Протопопов, Горбатенко, 1969). Работа Родина с соавторами (1968), составленная с учетом предложений и разработок ряда специалистов, получила наибольшее признание (Уткин, 1970). В последнее время появилась работа Н. И. Солоневич (1971), касающаяся изучения биологической продуктивности болотных фитоценозов.

При изучении первичной продуктивности болот следует провести прежде всего крупномасштабное картирование пробных площадей или их участков. В зависимости от размеров участка, особенностей микрорельефа и строения фитоценоза, картирование можно вести в масштабе 1 : 50 или 1 : 100. Такие карты дают возможность определить соотношение различных элементов микрорельефа и выявить связанную с ним синузиальность растительного покрова. Это важно как для правильного отбора образцов фитомассы, так и для размещения площадок, закладываемых с целью изучения динамики растительности на осушаемых объектах.

Образцы для определения надземной массы травяно-кустарничкового покрова отбираются в 10-кратной повторности на площадках размером 0,1 $м^2$ каждая в период максимального накопления органического вещества растениями. Одновременно с отбором образцов надземной массы на части типичных площадок определяется подземная часть фитомассы. Для этой цели берутся монолиты сечением 10×10 *см* до глубины 20 *см*, а при наличии корней и глубже. Можно применять и пробник определенного объема, описание которого дано ниже.

Живая масса сфагново-мохового покрова учитывается на тех же самых площадках, если кустарнички и травы не образуют густого покрова. В противном случае следует брать отдельные площадки размером 0,1 или 0,05 $м^2$, с четырех-, пятикратной повторностью. Эта работа выполняется осенью, после прекращения прироста сфагнума, или весной, до начала прироста.

Весь живой мох на площадке аккуратно выбирают, обрезая отмершие нижние части растений. К живому покрову нужно относить не только хорошо пигментированный прирост текущего года, но и побуревшие части растений, соответствующие приросту 2—3 предшествующих лет, которые сохраняют прочность и другие признаки живого мха (Пьявченко, 1967б). Затем с собранных живых растений ножницами состригается прирост текущего года и одновременно при помощи мерной линейки определяется величина линейного прироста мха за данный и 2—3 предшествующих года.

Граница прироста текущего года легко обнаруживается в дерновинках или пучках растений мха как по различию в окраске, так и по сохраняющимся остаткам прошлогоднего опада листочков клюквы и других болотных кустарничков, хвои сосны, листьев пушицы, розеток росянки и др. Состриженная масса мха данного года так же, как и масса предшествующих лет, взвешивается в поле или в лаборатории и одновременно из той и другой фракции берутся образцы мха весом до 40—50 *г* для определения влажности, содержания общего азота и зольных элементов.

При пересчете массы живого мха и прироста данного года на гектар нужно принимать во внимание проективное покрытие видов мха на занимаемых ими элементах микрорельефа и процентное соотношение площади последних на закартированном объекте.

Осушение заболоченных лесов ведет к значительному увеличению прироста древесных растений, что особенно проявляется в естественных молодняках или культурах, посаженных на осушенном болоте. В этих случаях прирост в высоту можно учитывать за отдельные отрезки сезона

или в конце его непосредственным измерением. У староосушенных древостоев целесообразно определять увеличение прироста за более длительный период (например, за 5 лет) по выбранным модельным деревьям. Методика учета эффективности лесоосушения разработана М. П. Елпатьевским (1970).

Для учета сезонного прироста деревьев по диаметру целесообразно пользоваться кольцами из тонкой жести или латуни с нанесенными на одном конце их миллиметровыми делениями. Эти кольца закрепляются на очищенных от отмершего корового слоя стволах при помощи стягивающей их края спиральной пружины или резинки. Если имеется в виду изучать формирование древесины, следует периодически делать высечки с южной и северной сторон ствола и консервировать их для последующего изучения под микроскопом.



Рис. 29. Пробник для отбора образцов торфа и заболоченной почвы определенного объема

Изменения в составе, количестве и жизненности всходов и подроста древесных пород под влиянием осушения регистрируются одно-, двукратными за сезон перечетами на одних и тех же постоянных площадках. Такие площадки размером 1×2 *м*, а при малом числе растений и длиннее, следует закладывать как под пологом древостоя, так и на прогалинах или вырубках. Для этой цели могут служить трансекты, заложенные для наблюдений за изменениями в составе травяного и мохового покрова. Число таких площадок на 1 *га* должно быть не менее десяти.

Одновременно с этим следует изучать взаимоотношения между растениями в фитоценозе, которые проявляются в корневой конкуренции, аллелопатических воздействиях растений различных видов, затенении, охлестывании ветвями и т. д. Вопросы корневой конкуренции у древесных растений материнского полога и подроста на болотах рассматриваются в работах А. Л. Кощеева (1962) и Н. И. Пьявченко (1960).

Глубина проникновения в почву, характер распространения и масса скелетных древесных корней изучаются послойной раскопкой отдельных типичных корневых систем, как это изложено в методических руководствах по исследованию древесных фитоценозов (Родин и др., 1968). Масса мелких проводящих и сосущих корней может быть учтена отбором монолитов по 10-сантиметровым горизонтам. Монолиты можно отбирать размером 10×10 *см* или иного сечения до максимальной глубины проникновения живых корней в торфяную почву (обычно на болотах она не превышает 25—30 *см*). Удобно пользоваться для этой цели пробником определенной площади сечения (например, 100 *см*^{2}) и длиной 20 *см*, изготовленным из стальной трубы с зубчатым краем, заостренным внутрь. Часть стенки трубы с противоположных сторон вырезана, что позволяет легче освобождать пробник от грунта с корнями (рис. 29). Чем меньше размеры пробника, тем больше потребуется сделать повторных определений на различных элементах микрорельефа. Пробник погружается в торф вращательными движениями и по заполнении его до установленного уровня сразу извлекается на поверхность. Содержащийся в нем торф с корнями выталкивается, делится на горизонты 0—10 и 10—20 *см*, корни выбираются и отмываются отдельно для каждого горизонта. После отделения от грунта и промывки отбираются корни древесных растений (по породам), корни травянистых растений и корни кустарничков. Затем отобранные корни разделяются на живые и мертвые. Живые корни древесных пород дифференцируются на крупные и мелкие — проводящие и сосущие. Корни каждой фракции взвешивают в сыром состоянии, а затем

высушивают и определяют вес их абсолютно сухой массы. Общий вес корней на 1 *га* получают, суммируя вес раскопанных скелетных корней с весом проводящих и сосущих. Если имеется в виду проследить изменения в распространении корневых систем, вызванных осушением, целесообразно провести исследования подобного рода в год осушения, а затем через пятилетние периоды времени. На староосушенных площадях достаточно однократного исследования.

Изучение физиологических процессов у растений и растительных сообществ болотных биогеоценозов представляет очень важный раздел комплексного исследования, который выполняется сопряженно с другими его разделами по программе и методике, изложенной в главе V настоящего руководства. Основная цель этих исследований выяснить особенности процессов фотосинтеза и корневого питания растений в условиях неосушенных болот и после их мелиорации; определить эффективность использования древесными и травянистыми растениями, а также мхами физиологически активной радиации, изучить процессы трансформации и накопления солнечной энергии в торфяной почве.

ПОЧВЫ БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Почва — важнейший компонент всякого наземного биогеоценоза, не только непосредственно взаимодействующий с атмосферным, растительным и животным компонентами, но и представляющий собой активный комплекс субкомпонентов, или факторов, участвующий в процессах метаболизма и энергетического обмена в биогеоценозе.

Основная особенность болотных (торфяных) почв в естественном состоянии — это подавляющее преобладание в их составе органического вещества, находящегося в различных стадиях разложения, постоянное или долговременное переувлажнение, затрудняющее аэрацию и благоприятствующее дальнейшей аккумуляции органического материала.

Помимо первоначального изучения почв, выполняемого при закладке пробных площадей, ведется их систематическое, чаще сезонное, исследование, сопряженное с исследованием других компонентов, субкомпонентов и явлений. Цель такого исследования — выяснить сезонные и годовые изменения в почве, происходящие под влиянием ее взаимодействия с другими компонентами и явлениями, а равно и под воздействием внешних факторов, в частности осушительной мелиорации.

Исследования ведут через определенные промежутки времени (десятидневные, двухнедельные, месячные, в зависимости от условий и технических возможностей) по горизонтам до глубины 30—50 *см*. Они включают определения: 1) водного режима и температуры почвы; 2) актуальной и обменной кислотности (солевой pH); 3) подвижных соединений азота, углерода, фосфора, калия и железа; 4) численности и жизнедеятельности почвенных беспозвоночных, бактерий и грибов; 5) биохимического разложения опада и подстилки (на лесных болотах) и травяной ветоши и дернины (на открытых болотах). Кроме того, желательно организовать изучение почвенных растворов (по Скрынниковой, 1961), а также биологического круговорота азота и зольных элементов с учетом влияния состава атмосферных осадков.

В случае проведения осушительной мелиорации к данному перечню следует добавить ежегодное изучение изменений под влиянием мелиоративного воздействия, а именно: 1) осадки торфяной почвы и залежи; 2) изменения объемного и удельного веса, порозности, степени разложения и зольности торфяной почвы по горизонтам до грубины 40—50 *см*; 3) вынос из почвы осушительной сетью гуминовых веществ, азота и зольных элементов, в первую очередь Ca, Mg, P и K.

Относительно методики некоторых исследований было сказано ранее. Определение подвижных форм азота (аммиачного, нитратного), фос-

фора и других элементов проводится в сырых образцах торфа сразу после отбора на болоте. Аммиачный азот определяется колориметрически с применением реактива Несслера (Аринушкина, 1970), легкогидролизуемый азот — по методу Тюрина и Кононовой («Агрохимические методы исследования», 1965), подвижный фосфор и калий — в слабой кислотной вытяжке, первый, по Кирсанову в модификации Труога или по Эгнеру-Риму (при большом количестве железа) — колориметрически, второй — на пламенном фотометре.

Определение закисного железа ведется в свежих, только что взятых образцах в сернокислой вытяжке, с последующим колорометрированием в присутствии о-фенантронила. Окисное железо определяют по разности между общим количеством железа и его закисной формы (Аринушкина, 1970).

Биохимическое разложение опада изучается по методике, изложенной в главе X данного руководства.

Величина осадков торфяной почвы и торфяника в целом определяется повторными нивелировками по заранее намеченным створам, связанным с постоянными реперами.

Для определения объемного и удельного веса и порозности торфа используют способы, описанные в руководствах по почвенным исследованиям. Определение изменений степени разложения торфа под влиянием осушения за одно-, пятилетние периоды целесообразно производить объемно-весовым методом Н. И. Пьявченко (1963б). Изучение выноса из почвы гуминовых веществ и находящихся в водных растворах азота и зольных элементов следует вести в увязке с гидрологическими работами по определению поверхностного и внутрипочвенного стока и расхода воды в устье магистрального канала. Определенные объемы воды для этой цели целесообразно отбирать не менее четырех раз в течение года. В пробах определяют содержание гуминовых веществ, состав катионов и анионов, сухой и прокаленный остаток.

НАЗЕМНАЯ ФАУНА БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Роль наземной фауны как компонента болотного биогеоценоза довольно велика. Из позвоночных животных постоянными обитателями болот являются некоторые птицы, земноводные и рептилии, а беспозвоночные представлены насекомыми, моллюсками, клещами и пауками. Бóльшая же часть позвоночных, встречающихся на болотах, лишь посещает болотные местообитания в поисках пищи или убежища от летнего зноя. Основная масса наземных животных относится к фитофагам (II трофический уровень). Их средообразующее значение проявляется главным образом в поедании вегетативных органов и семян растений (лось, заяц, белка, птицы), высасывании соков трав, молодых побегов и листьев древесных растений, повреждении живых и разрушении отмерших частей растений (тли, древоточцы, короеды и другие насекомые), разносе семян и содействии этим распространению древесных и травянистых растений на данной и соседних территориях (кедровка и другие птицы, млекопитающие), вытаптывании и перекопке верхнего слоя почвы, привносе экскрементов и трупов в почву, потреблении кислорода и выделении углекислоты в атмосферу.

Программа и методика изучения позвоночных и беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза, изложенная в главах VIII, IX настоящей книги, вполне применима и к болотным условиям, в связи с чем останавливаться на ней нет необходимости.

ГЕТЕРОТРОФНЫЕ ПОЧВЕННЫЕ ОРГАНИЗМЫ БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Гетеротрофные организмы — консументы и редуценты, к которым относятся беспозвоночные почвенные животные, бактерии и грибы, играют очень большую роль в трансформации органического вещества в болотных биогеоценозах. Они измельчают и разлагают древесный опад, валежник, лесную подстилку, мертвое органическое вещество нижних ярусов растительности, экскременты и трупы животных и тела микроорганизмов. Под их воздействием протекает процесс торфообразования— и тем сильнее, чем благоприятнее среда для жизнедеятельности названных организмов. На осушенных торфяниках под влиянием почвенных беспозвоночных и микроорганизмов усиливаются процессы гумификации и минерализации органического вещества, вследствие чего азот, фосфор и другие элементы переходят из недоступных растениям органических соединений в подвижные, доступные растениям (Козловская, Жданникова, 1961; Козловская, 1965). Поэтому изучение состава, биомассы, жизнедеятельности этих организмов и связанных с ней биохимических процессов представляет крайне важный раздел комплексных исследований на болотах.

Так как жизнедеятельность почвенных организмов сильно зависит от температуры, влажности, кислотности и других химических особенностей среды, все исследования необходимо проводить сопряженно на протяжении всего периода полевых работ. При изучении почвенной фауны следует придерживаться методических указаний, данных в главе IX, а при изучении микроорганизмов — указаний, изложенных в главах X и XI этой книги.

Но в связи с тем, что, помимо собственно почвенных беспозвоночных, торфяные почвы населены и рядом пресноводных организмов, следует использовать и руководства, касающиеся изучения последних. Органогенная природа и большая водонасыщенность торфяных почв обусловливают ряд специфических особенностей почвенного зоомикробоценоза. К числу их относятся следующие.

1. Высокая потенциальная активность и относительно малая результативность жизнедеятельности, ее физиологическая подавленность в течение вегетационного периода.

2. Преобладание процессов аммонификации и подавленность процесса нитрификации.

3. Преобладание симбиотрофных фиксаторов азота. Присутствие азотобактера только в осушенных, преимущественно южных вариантах болотных почв.

4. Развитие грибных процессов на верховых болотах.

5. Параллельное существование двух комплексов беспозвоночных животных: пресноводного и почвенного, попеременно преобладающих в зависимости от степени влажности почв.

6. Преобладание в составе почвообразующих животных так называемых нитролиберантов (Козловская, 1970) — олигохет и личинок двукрылых — и слабое распространение животных-карболиберантов, особенно в почвах верховых болот.

Для понимания процессов разложения органического вещества особо важно изучать связи между беспозвоночными и микробами, так как эти организмы тесно связаны в своей жизнедеятельности. Процессы разложения и синтеза органического вещества микроорганизмами стимулируются при прохождении через кишечник животных, а экстременты беспозвоночных становятся центрами биохимических превращений растительных и животных остатков (Козловская, Жданникова, 1961, 1963; Козловская, 1965, 1967, 1970).

Следует также подчеркнуть необходимость углубленных исследований в биохимическом направлении. Сюда относится, во-первых, почвенная энзимология. Торфяные почвы слабо изучены в отношении их

ферментативной активности (Купревич, Щербакова, 1966; Козлов, 1966; Галстян, 1968).

Еще предстоит связать воедино процессы разложения органического вещества, активность микроорганизмов и почвенных животных, процессы в ризосфере, природу и направление воздействия ферментативной системы почвы. Во-вторых, почти не изучено происхождение и количественное содержание витаминов в торфяных почвах. Следует больше внимания уделить аминокислотному составу органического вещества торфов.

Особого внимания заслуживает изучение взаимоотношений как почвенных организмов — консументов и редуцентов, так и этих организмов с высшими растениями. Оно позволит установить связи различных классов и даже типов организмов между собой, выяснить направление потоков энергии между животными и растительными царствами.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ В БОЛОТНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Обмен веществ и энергии в биогеоценозе включает в себя обмен между фитоценозом и почвой, атмосферой, фитоценозом и зооценозом, между атмосферой и почвой. Однако из-за большой сложности и трудности постановки таких исследований в настоящее время ограничиваются изучением накопления фитомассы за счет фотосинтеза и потребления воды, азота и зольных элементов из почвы, поступления отмирающих частей растительности в почву и возврата с ними химических элементов. В процессе этого устанавливается, какая часть вовлекаемых в биологическое обращение элементов удерживается фитоценозом для создания массы надземных и подземных органов, текущего прироста древесных растений и увеличения органической массы многолетних растений нижних ярусов.

Изучение обмена веществ и энергии в болотных биогеоценозах представляет квинтэссенцию биогеоценологических исследований. Но, как уже было сказано, из-за сложности и неизученности ряда вопросов в настоящее время разработана методика лишь применительно к изучению биологического круговорота азота и зольных элементов (Ремезов, Быкова, Смирнова, 1959; Ремезов, Родин, Базилевич, 1963; Родин, Ремезов, Базилевич, 1969). Рекомендуемые в этих руководствах методы применимы и для изучения обмена веществ в болотных биогеоценозах.

Следует учесть, что в болотных биогеоценозах из года в год аккумулируются огромные запасы органического вещества и энергии как следствие особого типа обмена веществ в условиях заболачивания.

В этом процессе важнейшее место занимает обмен между фитоценозом и почвой. Чем богаче почва и благоприятнее водный режим, тем больше азота и зольных элементов извлекается из нее фитоценозом, тем интенсивнее протекает фотосинтез и тем больше накапливается фитомассы на единице площади. Соответственно возрастает и количество возвращаемых в почву мертвых остатков растений. Поэтому закономерно, что наибольшая интенсивность обмена присуща биогеоценозам низинных болот, а наименьшая — биогеоценозам верховых. В лесных болотах интенсивность обмена больше, чем в безлесных, что хорошо иллюстрируется данными годичного прироста и отпада фитомассы в лесных болотах Томского стационара (Пьявченко, 1967 (в *ц/га*):

	Кедровая согра кочкарно-осоковая (низинное болото)	Сосняк кустарничково-сфагновый (верховое болото)
	Прирост	
Древостой	29,5	6,9
Травы и кустарнички	37,6	7,7
Мхи	11,0	23,5
	Отпад	
Древостой	25,1	6,8
Травы и кустарнички	35,6	6,0
Мхи	7,2	15,3

Таким образом, основную роль в обмене веществ между фитоценозом и почвой в условиях лесного низинного болота играют травяной и древесный ярусы, а в условиях верхового болота с угнетенным древостоем сосны — ярус сфагновых мхов.

В отличие от минеральных почв, в которых отмирающие растительные остатки почти полностью гумифицируются и минерализуются, торфяные почвы представляют наслоение лишь частично разложившихся растительных тканей, гуминовых веществ и некоторого количества зольных элементов, законсервированных в мало изменяющемся состоянии в анаэробных условиях. Эти отложения также представляют интерес для разностороннего изучения. В частности, большое научное значение имеет выяснение скорости торфонакопления в болотах различных типов, лесных и безлесных. Крайне важно изучение динамики физических и химических свойств торфяных залежей на различных глубинах, миграции в них воды и растворенных в ней гуминовых кислот и зольных элементов, вынос их из болот в реки и озера и т. д.

Торфяные отложения представляют благодарный объект для изучения истории становления и развития болотных биогеоценозов и формирования болотных массивов, смены растительных сообществ и изменения условий среды. В силу этого торфяные залежи и нередко подстилающие их отложения сапропеля являются базой для развития палеобиогеоценологических исследований, соединяющих в себе изучение стратиграфии и природных свойств названных отложений, ботаническое, карпологическое и палинологическое направления.

Разумеется, изложенное в данной главе не охватывает в полной мере программно-методических вопросов, возникающих при организации и проведении комплексного изучения болотных биогеоценозов, поскольку оно представляет собой в основном дополнение к общим программам и методикам. Использование последних при изучении болотных биогеоценозов, безусловно, необходимо.

ГЛАВА XVI

ИЗУЧЕНИЕ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

ОБЩИЕ ВОПРОСЫ

Лесные биогеоценозы отличаются большой радиальной мощностью и огромной поверхностью фитомассы, максимум которой приходится на верхнюю часть толщи фитоценоза. В вертикальном профиле лесных биогеоценозов поэтому проявляется сильная градиентность в распределении света, тепла, содержания кислорода и углекислоты в воздухе. Эта градиентность сочетается с дифференциацией фракционного состава фитомассы, с разной интенсивностью фотосинтеза и дыхания в пологе, с обособлением различных по условиям микроклимата слоев (микроклиматы полога, подпологового пространства и приземного слоя) и т. д. Такая четко проявляющаяся в лесных биогеоценозах дифференциация разных слоев полога по их функциональным свойствам позволяет выделять вертикальные биогеоценотические структуры — биогеогоризонты (Бялловичи, 1960; Уткин и др., 1969), применительно к которым и следует проводить всевозможные градиентные наблюдения. Большая мощность толщи лесных биогеоценозов представляет существенные технические трудности для градиентных наблюдений, так как для этого требуется установка специальных вышек.

Лесные биогеоценозы, как правило, характеризуются и сложной пространственной неоднородностью, обусловленной неоднородным размещением древесных пород, разной густотой стояния деревьев, разновозрастностью поколений древесного яруса, наличием окон в пологе и т. д. Такого рода структурная дифференциация лесных биогеоценозов требует выделения горизонтальных структур — биогеоценотических парцелл (Дылис, 1969) и их самостоятельного изучения для получения интегральных оценок на единицу площади участка (Уткин, 1970). Хотя анализ биогеоценотического процесса лесных биогеоценозов на парцеллярном уровне и сопряжен с большими затратами труда, но обеспечивает получение наиболее точных характеристик для отдельных биогеоценозов как в отношении обменных процессов, так и для изучения многолетней динамики биогеоценозов в их возрастном развитии. Параллельное изучение биогеоценотических парцелл и биогеогоризонтов позволяет подойти к характеристике биогеоценозов как объемных единиц биогеосферы.

В отличие от других типов растительности главными продуцентами в лесах выступают деревья, т. е. многолетние, морфологически и функционально сильно дифференцированные жизненные формы. Последнее обусловливает своеобразие лесных биогеоценозов, которым свойственно поступательное увеличение радиальной толщи, в первую очередь за счет ежегодного нарастания высоты деревьев. Поэтому на фоне определенной внутренней гомеостатичности лесные биогеоценозы в своей многолетней динамике отличаются глубокими качественными и количественными изменениями. Эти изменения прежде всего выражаются в усложнении вертикальной биогеоценотической структуры (появление новых биогеогоризонтов, изменение мощности и границ уже сложившихся биогеогоризонтов), а также в разной интенсивности прироста деревьев, в различной напряженности борьбы за существование в древостоях. Изменение лесных биогеоценозов во времени всегда сопровождается и

качественными изменениями в пространстве, так как дифференциация вертикальной толщи фитоценоза на биогеогоризонты сочетается с изреживанием древесного полога, что, в свою очередь, приводит и к усложнению горизонтальной (парцеллярной) биогеоценотической структуры.

Такая динамичность радиальной толщи лесов в прижизненном цикле развития фитоценоза как ведущего компонента биогеоценозов затрудняет, а в ряде случаев и исключает получение в абсолютных единицах ряда показателей биогеоценотического процесса при изучении одних и тех же участков леса в течение нескольких лет подряд. В связи с этим биогеоценотические исследования лесов во времени представляют наибольшие трудности, поскольку любой лесной биогеоценоз с каждым годом становится качественно иным. Поэтому исследования лучше вести одновременно на серии пробных площадей, представляющих единый естественный ряд возрастного развития конкретных типов лесных биогеоценозов. Все это резко увеличивает объем исследований. Следует также отметить, что методика подбора таких возрастных рядов в лесной биогеоценологии еще не разработана, но использование для этих целей признаков растительности, древостоев, рельефа, почв и других позволяет составить такой ряд.

Но познание в полном объеме биогеоценотического процесса лесных биогеоценозов во времени, т. е. в многолетней динамике, является наиболее трудной задачей лесной биогеоценологии. Положительное решение этого вопроса, на наш взгляд, возможно лишь при организации непрерывных исследований на одних и тех же объектах на протяжении длительных отрезков времени.

Лесным биогеоценозам свойствен надземный тип аккумулирования органического вещества. Абсолютное преобладание по ассимилирующей поверхности среди продуцентов деревьев обусловливает накопление в лесах органического вещества в виде фитомассы, представленной разновозрастными органами растений. Максимум фитомассы накапливается в надземной части фитоценозов, особенно в стволах деревьев. Намного меньше масса древесных частей кроны деревьев и, наконец, фракций ассимилирующих органов и плодов, характеризующихся наименьшей продолжительностью жизни.

Соотношение запасов фитомассы стволов, древесных фракций крон и листвы — важный биогеоценотический показатель, но из-за разновозрастности названных частей деревьев это соотношение нельзя распространять на годичный прирост этих частей, что еще нередко допускается в литературе. Характер изменения в многолетней динамике лесных биогеоценозов доли участия разных частей деревьев в годичном приросте фитомассы почти не изучен, но есть основание полагать, что варьирование этих показателей в возрастных рядах древостоев одних и тех же пород не должно быть значительным. Изучение таких соотношений для годичного прироста фитомассы представляется очень перспективным; при выявлении четких коррелятивных связей между величинами прироста фитомассы разных органов деревьев появилась бы возможность апроксимировать оценки прироста одних трудоемких определений фракций по значениям непосредственного определения прироста других фракций (например, для оценки прироста стволов, ветвей и корней по весу листвы).

Взаимодействие между компонентами биогеоценоза должно изучаться в течение всего годичного цикла, а не только в вегетационный период — при активном состоянии продуцентов. Особенно это касается лесных биогеоценозов с их большой радиальной мощностью. В сезоны инактивации продуцентов основное внимание, разумеется, будет привлечено к влиянию абиотических компонентов на фитоценоз и зооценоз, но в ряде случаев и анализу воздействий позвоночных животных на древесную растительность. Весь цикл биогеоценологических исследований в

лесах условно можно разделить на четыре этапа: предварительный, начальный, основной и дополнительный.

Предварительный этап. В первую очередь включает в себя выбор объектов, который должен производиться опытными специалистами, при обязательном участии лесовода, геоботаника и почвоведа. Этот цикл работ предусматривает ознакомление с картографическими и фондовыми (лесоустроительными) материалами и маршрутное обследование намеченных ключевых участков, из числа которых и выбираются объекты исследований.

Выбранные объекты должны быть соответствующим образом зарегистрированы в лесохозяйственных органах. Специальными решениями площади этих участков следует исключить из планов лесохозяйственных мероприятий, в первую очередь из планов рубок главного и промежуточного пользования. Идеальным представляется выделение ключевых участков для биогеоценологических исследований в особые резерваты, где вообще не проводились бы никакие лесохозяйственные работы, а существовал близкий к заповедному режим. Однако последнее вряд ли осуществимо во всех случаях, поэтому режим хозяйства следует исключать на пробных площадях и в буферных зонах, определяемых величиной таксационных выделов.

В ряде случаев при биогеоценологических исследованиях могут разрабатываться и прикладные вопросы, например обоснование рациональных способов рубок главного и промежуточного пользования, удобрения лесов и т. д. Эти работы должны проводиться совместно с работниками предприятий лесного хозяйства, при использовании их рабочей силы, средств и механизмов; заготовленная в процессе опытных рубок древесина должна реализовываться лесохозяйственными органами.

В предварительный этап исследований собираются также сведения по характеристике природных условий района исследований и (при использовании фондовых и архивных материалов) сведения о режимах хозяйства в настоящем и прошлом.

Начальный этап. На этой стадии исследований проводится комплекс лесотаксационных работ: закладка постоянных пробных площадей, нумерация и обмер на них деревьев, нанесение местоположений деревьев и горизонтальных проекций крон на планы и т. п. Требования, предъявляемые к постоянным пробным площадям, и методика их закладки хорошо разработаны в лесной таксации (Тюрин, 1945; Анучин, 1971).

Постоянные пробные площади предпочтительнее закладывать в значительных по площади, однородных в таксационном и экологическом отношениях лесных участках. Для проверки однотипности развития древостоев возрастного ряда проводится сопоставление таксационных признаков, определенных на пробных площадях, по методике, используемой при составлении таблиц хода роста насаждений. С этой же целью на каждом участке, но за пределами пробных площадей следует взять по одному модельному дереву на ход роста ствола из числа деревьев I класса роста. Возраст этих деревьев должен быть близок среднему возрасту древостоев. Если имеются местные таблицы хода роста изучаемой породы, то целесообразно сравнить с ними полученные на пробных площадях таксационные признаки: среднюю высоту, средний диаметр, сумму площадей сечения и запас. Древостои, обнаружившие в результате такой проверки существенное отклонение по таксационным признакам от типа развития, свойственного возрастному ряду, должны быть забракованы и заменены другими. В биогеоценологических исследованиях целевого назначения (например, при анализе сукцессий лесных биогеоценозов, при оценке антропогенных воздействий на биогеоценозы и т. д.) требование к выбору объектов для изучения может быть иным и существенно отличным от рассмотренного выше подхода.

В процессе работы на постоянных пробных площадях следует обратить внимание на следующие моменты.

1. При перечете деревьев, проводимом по 0,5- или односантиметровым ступеням толщины, необходимо указывать классы роста (классы Крафта) деревьев, так как при отнесении результатов некоторых наблюдений (например, по фотосинтезу, дыханию, транспирации и др.), полученных для отдельных моделей, на всю совокупность древостоя следует пользоваться представительством деревьев разных классов роста.

2. При обмере деревьев по высоте следует фиксировать высоту начала крон, высоту наибольшего поперечника крон и нижнюю границу зоны мертвых сучьев, что в дальнейшем используется для выделения границ вертикальных биогеоценотических структур (биогеогоризонтов) и для расчета ряда биометрических характеристик крон и лесного полога.

3. Съемку горизонтальных проекций крон можно проводить либо одновременно с определением местоположений деревьев на пробных площадях, замеряя в разных направлениях радиусы крон в пределах предварительно отбитых квадратов 10×10 или 5×5 *м*, либо точечным методом на основе уже имеющегося плана расположения оснований стволов. В дальнейшем возможно планиметрическое (или с использованием других методов, например, точечного) определение не только суммы проекций крон, но и дифференциация этой суммы на одно-, двух-, трех-, четырехкратное и более перекрытие крон. Пропорционально соотношению суммы проекций крон с разным числом перекрытий, просветов и окон полога в дальнейшем проводится расстановка дождемеров, изучение влагозапасов почвы и снега и некоторые другие работы, связанные с количественным учетом. При отнесении полученных при этих наблюдениях данных к единице площади (1 *га*) в этом случае используется относительное участие площадей просветов, окон и участков с разным числом перекрытий крон.

4. Для представления о характере сложения полога важно определение боковой поверхности и объема крон, а для ряда актинометрических расчетов — определение вертикальной проекции крон по их центральному сечению. Эти определения, видимо, целесообразно проводить на модельных деревьях, которые будут взяты для оценки запаса и годичного прироста фитомассы древостоев. Обычно здесь используются расчетные показатели, но они не отличаются точностью, поскольку кроны деревьев как тела вращения характеризуются сильной изменчивостью и своей формой лишь приближенно отвечают простым стереометрическим моделям. Методические основы изучения поверхности и объема крон древесных пород рассматриваются в ряде работ (Burger, 1939a, b; Badoux, 1939, 1945; Meyer, 1958; Лебединский, 1972), а общие закономерности биометрии крон — Е. Ассманном (Assmann, 1961).

5. Постоянные пробные площади для биогеоценологических исследований отличаются от таксационных пробных площадей. Если исследования планируются на длительное время, то в молодых лесах рядом с пробной площадью в 0,10—0,25 *га* отбирается резервная зона с таким расчетом, чтобы в дальнейшем она вместе с имеющейся пробной площадью составила новую пробную площадь в 0,5—1,0 *га* (рис. 30). На участках собственно пробных площадей в дальнейшем проводятся лишь некоторые работы: перечет деревьев через 3—5 лет (в ряде случаев может быть ежегодным), ежегодный учет отмерших по разным причинам деревьев. Основная же исследовательская работа должна быть сосредоточена в специальных рабочих зонах, расположенных за пределами охранной полосы. Желательно выделять две такие зоны: 1) зону А (в наветренной части по отношению к господствующим ветрам), где проводится цикл наблюдений, не связанных с существенным нарушением природной обстановки (установка дождемеров, опадомеров, метеороло-

тических будок, закладка опытов без выкопки почвенных разрезов и др.); 2) зону Б (в подветренной части участка), где, напротив, изучаются почвы и их свойства, берутся модельные деревья, монолиты, укосы на учетных площадках и т. д., т. е. проводятся работы, в результате которых в той или иной степени нарушается естественное сложение фитоценозов и условия среды. Концентрация работ при биогеоценологических исследованиях за пределами охранной зоны пробных площадей — крайне необходимая мера, так как при большом числе исполнителей проведение этих работ непосредственно на пробных площадях будет сопровождаться нежелательным для биогеоценозов уплотнением почвы,

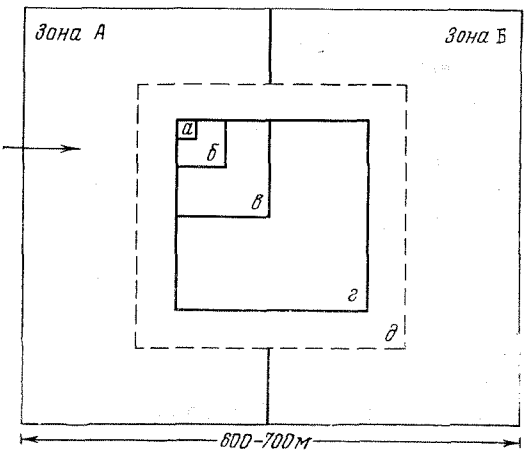


Рис. 30. Схематический план опытного участка в пределах отдельных пробных площадей

Пробные площади в молодняках размером 10×10 *м* (*а*) и размером 25×25 *м* (*б*); *в* — в средневозрастных древостоях размером 50×50 *м* (в случае многолетних наблюдений остальная площадь размером до 100×100 *м* выделяется в резервную зону); *г* — в приспевающих и спелых древостоях, размером 100×100 *м*; *д* — охранная полоса шириной 20 *м*. Стрелкой показано направление господствующих ветров

изменением в составе нижних ярусов растительности и т. д. Если исследования планируется вести на уровне биогеоценозов, а не их структурных частей, то после установления принадлежности выбранных участков к одному естественному возрастному ряду начинаются дальнейшие работы начального этапа изучения лесных биогеоценозов. К ним относятся: подбор конкретных пунктов для метеорологических и гидрологических наблюдений и монтаж соответствующего оборудования; изучение водно-физических и химических свойств почвы, включая оценку валовых запасов и запасов подвижных форм важнейших биогеохимических элементов в корнеобитаемой толще почвы; оценка запасов лесной подстилки, установка опадоуловителей и закладка учетных площадок для учета поступления на почву древесных растительных остатков; установка пластмассовых или стеклянных приемников осадков и стекающих по стволам деревьев растворов для учета поступления на почву органо-минеральных соединений, выщелачиваемых и смываемых с поверхности растений (при этом химизм осадков параллельно должен изучаться и на открытом участке); инвентаризация состава участников биотического обмена веществ (растений, животных, микроорганизмов) с анализом общих особенностей формируемых ими группировок в пространстве и в сезонной динамике; закладка опытов для изучения скорости разложения разных фракций растительных остатков в условиях как близких природным, так и при исключении отдельных групп сапрофагов; получение энергетических оценок для единицы абсолютно сухого веса разных фракций фитомассы, растительных остатков, зоомассы, детрита и других видов органического материала; такие оценки должны быть даны как в расчете на абсолютно сухой вес растительного или животного материала, так и на обеззоленное органическое вещество.

Основной этап. Включает комплекс работ, связанных с получением количественных оценок отдельных сторон биогеоценотического процесса и взаимодействий компонентов биогеоценозов.

Изучение структуры лесных биогеоценозов. Прежде всего сюда относится выделение и анализ горизонтальных (биогеоценотических парцелл) и вертикальных (биогеогоризонтов) структурных частей биогеоценозов. Для познания многолетней динамики лесных биогеоценозов анализ парцеллярного строения важен и в тех случаях, если исследования проводятся на уровне отдельных биогеоценозов. При изучении биогеоценотического процесса на уровне отдельных структурных частей биогеоценозов этот раздел работ осуществляется на предыдущем этапе.

Чтобы получить более четкое представление о разнообразии биогеоценотических парцелл и их границах, о тенденциях изменения отдельных участков парцелл в зонах, контактных с другими парцеллами, и т. д., проводится визуальное обследование всего выдела изучаемого биогеоценоза. Определение же площадей парцелл и их картирование целесообразно проводить только на пробных площадях. Для этих целей более пригоден точечный метод, с использованием большого числа равномерно распределенных по площади точек.

Всевозможные виды учета, связанные с выражением оценок на площадь, в случае структурного анализа проводятся по биогеоценотическим парцеллам, так как для получения результатов с заданной точностью потребуется меньшее число повторностей, чем для получения такой же точности при проведении учета независимо от парцелл. Для трудоемких наблюдений и учета можно объединить участки отдельных парцелл по признакам общности породы-эдификатора и их фитоэлементов; особенно это касается парцелл, занимающих небольшие площади в сложении изучаемых биогеоценозов.

Интегральные для биогеоценозов оценки учета при структурном способе исследований рассчитываются как средневзвешенные значения относительно площади отдельных парцелл. С учетом парцеллярного строения лесов целесообразно проводить многие наблюдения и учет даже в тех случаях, если биогеоценозы изучаются как единое целое. В этом случае распределение заданного числа повторностей (точек наблюдений), т. е. учетных площадок, дождемеров, скважин для определения влажности почвы и т. п., проводится по парцеллам, согласно занимаемым ими площадям в изучаемом биогеоценозе.

Выделение вертикальных биогеоценотических структур — биогеогоризонтов — более трудно, чем выделение парцелл. Это связано с недостаточностью представлений о качественной разнородности отдельных слоев полога фитоценоза (особенно древесного полога) в процессах трансформации, аккумулирования и циркуляции вещества и энергии, а также об особенностях вертикального сложения масс, поверхностей и объемов в вертикальной толще лесного полога. Не зная особенности сложения и функциональной значимости отдельных слоев лесного полога, нельзя представить его геометрическую структуру и построить модель, которая бы удовлетворительно описывала характер и интенсивность обменных процессов в большой и неоднородной по радиальной толще и составу природной системе — лесном биогеоценозе.

Выделение биогеогоризонтов в лесных биогеоценозах должно основываться на анализе вертикально-фракционного сложения запаса и годичного прироста фитомассы, емкости заполнения фитомассой толщи полога, на характере распределения микроклиматических факторов, морфолого-физиологических особенностей фотосинтезирующего аппарата растений эдификаторных синузий, на закономерностях распределения группировок животных в толще полога. Различные аспекты исследований рассматривались в ряде работ (Baumgartner, 1956, 1967; Miller, Rush, 1960; Mitscherlich et al., 1965—1967; Kern, 1966; Nakajima, Tsajita, 1967; Kira et al., 1969; Miller, 1969; Wagoner a. oth., 1969; Корецкая, 1970; Kinerson, Fritschen, 1971; Ochata a. oth., 1971; Tadaki, 1971; Раунер, 1972, и др.), содержащих и описание соответствующих методик.

Такой, базирующийся на использовании целого комплекса признаков принцип выделения биогеогоризонтов требует предварительного проведения широких исследований. Поэтому его целесообразно использовать на конечной стадии работ: для уточнения границ выделенных биогеогоризонтов и характеристики последних. На начальном же этапе работ выделение биогеогоризонтов можно проводить по вертикально-фракционному сложению фитомассы по весу, поверхности и объему (Уткин и др., 1969).

Такой подход к выделению границ биогеогоризонтов оправдывается следующими соображениями: 1) фитомасса как первый трофический уровень системы разнокачественна прежде всего по своему фракционному составу, который у деревьев подчиняется к тому же и закономерному пространственному распределению в вертикальном профиле полога; 2) соотношение количественных показателей ассимилирующих и неассимилирующих фракций фитомассы позволяет судить непосредственно о вкладе отдельных слоев полога в процессы фотосинтеза и дыхания и косвенно об экологических режимах в этих слоях, в первую очередь об освещенности; 3) неоднородность сучьев в кронах деревьев по возрасту и их экологическим режимам должна определять различную интенсивность ослабления и отмирания ветвей, обусловливая тем самым формирование в пределах кроны разных группировок беспозвоночных животных в надземной части радиальной толщи биогеоценозов; 4) если фитомассу разных частей деревьев, формирующих полог, рассматривать как физические тела, характеризующиеся объемами, поверхностями, цветом, шероховатостью, влагоемкостью и т. д., то плотность заполнения отдельных слоев полога разными фракциями фитомассы позволяет судить об их экранирующем влиянии на обменные процессы в нисходящем и восходящем направлениях (на ослабление и трансформацию тепловых и радиационных потоков, на перехватывание осадков и аэрозолей, на выщелачивание осадками органо-минеральных соединений с поверхности фитомассы).

Выделение биогеогоризонтов в этом случае основывается: 1) на анализе вертикального сложения лесного полога, т. е. на выявлении ряда распределения деревьев по высоте, с фиксированием у деревьев разных ступеней толщины высоты, начала кроны и наибольшего поперечника крон, 2) на анализе вертикально-фракционного распределения фитомассы (в абсолютных и относительных единицах) по одометровым секциям модельных деревьев, взятых по особой методике (Уткин, Дылис, 1966). Желательно брать три таких дерева для преобладающей породы (из тонких, средних и толстых ступеней толщины) и по одному дереву из средних ступеней для пород-примесей в случае их заметного участия в составе древостоев. Если примешивающиеся породы малочисленны, то проведение границ биогеогоризонтов можно основывать на анализе только преобладающей породы. Наряду с анализом фракционного состава фитомассы модельных деревьев при проведении границ биогеогоризонтов в качестве дополнительных признаков следует использовать: возраст сучьев и их биометрические показатели, размеры ростовых побегов текущего года (ауксибластов), морфолого-анатомические особенности листвы (для вечнозеленых хвойных пород, кроме того, продолжительность жизни хвои), закономерности распределения генеративных органов в кронах, степень повреждения листвы фитофагами. Границы биогеогоризонтов проводятся по результатам анализа модельных деревьев на схеме-профиле высотного ряда распределения деревьев в древостое. Аналогичен характер анализа фитомассы и при выделении биогеогоризонтов (или биогеоценотических слоев) нижних ярусов лесных биогеоценозов; при этом анализ сложения фитомассы подлеска можно проводить либо с помощью анализа модельных побегов и соответствующих их перечетов на площади, либо при взятии образцов фитомассы в разных

слоях подлеска на специально заложенных лентах. Сложение фитомассы других ярусов растительности анализируют с помощью послойных укосов на учетных площадках и разделения фитомассы по видам растений. Вертикальные биогеоценотические структуры можно анализировать и по биогеоценотическим парцеллам, хотя это сильно увеличит затраты труда и объем работ по изучению структуры лесных биогеоценозов.

ИЗУЧЕНИЕ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

Главнейший процесс любой экосистемы суши — продуцирование органического вещества и аккумулирование солнечной энергии в телах растений-продуцентов при фотосинтезе. Поэтому изучение первичной продуктивности лесов представляет собой первоочередную задачу основного этапа биогеоценологических исследований. Она включает в себя два аспекта: 1) оценку запасов фитомассы, ее годичного прироста, годичного отпада и опада; 2) изучение самого процесса продуцирования, т. е. фотосинтеза и дыхания растений-продуцентов, с целью оценки особенностей фотосинтеза и дыхания с учетом строения фитоценозов, экологических режимов, суточной, сезонной и разногодичной динамики и т. д. Первый аспект проблемы следует считать обязательным для любых биогеоценологических исследований, второй — крайне желательным.

Методика изучения первичной продуктивности лесов в последние годы широко обсуждалась в литературе в связи с Международной биологической программой (Уткин, Дылис, 1966; Молчанов, Смирнов, 1967; Родин и др., 1968; Поздняков и др., 1969; Newbould, 1967, 1970, и др.), но унифицированных методических приемов пока еще не выработано.

Этим целям в наибольшей мере отвечает «метод регрессий» (его называют также «методом Китреджа», «методом Яблокова—Китреджа», «аллометрическим методом»), при котором берутся модельные деревья и на их основе определяются уравнения связи между весом (в *кг*) отдельных фракций фитомассы (древесины и коры стволов, ветвей, листвы и др.) и d^2 или d^2h, где d — диаметр стволов на высоте груди (в *см*), h — высота дерева (в *м*); для молодых растений часто используют значение диаметров на высоте 0,3 *м* ($d_{0,3}$) или у корневой шейки (d_0), для фракций крон — диаметр ствола в начале кроны (d_k). Этот метод не требует предварительных расчетов для взятия моделей. При наложении данных на логарифмическую сетку регрессии выражаются уравнениями прямой; определение коэффициентов в этих уравнениях осуществляется с помощью несложных, но довольно трудоемких расчетов по методу наименьших квадратов. Метод регрессий обеспечивает оценку точности полученных показателей (либо с помощью определения стандартных ошибок коэффициентов корреляции, либо по амплитуде изменчивости относительного коэффициента $k = W/d^2h$, где W — вес разных фракций фитомассы отдельных модельных деревьев, см. Ватковский, 1968), что позволяет рассчитать необходимое число моделей для получения результатов с заданной точностью. Использование относительного коэффициента k значительно упрощает обработку данных как по учету разных фракций фитомассы деревьев, так и по оценке точности этого учета. Располагая значениями стандартных ошибок определения коэффициентов k для разных фракций фитомассы, нетрудно получить оценку точности учета для модельных деревьев в целом по следующей формуле: $m_{общ.} = \sqrt{m_1^2 W_1 + m_2^2 W_2 + \ldots + m_n^2 W_n / W_1 + W_2 + \ldots + W_n}$, где m_i, $m_2 \ldots m_n$ — стандартные ошибки коэффициента k для отдельных фракций фитомассы, число которых n; W_i, $W_2 \ldots W_n$ — суммарные для всех модельных деревьев веса соответствующих фракций.

При ежегодных пересчетах деревьев по диаметру и высоте на постоянных пробных площадях и выделении классов по d^2h взятие серии моделей (в количестве 8—12 шт.) через каждые 5 лет обеспечивает с исполь-

зованием метода регрессий удовлетворительные характеристики разногодичной динамики запаса и годичного прироста фитомассы. Если на примере модельных деревьев первого срока можно будет выявить закономерности изменения биометрических показателей и количественного распределения сучьев в кронах, то в лесах, где взятие большого числа моделей невозможно, разногодичную динамику запаса и прироста фитомассы фракций крон можно оценивать с помощью учетных сучьев из разных частей кроны деревьев разной толщины; вес древесных частей и листвы в этом случае рассчитывается по количеству сучьев (ветвей I порядка) и регрессиям между весом разных фракций фитомассы учетных сучьев и $d_c^2 l$, где d_c — диаметр сучьев у основания (в *см*), l — длина сучьев (в *м*). В молодняках учет числа сучьев и определение их биометрических показателей можно проводить без рубки модельных деревьев. Для деревьев с рыхлым ветвлением крон (клен, береза, осина и др.) перечет крупных, обладающих наибольшей массой сучьев даже в старых древостоях, осуществим с помощью бинокля.

Сравнительная проверка метода регрессий с другими (Ovington a. oth., 1968; Satoo, 1968; Crow, 1971; Madgwick, 1971) показала его наибольшую точность; правда, при этом выявилось также, что и метод средних модельных деревьев в ряде случаев может давать удовлетворительные результаты при определении запасов разных фракций фитомассы в древостоях.

Годичный прирост фитомассы побегов текущего года без листвы (ауксибластов) и листвы при взятии модельных деревьев в первый срок учета определяется непосредственно, годичный прирост ветвей, древесины и коры стволов — расчетно; при этом прирост древесины оценивается как средний периодический за 5 или 10 лет по весу кружков-выпилов из разных частей ствола (или отдельных двух- или одометровых секций ствола моделей) пропорционально приросту по площади сечения за учитываемый период, а коры — по анализу годичных колец или, если последнее невозможно, в среднем за весь период, соответствующий «возрасту» дерева на отдельных высотах ствола, т. е. числу годичных слоев на кружках-выпилах. Средний прирост ветвей можно рассчитать по отношению веса ветвей отдельных одометровых секций кроны к среднему возрасту ствола этих одометровых отрубков, т. е. по среднему значению числа годичных колец на нижнем и верхнем торцах отрубков. Для более точной оценки необходимо брать в разных секциях кроны учетные сучья, расчленить их на разные порядки ветвления (либо на фракции по толщине), измерить длину и возраст последних, а также взвесить их; прирост по весу затем рассчитывается пропорционально приросту по сечению за последние 3 или 5 лет; в обоих случаях получаются несколько заниженные оценки прироста фитомассы ветвей, обусловленные усыханием части тонких ветвей в нижней части кроны за последние годы. Начиная со второго срока учета прирост разных фракций фитомассы древостоев можно определять по коэффициентам $k = W_z/d^2h$, полученным при обработке модельных деревьев первого срока наблюдений. При выделении классов деревьев на пробных площадях по d^2h прирост фитомассы разных фракций рассчитывается по значениям коэффициентов k для этих фракций и «приросту» за соответствующий период по d^2h для сохранившихся деревьев в пределах отдельных классов, которые связаны следующей зависимостью: $W_z = k\Delta d^2h$.

Изучение сезонной динамики годичного прироста фитомассы разных фракций в древостоях методически крайне сложно (Madgwick, 1968), но может иметь большое значение для познания процесса продуцирования органического вещества в связи с изменением погодных условий в течение вегетационного периода. Проведение таких исследований целесообразно, видимо, лишь в тех случаях, если будут поставлены задачи проведения детального анализа сезонной ритмики продуктивности древо-

стоев. В остальных случаях можно использовать расчетные методы, опираясь на литературные сведения об относительной скорости роста разных частей деревьев в течение сезона.

Запас фитомассы корней определяется при раскопках корневых систем модельных деревьев. Поскольку этот запас в основном приходится на толстые (более 0,5 *см* в диаметре) корни, то такой прием дает удовлетворительные результаты. Для тонких корней как в пределах площади питания деревьев, так и в световых окнах следует брать монолиты с отмывкой корней.

В ряде специальных исследований было установлено, что масса корней древостоев составляет от 25 до 35% надземной фитомассы, увеличиваясь в молодняках. Поэтому при изучении биологической продуктивности древостоев запас фитомассы корней нередко определяют расчетным путем.

Сложнее оценивается годичный прирост корней. Здесь также используют расчетный метод, допуская, что соотношение прироста массы надземной и подземной частей древостоев пропорционально соотношению запасов их фитомассы. Однако последнее нуждается в экспериментальном подтверждении, так как полученные материалы для сеянцев, выращиваемых в условиях вегетационных опытов, вряд ли правомерно переносить на естественные условия произрастания более старых деревьев. Метод определения годичного прироста фитомассы корней в траншеях, из которых предварительно выбираются все корни (Молчанов, Смирнов, 1967), также нельзя признать вполне удовлетворительным. Помимо того, что здесь нарушается естественное сложение субстрата в траншеях, неясно, как сказывается травматический эффект корнеобразования при обрезке корней по границам траншей.

В биогеоценологических исследованиях определение массы всех фракций модельных деревьев следует получать непосредственным взвешиванием. Недопустимо оценивать массу стволовой древесины расчетно: по объему и стандартным значениям плотности (объемного веса) древесины.

Запас, годичный прирост фитомассы, опад и отпад растительных остатков следует оценивать не только по массе, но и в единицах энергии, выражаемой в форме тепла (в калориях) или в форме работы (в джоулях, эргах). Соотношение этих единиц следующее: 1 *дж* $=10^7$ *эрг* $=$ $=0{,}236$ *кал*, 1 *кал* $=41{,}86 \cdot 10^6$ *эрг* $=4{,}186$ *дж*. Чаще энергетический потенциал фитомассы выражают в единицах тепла. Так как оценку теплотворной способности отдельных фракций растительного материала дать не всегда возможно, то нередко используют расчетные методы, принимая калорийность 1 *г* сухого вещества растений в 4000 *кал*. Фактически же калорийность растительного материала варьирует не только для разных частей деревьев, но и в зависимости от возраста растений, времени взятия образцов. По сводке Голли (Golley, 1961), средние для 57 видов растений значения калорийности листьев, стеблей, корней и семян равны соответственно 4229, 4267, 4720 и 5065 *кал/г*.

Изучение первичной биологической продуктивности лесных фитоценозов физиологическими методами важно прежде всего для оценки затрат органического вещества на дыхание растений-продуцентов и определение брутто-продукции первого трофического уровня. Изучение фотосинтеза и дыхания в древостоях следует проводить по классам роста деревьев, с учетом вертикального сложения ассимилирующей фитомассы в кронах. В этом случае облегчаются оценки фотосинтеза и дыхания древостоев и можно получать необходимые характеристики для построения геометрической структуры полога как модели в продуцировании органического вещества. Дифференцированное в пределах крон деревьев изучение физиологических процессов, кроме того, важно для обоснования ряда хозяйственных мероприятий (рубки ухода, обрезка нижних

сучьев деревьев), направленных на повышение продуктивности лесов за счет снижения непроизводительных затрат на дыхание нижними биогеогоризонтами фотосинтеза. Важно также сравнить оценки нетто-продукции, полученные методом определения фотосинтеза и непосредственного определения годичного прироста разных фракций фитомассы. Как показали специальные сравнительные исследования (Botkin a. oth., 1970), оценки продуктивности лесных фитоценозов по первому методу оказываются на 10—22% выше. Физиологический метод изучения первичной биологической продуктивности лесов в первую очередь следует использовать для разработки расчетных способов оценки фотосинтеза и годичных затрат органического вещества на дыхание в зависимости от геометрической структуры полога, листовой поверхности, поверхности нефотосинтезирующих органов, продолжительности периода фотосинтеза и главнейших метеорологических показателей вегетационного периода.

Чистый годичный прирост фитомассы во всех фитоценозах меньше значений нетто-продукции, так как многие органы растений опадают по мере старения или в связи с ритмом сезонного развития растений, часть фитомассы отчуждается консументами, ежегодно некоторое количество деревьев в древостоях выпадает в ходе борьбы за существование. Поэтому оценка годичного опада (мелких фракций растительных остатков) и отпада (усыхание деревьев, отдельных сучьев и ветвей в кронах, т. е. лигноостатков) имеет такое же значение, как и оценка запаса и годичного прироста фитомассы.

Методика учета годичного опада хорошо разработана в лесоведении (Родин и др., 1968, и др.). Следует отметить лишь два момента. Во-первых, для учета листового опада и других мелких растительных остатков следует использовать опадомеры площадью 0,5 или 1,0 $м^2$, отделяя внутри квадрат размерами 25×25 *см*; собранный в последних растительный материал в дальнейшем разбирается на фракции, а материал с остальной площади опадомеров взвешивается в целом. Во-вторых, поступление опада следует учитывать в сезонной динамике, при разных сроках учета в отдельные сезоны: в лиственных лесах — дважды в месяц в начале вегетации, ежемесячно летом и три — четыре раза в период листопада, в хвойных лесах — один раз в месяц. Зимой собственно учет можно не проводить, но следует через 1—2 месяца уплотнять снег в опадомерах, покрывая его каждый раз полиэтиленовой пленкой. Взвешивание и разбор по фракциям зимнего опада в этом случае осуществляется после снеготаяния.

Число опадомеров, выставляемых на каждом участке, должно определяться статистическим путем по результатам первого года исследований. При этом определение коэффициента вариации для количества опада следует рассчитывать, исходя из норм опада за год, т. е. независимо от фракционного состава растительных остатков и сезонной динамики их поступления на почву.

Поступление на почву древесных остатков (ветвей, шишек, крупных кусков коры), напротив, следует учитывать на учетных лентах шириной 1 *м* и длиной 5—10 *м*, располагая их в разных частях рабочих зон изучаемого участка. Эти ленты целесообразно разбить на квадратные площадки в 1 $м^2$, которые и будут служить единицами учетной площади. С целью облегчения последующего учета при закладке таких лент все лигноостатки (за исключением сильно разложившихся) следует собрать в отдельных квадратах и взвесить для оценки участия лигноостатков в составе лесной подстилки. Если исключить влияние отдельных ураганов, то поступление лигноостатков на почву не обнаруживает строгой приуроченности к каким-либо сезонам. Поэтому сроки их учета могут быть постоянными: через 1—2 месяца — в теплый период года, весной — за весь зимний период. Необходимая площадь учета для оценки поступления лигноостатков также определяется статистически.

При учете поступления опада древесных частей на почву полного представления о величине отмерших за год в древостоях ветвей и шишек ряда хвойных пород получить невозможно, так как усохшие ветви долго сохраняются в кронах живых деревьев.

Для приближенных оценок размеров годичного отмирания ветвей в кронах живых деревьев можно использовать вертикально-фракционный анализ фитомассы в сочетании с анализом возрастной структуры сучьев в кронах. Допуская, что независимо от возраста дерева сучья одинакового возраста характеризуются близкими биометрическими и морфологическими признаками (длина, толщина у основания, число порядков ветвления) и весом, можно, взвешивая наиболее развитые, без усохших частей, сучья (ветви I порядка ветвления), выразить графически и математически зависимость между их весом и возрастом. При анализе фитомассы крон модельных деревьев по одометровым секциям проводится учет числа и возраста сучьев по секциям и фиксируется минимальный возраст, с которого начинается отмирание части ветвей. Взвешивая выборочно отдельные сучья из разных частей кроны и сопоставляя полученные веса со стандартной кривой изменения веса здоровых сучьев разного возраста, можно ориентировочно оценить среднюю величину отмирания ветвей за год в разных одометровых секциях кроны.

Отпад стволов и ветвей отмерших деревьев рассчитывается по уравнениям регрессий для ствола и ветвей и материалам ежегодных перечетов деревьев на пробной площади.

Поскольку максимум годичного отпада корней приходится на толстые корни (диаметром 0,5 *мм*), то годичный отпад их рассчитывается по отпаду стволов и запасу корней, свойственных деревьям разной толщины. Труднее оценить годичный отпад корней в циркуляции элементов питания в биогеоценозах, поскольку отмирание быстро разлагающихся тонких корней начинается за несколько лет до полного отмирания дерева.

Кроме того, в условиях недостаточной аэрации в отдельные годы может отмирать значительное количество тонких корней, не сопровождаясь гибелью деревьев. Хотя сосущие и тонкие проводящие корни у таких деревьев и восстанавливаются в последующие 1—2 года, возврат элементов питания в результате отмирания таких корней не находит количественного выражения при существующих методах учета.

Главной целью изучения первичной биологической продуктивности лесных фитоценозов является определение нетто-продуктивности системы за конкретный период наблюдений, желательней всего — за год. Нетто-продуктивность включает: изменение запаса фитомассы (или чистый годичный прирост фитомассы), опад и отпад частей растений (или переход органического вещества растений из фитомассы в детрит), потребление фитомассы гетеротрофными организмами, изъятие фитомассы из системы человеком при проведении рубок ухода в лесах, при заготовке некоторых видов недревесного растительного сырья (плоды, семена, живица при подсочке и т. д.).

Расчет нетто-продуктивности лучше всего проводить по непосредственным определениям за годичный период прироста фитомассы, опада и отпада, потребления фитомассы гетеротрофами. Запасы лесной подстилки следует определять дифференцированно, в зависимости от фракционного состава растительных остатков.

Имеющийся на пробной площади валеж (упавшие на почву деревья) можно учесть сплошь. Замерив их толщину и длину и взяв из разных частей образцы-выпилы для взвешивания, можно рассчитать запас органического вещества валежа через объем образцов. Во избежание особо точных обмеров образцов, что представляет большие трудности для сильно пораженного гнилями валежа, размеры образцов должны быть довольно большими — длиной 10—15 *см*.

Более мелкие фракции лигноостатков учитываются, как уже отмечалось, при подготовке учетных площадок для определения веса годичного отпада лигноостатков. Важно иметь представление о составе этих остатков, в первую очередь ветвей по группам толщины. Для этого на 20% учетной площади (в каждом пятом однометровом квадрате в пределах учетных лент) собранные лигноостатки следует дифференцировать на фракции и определять их среднее соотношение в составе подстилки. В соответствии с этим фракционным соотношением из собранных на площадках ветвей, шишек, коры готовятся образцы для изучения в естественных условиях скорости разложения растительных остатков по изменению веса, содержания энергии и химических элементов. Количество выкладываемых на разные сроки образцов лигноостатков, особым образом маркированных, следует определять, исходя из числа принятых повторностей и числа сроков наблюдений за разложением остатков. Мелкие лигноостатки следует помещать на (и под) подстилку в крупноячеистых капроновых сетках, крупные лигноостатки можно выкладывать без сеток.

Оценку запасов мелких фракций лесных подстилок следует проводить с помощью металлических шаблонов с заостренным нижним краем и учетной площадью в 250—500 *см*^{2}. Необходимое число повторностей таких образцов определяется статистически. Встречающиеся в таких образцах лигноостатки удаляются. Разборку лесных подстилок на фракции достаточно провести на 10—20% учетной площади, т. е. для каждого десятого или пятого образца. Поскольку при сборе образцов подстилки со всей толщины ее слоя трудно добиться отделения фракций растительных остатков от приставших к ним минеральных частиц, то запасы подстилок целесообразнее выражать на обеззоленное органическое вещество или не брать самый нижний слой подстилки, относя его к перегнойному горизонту почвы.

Для познания скорости разложения мелких фракций растительных остатков из лесных подстилок следует закладывать образцы со средним фракционным составом этих остатков в капроновые сетки. Важно использовать сетки с разными размерами ячей, начиная от самых мелких, что позволит оценить деятельность по разложению подстилки отдельных групп сапрофагов, различающихся своими размерами.

ИЗУЧЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ ПРОДУКТИВНОСТИ

К самым, пожалуй, трудоемким разделам биогеоценологических исследований в лесах относится количественная оценка вторичной биологической продуктивности. Этот раздел исследований включает: 1) изучение процесса продуцирования зоомассы и фитомассы гетеротрофных организмов и оценку «вклада» разных групп консументов и редуцентов в отчуждение фитомассы из годичного прироста и в деструкции и минерализации растительных остатков; 2) анализ на материально-энергетической основе взаимодействий хищников и жертв.

Хотя программно-методические вопросы исследований по вторичной биологической продуктивности разработаны обстоятельно (Petrusewicz, Macfadyen, 1970), использование их на всех уровнях цепей питания в живом и детритном трофических потоках, с охватом всех без исключений популяций организмов лесных биогеоценозов — дело исключительной трудоемкости и сложности. Трудности таких исследований связаны прежде всего с тем, что многие группы животных и растений-гетеротрофов изучаются узкими специалистами, нередко только с позиций систематики, без раскрытия их роли в разных биогеоценозах. Поэтому полный комплекс исследований цепей питания одновременно в живом и детритном пищевых потоках ни в одном из лесных биогеоценозов осуществить пока что не удалось. Нет даже исчерпывающих сведений о составе гете-

ротрофных организмов и особенностях формирования ими группировок в пространстве и времени для конкретных участков лесных биогеоценозов.

Все это дает основание полагать, что в максимально возможном объеме цикл работ по вторичной биологической продуктивности лесных биогеоценозов имеет смысл проводить лишь на ведущих биогеоценологических станциях и стационарах; но и здесь на начальном этапе исследований во главу угла нужно поставить апробацию существующих и разработку новых количественных методов учета и оценок. Оптимальным объемом этих исследований следует считать получение конечных количественных показателей обмена вещества и энергии, изучение динамики численности популяций массовых видов животных в живом и детритном пищевых потоках. В ряде случаев для живого пищевого потока можно вообще ограничиваться определением величины отчуждения фитомассы (относя к фитомассе и опавшие на почву семена) и энергии консументами. Затем на основе этих показателей, с привлечением определений (по типам повреждений) ведущих групп фитофагов и некоторых осредненных показателей по эффективности использования ими корма, рассчитать приближенную величину продуцирования зоомассы и затрат на дыхание. Для анализа потребления зоомассы, видимо, целесообразно сосредоточить внимание на массовых группах хищников и жертв.

Для биогеоценологических целей потребление корма консументами рационально учитывать по группам организмов, питающихся фитомассой одних и тех же фракций, т. е. листвой, семенами и плодами, почками, лубом и древесиной ветвей, лубом и древесиной стволов, лубом и древесиной корней.

Методика учета отчуждения разных фракций фитомассы животными сравнительно удовлетворительно разработана для позвоночных животных (Данилов, 1941, 1944; Динесман, 1961, и др.), сравнительно слабо для беспозвоночных животных и очень слабо для грибов. Анализируя на повреждение выборки образцов листвы из разных частей кроны модельных деревьев, можно приближенно оценить отчуждение консументами ассимилирующей массы по весу и поверхности листвы, съеденной фитофагами, и интенсивности фотосинтеза; можно также рассчитать потенциальные потери прироста органического вещества за счет консументов. Для хвойных пород с этой целью нужно использовать выборки охвоенных побегов, подсчитывая на них число объеденных хвоинок и рассчитывая затем их массу и поверхность. При массовом размножении хвое- и листогрызущих насекомых, целесообразно учитывать сохранившуюся листву; размеры объедания определяются затем по разности массы листвы здоровых и поврежденных насекомыми деревьев с использованием уравнений регрессий для массы листвы в зависимости от d^2h или коэффициента k для листвы, определенных для модельных деревьев.

Изучение взаимодействия фитофагов и растений в живом трофическом потоке не должно ограничиваться оценкой потребления корма консументами и определением темпов продуцирования зоомассы. Важно также охарактеризовать трансформацию органического вещества, циркуляцию химических элементов и перенос энергии в связи с этими воздействиями. Для этого необходим учет поступления на почву трупов животных несъеденных остатков корма (огрызков) и экскрементов.

Влияние фитофагов на лесную растительность приводит к изменению сквозистости полога, что, в свою очередь, отражается на режимах света, тепла и влаги в сообществах. Изменение фитосреды, обусловленное деятельностью животных, должно также быть объектом изучения при биогеоценологических исследованиях.

В проблеме вторичной биологической продуктивности лесов относительно менее трудоемким разделом представляется получение интег-

ральных оценок деятельности животных и других организмов, участвующих в разложении растительных остатков лесной подстилки и гумуса. Эти оценки получаются двумя путями. Во-первых, по определению количества CO_2, выделяемого в сезонном цикле с поверхности почвы; последующими расчетами оценивается количество органического вещества, подвергшегося разложению, и освобождаемой при этом энергии; для точных оценок следует учесть отдельно и исключить количество CO_2, выделившееся при дыхании корней растений и почвенных животных. Во-вторых, на основе экспериментов по непосредственному разложению растительных остатков, определяемому по изменению веса и содержанию энергии в образцах, закладываемых в капроновые сетки. Этот путь более предпочтителен, поскольку анализ в сезонной динамике образцов позволяет оценить и скорость освобождения элементов питания при минерализации и выщелачивании растительных остатков.

Использование в лабораторных условиях отдельных видов животных для разложения растительных остатков важно для определения потенциальных возможностей деятельности этих видов в процессах минерализации. Однако перенесение полученных в лаборатории результатов на естественные условия вряд ли возможно, поскольку активность одних видов деструкторов тесно связана с активностью других видов.

Наибольшей скоростью минерализации в лесах отличаются мелкие растительные остатки, состоящие в значительной мере из клетчатки. Им и следует уделить наибольшее внимание при изучении процессов трансформации вещества, переносе и освобождении энергии в детритном пищевом потоке. Оптимальным вариантом таких исследований следует считать получение интегральных показателей (по массе, энергии, содержанию химических элементов) разложения мелких растительных остатков в сочетании с опытами по минерализации остатков под воздействием отдельных групп организмов-деструкторов.

Разложение фракций отпада, т. е. древесных, сильно лигнизированных остатков, характеризуется, в отличие от разложения опада, своей специфичностью, обусловленной последовательной сменой группировок сапрофитных насекомых-ксилофагов и дереворазрушающих грибов. Прохождение отдельных стадий формирования группировок беспозвоночных и грибов, видимо, совпадает во времени (Мамаев, 1960, 1961; Частухин, Николаевская, 1969, и др.). Поэтому количественную оценку разложения валежа и других лигноостатков разных древесных пород и разной толщины целесообразнее всего, очевидно, увязывать со стадиями группировок беспозвочных животных, состав которых определяется легче, чем состав других организмов-деструкторов. Потери в весе валежа и прочих крупных лигноостатков оцениваются через объем, для чего необходимо знать значения плотности древесины на разных стадиях разложения, выделяемых по группировкам беспозвоночных и грибов. Для мелких лигноостатков (ветви, шишки и т. д.) скорость разложения можно оценивать по изменению веса образцов, выкладываемых на пробных площадях. Важно, чтобы образцы таких лигноостатков в отношении количества, распределения по толщине и т. д. пропорционально соответствовали данным учета лигноостатков при определении запасов отпада в слое лесной подстилки. Эти наблюдения в ряде случаев желательно дополнить изучением в лабораторных условиях скорости разрушения древесины отдельных пород под воздействием разных видов грибов — возбудителей гнили. Более трудным представляется изучение потери в весе и величины выщелачивания элементов питания у сухостойных деревьев. Ориентировочные оценки здесь можно получить, сравнивая плотность и химический состав древесины сухостойных стволов с аналогичными показателями для здоровых деревьев.

Анализ вторичной биологической продуктивности в лесах сводится к изучению потоков органического вещества и заключенной в нем энергии, осуществляемых животными-консументами и растениями-гетеротрофами. Схема таких потоков для консументов обстоятельно разработана К. Петрусевичем (1967).

Согласно схеме Петрусевича, отчуждаемая с каждого предыдущего трофического уровня пища (оценивается и в единицах массы абсолютно сухого вещества, и в единицах энергии) потребляется не полностью. Часть пищи (недоеденные остатки; убитые, но не съеденные животные; опавшие на почву отрызки листьев или хвои и т. д.) в дальнейшем не используется. Поглощенная пища частично ассимилируется организмами, а неассимилированная часть отбраковывается и выносится с экскрементами и жидкими выделениями. Величина ассимилированной пищи (и заключенной в ней энергии) принципиально соответствует брутто-продукции уровня продуцентов, т. е. величине полного фотосинтеза, или истинного. Усвоенная, или ассимилированная пища на трофических уровнях консументов частично расходуется организмами на дыхание, а остаток представляет собой величину вторичной биологической продукции, представленной продукцией, обусловленной ростом (по массе) самих животных, и продукцией, обусловленной размножением. В терминах биологической продуктивности, разработанной для продуцентов, продукция консументов адекватна нетто-продукции растений. Прирост зоомассы консументов рассчитывается по разности между продукцией и отпадом, обусловленным гибелью животных. Например, у насекомых с однолетней генерацией прирост зоомассы в годичном цикле будет соответствовать продукции, обусловленной размножением, т. е. биомассе яйцекладок.

Как и в отношении продукции на уровне продуцентов, оценка вторичной биологической продуктивности предусматривает оценку запаса зоомассы (биомассы, «урожая на корню») изучаемых популяций животных на начало и конец наблюдений. Прирост зоомассы за период наблюдений определяется по разности запасов зоомассы (в единицах массы и энергии) в эти два срока и дополнительного вычитания отпада (в данном случае гибели части особей популяции), выраженного в тех же единицах.

В предложенную Петрусевичем схему потоков вещества и энергии консументов следует на уровне ассимилированной пищи ввести дополнительную статью отпада части зоомассы, обусловленную линьками животных и не связанную с их гибелью. Величина этого отпада в первую очередь должна учитываться при изучении в лесах биологической продуктивности популяций насекомых.

Первичная и вторичная биологическая продуктивность определяют ресурс связанной углекислоты в биогеоценозах, причем этот ресурс представлен в виде живого вещества (биомассы) и мертвых органических остатков (детрита), которые вместе выражают запас органического вещества в системе. Биомасса подразделяется на фитомассу, зоомассу и микробомассу; выделение последней оправдывается необходимостью исследований биохимической роли микроорганизмов в биогеоценозах и общим методическим подходом при изучении функционально различных групп микроскопических организмов. Детрит объединяет производные от фитомассы, зоомассы и микробомассы образования (отмершие органы растений, трупы животных и растений, экскременты животных, не полностью съеденный корм и т. д.), продолжительность существования отдельных фракций которых в биогеоценозах обусловлена химическим составом, степенью дисперсности (по отношению поверхности органических остатков к их объему), временем поступления в деструкцию, положением в вертикальной толще биогеоценоза. Фитомасса образуется как автотрофами (хлорофиллоносные растения),

так и гетеротрофами (цветковые растения-паразиты; плодовые тела и мицелий грибов в тканях живых растений, на отмерших деревьях и их органах, на опавших на почву остатках), зоомаса — исключительно гетеротрофными организмами; в составе микробомассы главенствующее положение имеют гетеротрофы (микробы, актиномицеты, грибы, простейшие), но определенную роль играют и продуценты (водоросли, хемосинтезирующие бактерии).

Принципиальные различия в трансформации органического вещества биомассы и детрита обусловливают выделение двух самостоятельных пищевых потоков: живого и детритного. Первый из них рассматривается как кормовой точнее, энергетический ресурс, представленный в виде биомассы, второй — в виде отмерших органических остатков. Для первого потока необходима дифференциация на два слоя: 1) фитомассу-ресурс, подразделяемую на а) фитомассу растений-автотрофов и б) фитомассу растений-гетеротрофов, 2) зоомассу-ресурс, подразделяемую на а) зоомассу фитофагов, б) зоомассу сапрофагов, в) зоомассу хищников.

Для живого пищевого потока трансформация органического вещества происходит в следующих направлениях: 1) отмирание части фитомассы (или зоомассы) с переходом в детритный пищевой поток; 2) использование продуцируемого вещества на энергетическое обеспечение процессов жизнедеятельности самих организмов, или затраты на дыхание; 3) потребление части ресурсов в пищевых цепях: фитофагами — для фитомассы, хищниками — для зоомассы, 4) обособление некоторой доли биомассы («репродуктивной биомассы») во временную, изолированно от родительских форм аккумуляцию: фитомасса — в виде семян, спор, бульбочек растений, зоомасса — в виде яйцекладок неживородящих форм животных. В детритном пищевом потоке трансформация органического вещества обусловлена по существу единственным однонаправленным процессом — деструкцией и минерализацией, осуществляемыми организмами. Значение воды в выщелачивании органического вещества детрита касается лишь отдельных химических элементов, причем этот процесс маломасштабен и не сопровождается деструкцией отдельных фракций детрита. В сильно заболоченных лесах, где деятельность аэробных форм редуцентов и деструкторов ослаблена, процессы гумификации растительных остатков превалируют над процессами минерализации.

Фитомасса, зоомасса и микробомасса (как и производные от них образования) характерны для всей вертикальной толщи лесных биогеоценозов, хотя по общим запасам и представлены в разных частях толщи неодинаково. Например, надземная часть толщи отличается максимальным аккумулированием фитомассы продуцентов и связанных с ней трофически фитофагов; тонкая, соответствующая мощности слоя лесной подстилки толща надземного аккумулирования детрита по составу органического вещества выделяется скоплением растительных остатков, зоомассы сапрофагов, фитомассы растений-гетеротрофов и микробомассы; в составе органического вещества почвенной толщи наибольшее значение имеют фитомасса продуцентов (подземные органы растений), сильно разложившиеся или гумифицированные растительные остатки (в заболоченных лесах последние выходят на первое место), микроорганизмы и животные-сапрофаги (дождевые черви и др.).

Приведенная выше систематизация состава органического вещества в лесных биогеоценозах может быть положена в основу при разработке программ по количественной оценке обмена органическим веществом между пищевыми потоками и внутри обоих потоков. Но эта систематизация органического вещества нуждается в дальнейшей детализации функциональных экологических групп организмов, базирующейся на анализе конкретных цепей питания в изучаемых биогеоценозах. Поэтому

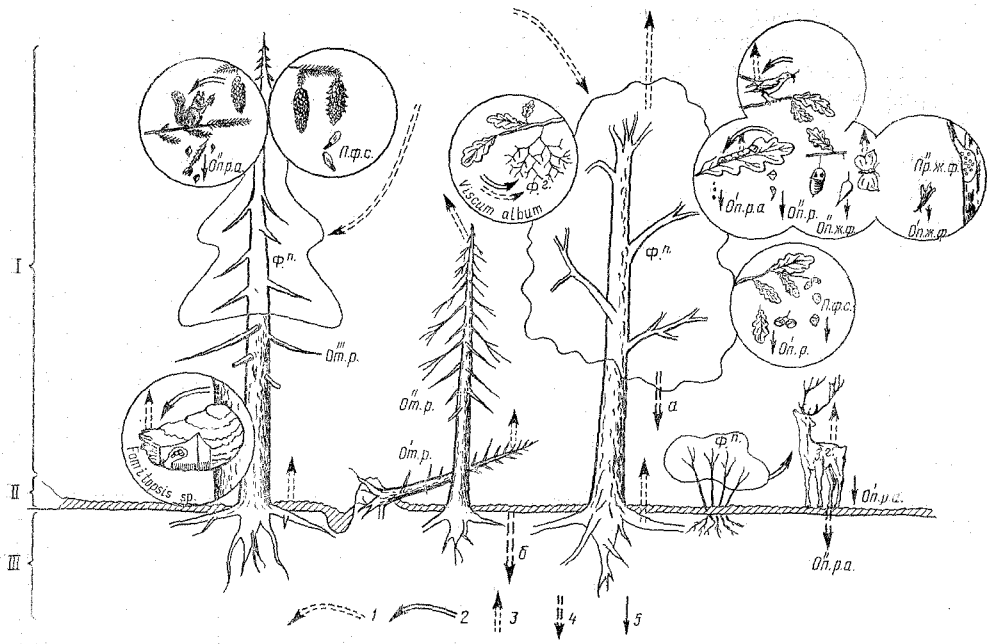


Рис. 31. Схема трансформации и обмена углерода в лесном биогеоценозе

I, II, III — слои надземной, наземной и почвенной аккумуляции; *1* — ассимиляция углерода в газообразной фазе зелеными растениями; *2* — ассимиляция углерода в твердой и жидкой фазах гетеротрофными организмами; *3* — освобождение углерода при дыхании организмов; *4* — вынос углерода в жидкой фазе: *а* — при выщелачивании осадками из фитомассы и растительных остатков; *б* — с почвенными растворами; *5* — перемещение углерода в твердой фазе в пределах отдельных слоев аккумуляции органического вещества. Остальные обозначения см. в тексте

специфику обмена органического вещества и CO_2 в лесах пока что можно представить лишь в виде грубой схемы (рис. 31).

Систематизация состава биомассы и производных от нее образований — основа для количественного выражения взаимодействий между функционально различными группами организмов в живом и детритном пищевых потоках, выражаемых соответствующими балансами органического вещества в естественном (т. е. со свойственным разным группам организмов и детриту химическим составом) и в редуцированном (т. е. за вычетом золы) состояниях. Чем детальнее рассматривается состав органического вещества, тем информативнее получается представление о взаимодействиях биотических компонентов лесных биогеоценозов и тем развернутее должны быть балансовые уравнения.

По отношению к уровню продуцентов баланс органического вещества в живом пищевом потоке в общем виде можно выразить следующим уравнением:

$$\Phi_1^{\text{п}} = \Phi_0^{\text{п}} - От.\,р. - Оп.\,р. - К,$$

где $\Phi_1^{\text{п}}$ и $\Phi_0^{\text{п}}$ — соответственно запас фитомассы (трофического уровня, яруса фитоценоза или отдельной популяции растений) в конце и в начале периода исследований; *От. р.*— отпад, т. е. гибель отдельных особей растений; *Оп. р.*— опад отдельных органов растений, связанный с сезонной ритмикой роста и развития, воздействием факторов внешней среды (ветер, град), механическими конкурентными взаимодействиями древесных растений (охлестывание ветвей в кронах) и др.; *К* — отчуждение фитомассы консументами, или консумпция: а) животными-фитофагами и б) гетеротрофными растениями. Для годичного цикла $\Phi_1^{\text{п}} - \Phi_0^{\text{п}} = П'_{\text{ф}}$, где $П'_{\text{ф}}$ — общий годичный прирост, или нетто-продук-

ция; соответственно $Ф_1^п - Ф_0^п - От.\ р. - Оп.\ р.\ К = П''.ф.$, где $П''.ф.$ — действительный, или чистый годичный прирост фитомассы.

Если на стационарах не разрабатываются вопросы вторичной биологической продуктивности, то оценка отдельных статей баланса органического вещества может ограничиваться приведенным уравнением, причем отчуждение фитомассы консументами рассчитывается каким-либо одним из приближенных методов: 1) по определению повреждений разных фракций фитомассы в отдельных выборках, 2) по экскрементам.

Иначе обстоит дело в тех случаях, когда исследования первичной и вторичной биологической продуктивности взаимосвязаны. Здесь все статьи баланса нуждаются в детализации. Например, $Ф_1^п$, $П.'\ ф.$ и $П.''\ ф.$ следует дифференцировать на длительно (два года и дольше) аккумулируемую фитомассу и фитомассу семян, т. е. $Ф_1^п = Ф^п\ акк. + Ф.\ с.$; $П.'\ ф. = П.'\ ф.\ акк. + П.\ ф.\ с.$; $П.''\ ф. = П.''\ ф.\ акк. + П.''\ ф.\ с.$; соответственно $От.\ р.$ — на поступившие на почву лигноостатки ($От.'\ р.$) на лигноостатки, временно аккумулируемые в воздушной среде в виде сухостойных деревьев ($От.''\ р.$), то же, но аккумулируемые в кронах живых деревьев ($От.'''\ р.$).

Дифференциация опада связана с необходимостью учета поступления трупов, остатков пищи и продуктов выделения гетеротрофных организмов. Консумпция, в свою очередь, нуждается в дифференциации на консумпцию животных и фитофагов ($К.\ ж.\ ф.$) и растений-гетеротрофов ($К.\ р.\ г.$).

Пользуясь схемой Петрусевича, не съеденную, но отчуждаемую от растений фитофагами пищу в общем потоке органического вещества в лесных биогеоценозах можно рассматривать как особый вид растительного опада ($Оп.''\ р.$), в отличие от опада, обусловленного другими причинами ($Оп.'\ р.$). Равным образом фракциями опада будут поступающие в детритный пищевой поток продукты выделения животных-фитофагов при усвоении съеденной пищи. Эти фракции следует выделить в особую группу — опада в виде отходов ассимилируемой растительной пищи ($Оп.\ р.\ а$), которая представлена твердыми фракциями — экскрементами ($Оп.'\ ар.\ а.$) и жидкой фракцией — мочой ($Оп.''\ р.\ а.$). Другая группа фракций опада в системе растительность — животные-фитофаги — почва будет представлена опадом остатков животных-фитофагов ($Оп.ж.ф.$): трупов ($Оп.'\ ж.\ ф.$) и покровов, сбрасываемых членистоногими при линьках и метаморфозах ($Оп.''\ ж.\ ф.$); в отношении некоторых групп растительноядных млекопитающих (олени) также следует учитывать $Оп.''\ ж.\ ф.$ Поскольку $Оп.\ р.$, $Оп.\ р.\ а.$ и $Оп.ж.ф.$ представлены органическими соединениями разного биохимического состава и калорийности, а процессы их минерализации осуществляются специализированными группами редуцентов, то такая детализация поступающего в детритный поток органического вещества представляется необходимым условием для анализа процессов обмена органического вещества в лесных биогеоценозах.

Хотя фитомасса на уровне трофического уровня продуцентов может рассматриваться как нетто-продукция, т. е. без учета затрат на дыхание самих зеленых растений, лежащий в основе любых балансовых уравнений закон сохранения вещества требует учета затрат на дыхание фитофагов ($Дх.\ ж.\ ф.$) при анализе обмена органического вещества в системе растительность — животные-фитофаги — почва. Поскольку $К.\ ж.\ ф. - Оп.''р. + Асс. + Оп.\ р.\ а.$ (здесь $Асс.$ — ассимилированная фитофагами растительная пища), то $Асс = Дх.\ ж.\ ф. + Оп.''\ ж.\ ф. + Пр.\ ж.\ ф.$, где $Пр.ж.ф.$ выражает общую продукцию фитофагов, подразделяемую на две статьи: $Пр.'\ ж.\ ф.$ и $Пр.''\ ж.\ ф.$, которые соответственно характеризуют продукцию роста животных и продукцию размножения. Отсюда выраженный в единицах веса годичный прирост, или чистая продуктивность зоомассы, на втором трофическом уровне будет выражаться в жи-

вом трофическом потоке следующим уравнением: $\Delta Зм. = Пр.\ ж.\ ф.\ (Пр.'\ ж.\ ф. + Пр.''\ ж.\ ф.) - Оп.\ ж.\ ф.$, т. е. разностью между общей продуктивностью фитофагов и отмиранием особей на различных стадиях их развития. При изучении одногодичных генераций фитофагов важно оценить на начало и конец исследуемого периода $Пр.''\ ж.\ ф.$ и учесть в течение этого периода $Пр.'\ ж.\ ф.$, корректируя ее суммарной оценкой $Оп.'\ ж.\ ф.$ Для фитофагов с многолетней генерацией необходимы оценки запасов зоомассы на начало и конец периода наблюдений, т. е. так же, как и в отношении годичного прироста фитомассы продуцентов.

И на уровне продуцентов, и на уровне консументов, представленных животными-фитофагами, должны быть случаи, когда $Пр.''\ ф. < От.\ р. + Оп.\ р. + К$ или $Пр.\ ж.\ ф. < Оп.'\ ж.\ ф. + Дх.\ ж.\ ф.$, т. е. величины чистого годичного прироста фитомассы фотосинтезирующих растений и зоомассы животных-фитофагов будут с отрицательным знаком. В условиях леса, где доминирующим видам продуцентов свойствен аккумулятивный тип обмена органического вещества, этот случай, если он не связан с катастрофическими явлениями, приведет к падению годичного прироста древостоев ниже нормы; при сочетании таких падений прироста в течение нескольких лет подряд произойдет сукцессия эдификаторных синузий.

Нужно заметить, что случаи отрицательных значений годичного прироста фитомассы или зоомассы возможны лишь для отдельных популяций, но не для абстрактных трофических уровней в целом. Поэтому у животных-фитофагов с многолетними генерациями в таких случаях будет понижаться валовой запас зоомассы, или живой вес, а у популяций животных с одногодичной генерацией произойдет сукцессия и их экологические ниши будут захвачены другими популяциями фитофагов.

При развернутом анализе обмена органического вещества в лесных биогеоценозах должна оцениваться и консумпция растений-гетеротрофов. Величину отчуждения фитомассы растениями-гетеротрофами можно оценивать по следующему уравнению, сходному с уравнением для продуцентов: $К.\ р.\ г. = Пр.\ р.\ г. + Дх.\ р.\ г. + Оп.\ р.\ г. + К.\ ж.\ ф.$; поскольку величина отчуждения фитомассы растений гетеротрофов фитофагами ($К.\ ж.\ ф.$) вряд ли может быть значительной, то ею можно пренебречь. Продукцию растений-гетеротрофов, среди которых в лесах умеренной зоны наибольшую роль играют грибы, следует учитывать раздельно для мицелия и плодовых тел.

Динамика органического вещества (вернее, перенос энергии) должна быть прослежена по всем трофическим уровням. Отчуждаемая с уровня продуцентов фитомасса в конечном итоге служит энергетическим потенциалом хищников первого и других порядков, их паразитов, а также фитофагов, питающихся тканями гетеротрофных растений, их хищников и паразитов. Принципиальная схема балансовых уравнений для этих трофических уровней не отличается от схемы, рассмотренной на примере животных-фитофагов.

Изучение динамики органического вещества в детритном пищевом потоке предусматривает оценку поступления растительных остатков, трупов животных, их выделений, а также отчуждение вещества животными-сапрофагами и гетеротрофными растениями. Принципиально схема балансовых исследований обмена органического вещества в детритном потоке почти аналогична схеме обмена в живом потоке, за исключением отсутствия статей опада и отпада.

В общей форме потребление органического вещества в детритном потоке можно выразить (в единицах массы или энергии) следующим уравнением:

$$Птр = Дх + Б + Выд + К + Г,$$

где $Птр$ — суммарное потребление детрита, или отчуждение органиче-

ского вещества в детритном пищевом потоке организмами деструкторами и редуцентами; *Дх* — суммарные затраты на дыхание тех же организмов; *Б* — суммарное за исследуемый период накопление биомассы тех же организмов (с учетом отпада биомассы за тот же период); *Выд* — суммарная величина выделений животных-деструкторов как трансформирующее звено в детритном потоке; *К* — суммарная консумпция организмов, разрушающих детрит (беспозвоночных животных, грибов, микробов и др.), животными-хищниками и паразитическими формами грибов; *Г* — гумус как остаточный продукт при разложении детрита.

Даже итоговые величины приведенных статей баланса годичного разложения органического вещества в детритном потоке трудно поддаются определениям. Это связано с тем, что к выделению CO_2 при дыхании деструкторов прибавляется поступление CO_2 от дыхания корней, а выделения животных быстро минерализуются другими группами организмов; кроме того, зоомасса деструкторов в лесах обычно представлена организмами с разной продолжительностью генераций, что требует организации специального дифференцированного учета.

Еще большие трудности возникают при оценке «вклада» разных форм деструкторов и редуцентов в процесс минерализации детрита, поскольку для такого анализа необходимо выявление очень сложных и многочисленных цепей питания. Некоторые количественные характеристики можно получить здесь при изучении лабораторных популяций деструкторов, но эти показатели не могут достоверно отражать направление и интенсивность процесса разложения в естественных условиях.

Поэтому представляется, что оптимальным вариантом исследований может быть оценка в естественных условиях потерь веса органического вещества в детритном пищевом потоке, определение освобождаемой при этом величины CO_2 и общих, оцениваемых в динамике запасов зоомассы и (по возможности) микробомассы организмов-деструкторов, их хищников и паразитов.

При изучении динамики всего накопленного продуцентами в процессе фотосинтеза органического вещества следует оценивать не только размеры консумпции, отпад и опад, затраты зеленых растений на дыхание, но и поступление в опад летучих соединений фитомассы и вымелачиваемых с осадками органо-минеральных соединений, а также потенциальные, обусловленные консумпцией потери фотосинтеза. В этом случае балансовые уравнения органического вещества в живом трофическом потоке еще больше усложняются (Уткин, 1967).

Помимо динамики органического вещества по трофическим уровням системы, целесообразно в лесных биогеоценозах оценивать динамику CO_2, участвующего в газообмене. Модель обмена CO_2 для лесной экосистемы разработана А. Баумгартнером (Baumgartner, 1969); она сводится к учету годичного прироста углерода или CO_2 в объеме пространства, занимаемого слоем древесной растительности. В общей форме эта модель, базирующаяся на изучении вертикального и горизонтального изменения главнейших метеорологических показателей и концентрации CO_2 в воздухе, сводится к учету следующих статей балансового уравнения:

$$\Delta C = C_a - C_r + C_s + C_h,$$

где ΔC — увеличение количества углерода в лесной экосистеме за исследуемый период; C_a — поток углекислоты, ассимилированной при фотосинтезе; C_r — поток углекислоты как продукта процесса дыхания растений; C_s — поток углекислоты с поверхности почвы в надземную толщу древостоя; C_h — адвективный перенос CO_2 в горизонтальном направлении (при гомогенности слоя растительности допускается, что $C_h = 0$).

ИЗУЧЕНИЕ ЦИРКУЛЯЦИИ АЗОТА И ЗОЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ

Аккумулирование, трансформация и разложение органического вещества в биогеоценозах характеризуют собой не только обмен углерода и перенос энергии, но и циркуляцию азота и зольных элементов, так как участие большинства биогеохимических элементов в обменных процессах теснейшим образом связано и наиболее ярко проявляется в сочетании с обменом углерода в форме органического вещества.

Программно-методические вопросы циркуляции азота и зольных элементов в лесных биогеоценозах широко обсуждались в литературе (Мина, 1955; Ремезов и др., 1962; Родин и др., 1968; Duvigneaud, Denaeyer-DeSmit, 1970, и др.). Для многих лесных биогеоценозов получены количественные показатели обмена важнейших макроэлементов, но преимущественно в связи с многолетним аккумулированием фитомассы, выносом с ее годичным приростом, возвратом на почву с опадом и аккумулированием в лесной подстилке и гумусе. Гораздо меньше количественных данных по привносу биогеохимических элементов в леса с осадками и аэрозолями, за счет выветривания горных пород, по выносу за границы биогеоценозов со стоком при инфильтрации и инфлюкции влаги в глубокие слои почвогрунтов, а также в связи с воздействием лесных пожаров (в первую очередь для потерь азота в системах), вследствие разного рода хозяйственных мероприятий, при которых из леса изымаются отдельные виды продукции растительного и животного происхождения.

Циркуляция химических элементов в лесных биогеоценозах — явление очень сложное и разнонаправленное. Причем движущими силами выступают здесь как биологические (преимущественно физиологические и биохимические), так и физические процессы. К первым относится циркуляция элементов, обусловленная продуцированием, аккумулированием и отмиранием фитомассы, а также связанная с потреблением фитомассы и растительных остатков как источников энергии гетеротрофными организмами и с биогенной минерализацией растительных остатков. Ко вторым — процессы циркуляции почвенных растворов и газов под действием сил тяжести, капиллярных сил, диффузии и адсорбции, в связи со сменами фазового состояния воды в фитомассе и почве при их промерзании и оттаивании, при адвективных и конвективных воздушных потоках, при разного рода деформациях и перемещениях почвогрунтов и т. п.

Большинство этих процессов относится к внутрисистемным, не влияющим существенно на баланс элементов на входе и выходе системы. Но в ряде случаев (например, при сильном нарушении сложения почвенного профиля землероями, при вывалах деревьев с комом почвы, при морозной сортировке обломков горных пород и т. д.) этим процессам должно быть уделено специальное внимание при изучении лесных биогеоценозов. Особенно это касается случаев, когда физические процессы оказывают заметное влияние на приходно-расходные статьи циркуляции элементов на входе и выходе системы, вызывая миграции или иммиграции элементов в системе (например, в карстовых районах, в пойменных лесах, при криогенных деформациях почвогрунтов в районах многолетней мерзлоты, при оползнях и т. п.).

Кроме того, важно изучение процессов освобождения азота из органических остатков под влиянием микроорганизмов.

В лесах таежной зоны, характеризующихся промывным типом водного режима, на циркуляцию элементов (в первую очередь водных мигрантов) существенное влияние оказывают гидрологические условия биогеоценозов. В зависимости от топографического положения изучаемых участков лесных биогеоценозов процессы стока могут характеризоваться либо выносом (на положительных элементах рельефа), либо

привносом (на отрицательных элементах рельефа), т. е. сопровождаться количественными изменениями за счет аллохтонных грунтовых вод (по А. А. Роде) на входе и выходе системы. Количественная оценка циркуляции химических элементов со стоком для отдельных участков лесных биогеоценозов представляет большие технические трудности, но организация таких исследований часто бывает необходима, особенно при сравнительном изучении лесов с обезлесенными площадями, подверженными эрозии. При анализе межбиогеоценозных взаимодействий, когда основными объектами исследований становятся не отдельные биогеоценозы, а их сочетания в пределах отдельных речных бассейнов, анализу циркуляции химических элементов со стоком должно быть уделено первостепенное внимание.

В связи с этим очевидно, что системы балансовых уравнений для оценки циркуляции азота и зольных элементов в лесных биогеоценозах будут несколько отличаться в зависимости от физико-географических условий районов исследований и от положения участков изучаемых биогеоценозов в рельефе.

Общим для всех лесных биогеоценозов моментом следует считать получение количественных показателей циркуляции химических элементов, обусловленной: 1) продуцированием, аккумулированием и минерализацией органического вещества; 2) поступлением с осадками, включая выщелачивание с поверхности растений, 3) поступлением из воздуха в виде аэрозолей, оседающих на поверхности растений (как и предыдущая статья, оценивается в сравнении с открытым местом).

Для построения количественных моделей циркуляции химических элементов в лесных биогеоценозах следует иметь оценки абсолютного содержания подвижных форм этих элементов в корнеобитаемой толще почвы, в растительных остатках и в фитомассе. Оценку абсолютного содержания, или запаса, азота и зольных элементов в разных фракциях фитомассы древостоев целесообразно проводить с помощью регрессий в зависимости от d^2h модельных деревьев. При расчетах выноса элементов питания с годичным приростом фитомассы необходимо исходить из содержания элементов в заболонной (но не всей) древесине и в других частях растений и попытаться оценить реутилизацию элементов в пределах отдельных деревьев, т. е. количественно выразить миграцию элементов из более старых тканей деревьев во вновь формирующиеся ткани.

Такую внутриорганизменную миграцию элементов следует считать прямой реутилизацией. Использование же элементов питания, освобождаемых под действием микроорганизмов из органо-минеральных соединений корневых выделений и осадков, можно рассматривать как опосредованную реутилизацию.

Методика изучения поступления химических элементов из воздуха и осадков детально разработана шведскими исследователями (Egner et al., 1956). При оценке поступления азота с осадками важно отделить растворенный азот в форме NH_3 и NO_3 от азота всякого рода аэрозолей (пыльцы, частиц гумуса, пыли, дыма); для этого в приемниках обычно устанавливаются фильтры из стекловаты, содержимое которых затем анализируется отдельно от прошедшего через фильтр раствора (Hüser, 1971):

При изучении циркуляции элементов в лесных биогеоценозах наиболее сложными вопросами представляются: 1) оценка поступления элементов в почву с корневыми выделениями и скорость оборачиваемости их в течение вегетационного периода, 2) скорость вовлечения в процессы продуцирования фитомассы элементов, поступающих в почву с осадками, 3) определение величины аккумулирования элементов в биомассе почвенных микроорганизмов, направления дальнейшей циркуляции и оборачиваемости этих элементов в зависимости от числа гене-

раций микроорганизмов за вегетационный период, 4) количественная оценка циркуляции элементов, являющихся одновременно и водными, и воздушными мигрантами и аккумулирующихся в органическом веществе (в первую очередь азота), а также элементов, циркуляция которых в системах происходит как в форме твердых соединений (фитомасса и зоомасса, растительные и животные остатки), так и в виде газов (прежде всего углерода).

В связи с этим при биогеоценологических исследованиях в лесах большое внимание должно быть уделено анализу внутрисистемных процессов трансформации химических элементов, в первую очередь в связи с освобождением из растительных остатков азота и углекислоты. Помимо изучения в динамике изменения соотношения C:N, первоочередное значение должен иметь анализ процессов аммонификации и нитрификации органических азотных соединений, а также имеющие большое значение для баланса азота на входе и выходе системы процессы денитрификации и фиксации молекулярного азота как свободноживущими почвенными микроорганизмами (бактериями, актиномицентами, грибами и водорослями), так и в симбиозе клубеньковых микроорганизмов с высшими растениями.

ИЗУЧЕНИЕ ТЕПЛО- И ВОДООБМЕНА

Следующими важнейшими обменными процессами в лесных биогеоценозах являются теплообмен и водообмен, которые относятся к геофизическим процессам, хотя растительность и животное население и оказывают существенные, прямые и косвенные воздействия на отдельные стороны (т. е. приходно-расходные статьи) обмена тепла и влаги в сильно дифференцированном, радиально-мощном деятельном слое лесных биогеоценозов.

В биогеоценологических исследованиях анализ баланса лучевых и тепловых потоков в слое лесной растительности желательно проводить по биогеогоризонтам или, в крайнем случае, по ярусам растительности. В биогеоценозах неоднородного латерального сложения целесообразно проведение таких исследований и в горизонтальном направлении. Помимо суммарной, прямой и рассеянной радиации, важно проанализировать распределение в толще лесного покрова ФАР, оценить годичное аккумулирование солнечной энергии в процессе фотосинтеза в расчете на суммарную радиацию и на ФАР, проследить характер изменения отдельных статей радиационного и теплового баланса при смене главнейших фенофаз эдификаторных синузий, увязать актинометрические наблюдения с физиологическими процессами растений (фотосинтезом, дыханием и транспирацией). Очевидно, может иметь значение и оценка энергетических затрат в разных физиологических процессах, данные такого рода в литературе очень малочисленны (Baumgartner, 1969).

При изучении биогеоценотического процесса в лесах количественная оценка составляющих радиационного и теплового баланса должна быть первоочередной задачей, но не самоцелью. Не менее важным представляется анализ амплитуды изменчивости отдельных составляющих этих балансов в возрастной динамике древостоев, а также в связи с парцеллярной структурой лесных биогеоценозов, в зависимости от интенсивности воздействия фитофагов, объедающих листву древесных пород.

В большинстве случаев непрерывные в течение года актинометрические и метеорологические наблюдния на всех объектах вряд ли можно будет осуществить. Поэтому эти исследования следует спланировать таким образом, чтобы ими были охвачены в суточных циклах наблюдений разные типы погоды по главнейшим фенофазам древесной породы-эдификатора.

При большом числе изучаемых объектов вряд ли можно осуществить исследование теплового и радиационного балансов на всех участках. В этом случае такие работы следует сосредоточить на одном из главнейших объектов. Для других же участков поступление радиации на полог лесной растительности оценить расчетно — по крутизне и экспозиции склонов этих участков и экспериментальным данным, полученным для главного из изучаемых объектов. Для таких расчетов требуется предварительная привязка пробных площадей к нивелировочному профилю или анализ топографического положения этих площадей с использованием соответствующего картографического материала.

Первоочередная задача гидрологических исследований в лесных биогеоценозах — оценка составляющих водного баланса, и в первую очередь определение расхода воды на транспирацию растений. Большой интерес представляет дифференциация транспирационного расхода воды с учетом горизонтальных и вертикальных структур лесных биогеоценозов. При изучении водообмена в лесах следует стремиться к непосредственным инструментальным определениям всех приходно-расходных статей. По возможности некоторые составляющие водного баланса желательно оценивать параллельно, используя разные методы оценок (например, по изменению влагозапасов в почве и по тепловому балансу).

При биогеоценологических исследованиях в лесах разных природных зон следует оценить биогеоценотическое значение отдельных приходно-расходных статей водного баланса. В ряде случаев следует ожидать несовпадения гидрологической и биогеоценологической оценок одних и тех же статей баланса. Например, с позиций гидрологии задержание жидких осадков поверхностью растений принято считать расходной статьей, тогда как по отношению к биоценозу эти осадки могут играть положительную роль; ослабляя температуру растений, они вызывают снижение транспирационных расходов и, кроме того, частично могут диффундировать в ткани растений (в том числе и в листья) и вовлекаться в физиологические процессы. В гидрологическом отношении перевод осадков во внутрипочвенный сток и фильтрацию их в глубокие слои почвогрунтов под лесом имеет исключительное значение для формирования равномерного речного стока. По отношению же к растительности как ведущему компоненту в биогеоценотическом процессе интенсивный перевод осадков во внутрипочвенный сток при достаточном увлажнении будет положительным, а в районах недостаточного и неустойчивого увлажнения — отрицательным, вызывающим флуктуационные изменения продуктивности и устойчивости в возрастной динамике лесных биогеоценозов. Неоднородным для разных физико-географических районов биогеоценотическим значением должны характеризоваться поверхностный сток и физическое испарение, если рассматривать их в связи с основной функцией лесных биогеоценозов — продуцированием органического вещества и аккумулированием солнечной энергии на фоне длительного поддержания устойчивого состояния системы.

Особое внимание при изучении водообмена должно быть обращено на влияние архитектоники крон древесных пород и закономерности пространственного распределения поверхности их на задержание жидких и твердых осадков и на сток по стволам, в зависимости от интенсивности дождей и скорости ветра. Поскольку задержание осадков лесным пологом является функцией величины и шероховатости поверхности смачивания и угла наклона смачивающихся поверхностей, то проведение указанных наблюдений позволило бы определить коэффициенты задержания и стока по стволам для разных древесных пород в зависимости от дендрометрических характеристик деревьев. Такие коэффициенты позволят разработать математические способы оценки в лесах

задержания осадков и стока по стволам по показателям интенсивности дождя, полноты древостоев, доли участия разных древесных пород в составе и от скорости ветра.

С этими наблюдениями смыкается и анализ пространственной дифференциации в поступлении осадков под полог леса, что имеет важное биогеоценотическое значение, прежде всего для познания процессов формирования и гомеостатичности горизонтальных структур лесных биогеоценозов. Поскольку проникающие под полог леса осадки испытывают сильную трансформацию под экранирующим влиянием поверхностей разных органов растений лесного полога, эти осадки бывают представлены разнокачественными категориями: 1) осадками, проникающими в межкроновые просветы («окна») и не подвергающиеся трансформации; 2) осадки, проникающие в мелкие просветы («ячеи») древесных крон; 3) осадки, проникающие сквозь кроны с рассеиванием в пределах площади проекции крон; 4) осадки, стекающие отдельными мелкими потоками по сучьям на боковую поверхность стволов, а затем (вместе с осадками, непосредственно смачивающими поверхность стволов) стекающие на почву. У разных древесных пород количественное соотношение между осадками трех последних категорий будет, очевидно, различным. Кроме того, проникающие через полог древостоя осадки подвергаются дальнейшей трансформации под воздействием нижних ярусов растительности. Все это обусловливает значительную неоднородность атмосферного увлажнения верхних слоев почвы в пределах одного и того же гомогенного лесного участка.

При биогеоценологическом подходе к процессам водообмена в лесах внимание должно быть уделено косвенному влиянию животного населения на количественные характеристики отдельных приходно-расходных статей водного баланса. В первую очередь это касается оценок: задержания осадков пологом и физического испарения с поверхности почвы при объедании листвы деревьев фитофагами, инфильтрации и стока в связи с роющей деятельностью животных, стока при разной степени переработки лесной подстилки сапрофагами.

Изучение тепло- и влагообмена в лесах при биогеоценологических исследованиях желательно сочетать с оценкой кинетической энергии осадков и осуществляемой ими работы при воздействии на растительность и почвы (включая в последнем случае и эрозионные процессы). Важным представляется анализ и количественная оценка разных метеорологических показателей (высокие и низкие температуры, заморозки, ураганы, разные формы осадков и т. п.) в их воздействии на продуценты, консументы и редуценты под углом зрения превращения вещества и переноса энергии в системах.

Важно, чтобы изучение приходно-расходных статей гидрологического баланса на входе и выходе системы (осадки, сток и инфильтрация) сочеталось с анализом химического состава вод, что позволяет использовать балансовый метод для характеристики циркуляции химических элементов в системе.

ИЗУЧЕНИЕ ГАЗООБМЕНА

Помимо тепло- и влагообмена, лесные биогеоценозы характеризуются также специфичным газообменом. Газовый состав воздуха меняется в суточном и сезонном цикле, прежде всего за счет изменения концентрации CO_2, поступающего в лес с воздушными потоками из атмосферы, при дыхании растений и животных и в процессе микробиологического разложения органических остатков.

Характер латеральной и вертикальной изменчивости во времени концентраций CO_2 и O_2 в воздухе лесных биогеоценозов следует увязать с аэродинамическими исследованиями как одной из составных

частей изучения геофизических процессов в лесах. Познание трансформации воздушных потоков толщей лесных фитоценозов с биогеоценологических позиций должно включать не только анализ изменения скорости ветра, но и количественную оценку оседания из воздуха водяных паров на поверхности растений, переноса тепла, аэрозолей и химических эмиссий с воздушными потоками, а также, по возможности, оценку кинетической энергии воздушных масс, преобразующейся в работу по деформациям крон, раскачиванию деревьев, обрыванию ветвей и листвы, вывалу деревьев. Последнее нередко вызывает смены растительности, изменение горизонтальной структуры лесного биогеоценоза, ухудшение санитарного состояния древостоев и интенсификацию процессов их изреживания.

Все без исключения обменные процессы, протекающие в биогеоценозах, имеют энергетическую основу. Хотя энергетика лесных биогеоценозов как природных макросистем должна иметь — наряду с изучением процессов обмена и циркуляции вещества — решающее значение для познания биогеоценотического процесса в целом, энергетические аспекты лесной биогеоценологии разработаны еще недостаточно. Это объясняется, во-первых, сложным, сильно изменчивым в сезонном и возрастном развитии вертикальным строением лесных биогеоценозов как подстилающих поверхностей; во-вторых, отсутствием достаточных фактических наблюдений за термодинамическими процессами в слое лесной растительности и, в-третьих, крайней сложностью математизации физических процессов в биогеоценозах, сильно динамичных во времени.

Большая радиальная мощность лесных биогеоценозов, с большой массой и огромной поверхностью тел растений, сочетающаяся с сильной дифференциацией отдельных слоев по заполнению этой толщи массами, поверхностями и объемами тел растений, определяет исключительную по сравнению с другими биогеоценозами вертикальную неоднородность лесного покрова как деятельного слоя и пограничного горизонта между атмосферой и литосферой.

Деятельный слой лесного биогеоценоза представлен в летний период по меньшей мере пятью отдельными подслоями: пологом крон, подпологовым пространством, толщей травяного покрова, лесной подстилкой и почвой; при более сложном ярусном строении лесных фитоценозов число таких подслоев возрастает до семи-восьми. В зимний период число подслоев деятельного слоя уменьшается до трех-четырех и бывает представлено: пологом крон, подпологовым пространством, толщей снега, толщей почвы — в вечнозеленых хвойных лесах, толщей надземной части древостоя, толщей снега, толщей почвы — в лиственных листопадных лесах. Поэтому для анализа градиентов температуры воздуха, тел растений и почвы, влажности воздуха, освещенности и скорости ветра необходимы сопряженные наблюдения во всех этих подслоях, причем из-за латеральной неоднородности сложения фитоценозов не по одному вертикальному профилю, а по нескольким.

В отличие от безлесных участков земной поверхности в лесу емким тепловым резервуаром является не только почва, но и тела древесных растений (фитомасса). В связи с этим решения многих задач физики атмосферы, полученные для условий, когда подстилающей поверхностью является только почва (Лайхтман, Чудновский, 1949; Лайхтман, 1961, и др.), вряд ли можно признать корректными при перенесении на толщу лесных биогеоценозов. Для лесной биогеоценологии гораздо большее значение и важность имело бы решение специальных физических задач, учитывающее геометрическую структуру деятельного слоя в лесах, которая, несомненно, будет различаться в зависимости от состава древостоев, их возраста и густоты, от сезонного развития пород-эдификаторов.

Познание особенностей энергетики лесных биогеоценозов — коренной вопрос биогеоценологии, так как только на энергетической основе, обеспечивающей однородное сопоставление главнейших процессов обмена, можно разработать представление о наиболее оптимальных геометрических структурах лесных биогеоценозов, отвечающих определенным целям хозяйства: максимальному аккумулированию солнечной энергии в процессе фотосинтеза; уменьшению расходов воды на испарение и перевод ее во внутрипочвенный ток; выращиванию устойчивых лесов с высокими эстетическими и гигиеническими свойствами и т. д.

Все многообразие процессов поступления и превращения разных видов энергии в лесные биогеоценозы пока что охарактеризовать невозможно. Детальный анализ их, очевидно,— дело будущего. Но постановка исследований, базирующихся на математическом выражении физических процессов в лесах, заслуживает внимания уже в настоящее время. Решение этих вопросов в лесных биогеоценозах будет намного сложнее, чем для сельскохозяйственных посевов, для которых уже предложено несколько математических моделей энергетического обмена в слое растительности (обзор литературы по данному вопросу см. *Лайск и др., 1971*; Alderfer, Gates, 1971).

В настоящее время превалирующее значение в лесных биогеоценологических исследованиях получили два аспекта изучения энергетики, которые следует назвать геофизическим и биоценологическим.

Первый из них связан с изучением радиационного и теплового баланса лесных биогеоценозов, т. е. анализом процессов поступления, трансформации и обмена энергии лучистых и тепловых потоков в системе атмосфера — лесная растительность — почва. По этим вопросам имеется уже довольно значительная литература. В качестве особого фотобиологического направления в геофизических исследованиях обособилось направление, объектом изучения которого является ФАР в слое растительного покрова, что крайне важно для анализа биологической продуктивности лесов.

Биоценологический аспект в энергетике лесных биогеоценозов касается в основном однонаправленного переноса энергии по трофическим уровням (от продуцентов к фитофагам, от фитофагов к хищникам и т. д.) и имеет дело исключительно с энергией химических связей живых организмов и их детрита. Эти исследования касаются энергетической оценки первичной и вторичной продуктивности лесов в связи с фотосинтезом и дальнейшей трансформацией органического вещества. В литературе данные о переносе энергии по трофическим уровням в лесах очень немногочисленные, что в первую очередь обусловлено методическими трудностями дифференциации органического вещества в системах. В нашей стране этот аспект энергетики лесных биогеоценозов изучался в дубравах лесостепи (Молчанов, 1971).

Оба аспекта изучения энергетических процессов в лесных биогеоценозах следует считать основными, но может быть полезным изучение и других аспектов энергетики во взаимоотношениях компонентов лесных биогеоценозов. Это касается механической энергии, в том числе и работы, совершаемой ведущими компонентами против разнообразных внешних сил. В частности, имеет значение оценка кинетической энергии ветра и осадков, потенциальной энергии осадков и самих тел растений для анализа устойчивости отдельных древесных пород и типов лесных биогеоценозов против сил ветра, навалов снега на кроны, при изучении эрозионных процессов на освободившихся от леса площадях.

При набегании воздушного потока на полог леса возникают силы давления воздуха на растения, силы внешнего трения на поверхности растений и силы внутреннего трения самого воздуха. В биогеоценологическом отношении наибольшее значение имеет работа силы давления

воздуха, выражающаяся в различного рода упругих деформациях тел растений (изменение объема и формы крон, изгибание и раскачивание стволов и т. д.) и в переносе вещества из одного биогеоценоза в соседние. Поскольку ветры бывают, как правило, порывистыми, то сила давления воздуха на растения имеет характер ударной динамической нагрузки.

Древесные растения как строительные конструкции отличаются большими запасами прочности, в связи с чем ветры скоростью до 10—15 *м/сек* обычно не сопровождаются существенными разрушительными последствиями. Поэтому при изучении устойчивости древостоев наибольший интерес представляют сильные ветры, для которых желательна оценка работы сил давления воздуха на кроны деревьев, особенно при критических для отдельных типов леса ситуациях, характеризующихся ветровалами и буреломами.

Удельное давление ветра на кроны деревьев трудно оценить расчетным путем и возможно лишь при постановке экспериментальных исследований, методика которых сейчас разрабатывается (Киселевский-Бабинин, 1971, 1972). Проводятся также специальные наблюдения на аэродинамических установках, чтобы получить для разных форм крон древесных пород коэффициенты пропорциональности в уравнениях связи силы давления воздуха со скоростью ветра. В этих опытах используются обычно пластиковые модели деревьев и участков древостоев для изучения динамики воздушных потоков и обмена газов в слое лесной растительности, но аэродинамические методы малопригодны для оценки работы деформации поверхности крон и деформации стволов.

Помимо ветра, деформации древесных растений вызываются силами, обусловленными осадками. Осадки для растений могут быть как динамическими (удары крупных дождевых капель и града), так и статическими нагрузками (накопление на кронах снега, смачивание поверхности растений влагой, образование ожеледи).

Древесные породы достаточно устойчивы к динамическим нагрузкам осадков в виде дождя. Поэтому наибольшее внимание здесь должно быть обращено на град, которым древесные растения могут повреждаться существенно, преимущественно за счет обивания листвы, цветков и плодов. Изучение кинетической энергии дождевых капель, напротив, важно при изучении эрозионных процессов на оголенных участках высвободившихся из-под леса площадей (гарей, вырубок).

Кинетическая энергия дождевых капель и градин зависит от интенсивности осадков, с увеличением которой увеличивается средний диаметр капель, определяющий установившуюся скорость падения капель. По наблюдениям Дж. Лоуса (Lows, 1940, цит. по Китреджу, 1951), зависимость между диаметром капли (D, *мм*) и интенсивностью дождя (i, *мм/час*) выражается уравнением $D=1{,}235\ i^{0{,}182}$. Установившуюся скорость падения капель, имеющих форму шара, несложно рассчитать для разных диаметров капель (Яворский, Пинский, 1969, стр. 127).

По значениям интенсивности дождя, диаметра капель и установившейся скорости несложно рассчитать объем и массу одной капли, ее кинетическую энергию, число капель, падающих за 1 час на единицу площади, и общую величину кинетической энергии для площади. Результаты таких расчетов в виде таблиц или графиков используются затем для определения необходимых показателей по интенсивности дождя, фиксируемой плювиографом. В приводимой таблице число капель и кинетическая энергия дождя рассчитаны нами по материалам из сводки Дж. Китреджа (1951, табл. 23, с. 104).

Кинетическую энергию града оценивать несколько труднее, так как градины бывают очень изменчивой формы. Поскольку град обычно сопровождается дождем, то следует определять число градин, падающих на единицу площади, и их размеры.

Характеристика дождевых капель и кинетическая энергия дождей при разной форме осадков

Форма осадков	Интенсивность дождя, *мм/час*	Средний диаметр капель, *мм*	Скорость падения, *м/сек*	Число капель на 1 $м^2$ в час	Кинетическая энергия осадков, *дж/га* в час
Моросящий дождь	0,254	0,96	4,06	$0,55 \cdot 10^6$	$2 \cdot 10^4$
Слабый дождь	1,016	1,24	4,79	$1,10 \cdot 10^6$	$12 \cdot 10^4$
Умеренный дождь	3,81	1,60	5,71	$1,78 \cdot 10^6$	$62 \cdot 10^4$
Сильный дождь	15,24	2,05	6,72	$3,43 \cdot 10^6$	$346 \cdot 10^4$
Очень сильный дождь	40,64	2,40	7,33	$5,62 \cdot 10^6$	$1090 \cdot 10^4$
Ливень	101,60	2,85	7,91	$8,11 \cdot 10^6$	$3180 \cdot 10^4$
»	101,60	4,00	8,92	$3,04 \cdot 10^6$	$4000 \cdot 10^4$
»	101,60	6,00	9,30	$0,90 \cdot 10^6$	$4400 \cdot 10^4$

При столкновении капель дождя и градин с телами растений кинетическая энергия осадков как бы «гасится». Падение капель и градин на древесные растения происходит с трением. Капли при этом измельчаются, часть воды прилипает к поверхности растений. Вследствие трения исходная суммарная величина кинетической и потенциальной энергии капель уменьшается, хотя вновь образовавшиеся капли мелкого размера за счет увеличения поверхности и увеличивают свою потенциальную энергию или так называемую поверхностную энергию. Растения, участвующие в механических взаимодействиях с осадками, совершают работу упругих деформаций, причем при дождях энергия деформаций растений в большей мере обусловлена статическими нагрузками (увеличение веса надземной части растений за счет веса задержанной воды), чем динамическими; последние более характерны для града, но и при дождях отмечается нередко повреждение (разрывы, пробоины) листьев. Именно эта работа лесного полога, а также работа сил трения лесной подстилки и нижних ярусов растительности против режущих и размывающих сил водных потоков и определяют высокие почвозащитные функции лесных биогеоценозов.

Интенсивность водной и ветровой эрозии определяется работой сил водных и воздушных потоков и противодействующих им сил трения подстилающей поверхности. Изучение эрозионных процессов на энергетической основе представляется наиболее эффективным, обеспечивающим характеристику всей совокупности взаимосвязанных процессов в однородных физических единицах. Эти исследования могут быть направлены на решение различных вопросов: на оценку потерь частиц почвы, уносимых с брызгами от ударов дождевых капель разного диаметра, т. е. в зависимости от кинетической энергии капель, на выбивание почвенных частиц при ударах других твердых частиц (градин, песчинок), на определение режущих и размывающих сил и совершаемой ими работы по переносу твердых частиц ложа для водных потоков разной скорости и разных живых сечений, на оценку работы и мощности осыпей, селей и снежных лавин в горных районах и др.

Как и в отношении динамических нагрузок на деревья ветра, первоочередным для лесной биогеоценологии следует считать изучение статических нагрузок на деревья в связи с устойчивостью древостоев. Особый интерес здесь представляют нагрузки снега и ожеледи на кроны деревьев, т. е. явления, наиболее часто сопровождающиеся разрушительными последствиями (снеголом и продольный изгиб стволов, обламывание вершин и сучьев и т. д.).

Работа силы тяжести самих растений сопровождается разрушениями в редких случаях (например, обламывание вершин у ели и кедра сибирского под тяжестью шишек). В естественных условиях действие

собственного веса деревьев всегда уравнивается силами упругих деформаций органов деревьев. Накопление на кронах снега и ожеледи нарушает это равновесие сил, вызывая необратимые деформации и разрушение деревьев.

В биогеоценологическом отношении важно оценить предельно возможные нагрузки снега и ожеледи на кроны деревьев разных пород, что имеет значение для выращивания искусственных древостоев в отдельных районах, для количественной характеристики устойчивости деревьев к статическим нагрузкам и для непосредственных оценок задержания твердых осадков и горизонтальных осадков пологом леса. Эти вопросы, касающиеся воздействия механических нагрузок твердых осадков на полог леса и кроны отдельных деревьев, не получили еще должного освещения в лесоведении.

Методика определения массы снега, перехватываемого кронами деревьев, разработана в Японии. Для этих целей используются специальные пирамиды, внутри которых смонтированы пружинные весы. Внутрь пирамиды, в специальной трубе, устанавливаются срубленные деревья с ненарушенной кроной, высотой до 6—8 *м*. Труба, с помещенным в нее основанием исследуемых стволов, взаимодействует с площадкой весов. Весы снабжены самописцем, что позволяет проводить наблюдения в динамике времени. Одновременно регистрируются метеорологические условия (количество осадков, плотность снега, скорость ветра, температура воздуха), определяется изменение проекций крон и — визуально — отклонение угла прикрепления сучьев.

Такие наблюдения проведены в Японии для ряда древесных пород. Например, изучение задержания снега кронами криптомерии японской, представленной двумя разными формами по охвоению, показало (Watanabe, Ožeki, 1964), что в расчете на площадь проекции крон максимальное задержание снега кронами достигало у этих форм криптомерии 18 и 34 *кг/м*^{2}. Площадь проекции крон при нагрузках снега до 8—10 *кг/м*^{2} увеличивалась на 10—20%, при бóльших нагрузках — уменьшалась на 30% от исходной величины.

Использование проекции крон для расчета давления снега на кроны деревьев недостаточно показательно. Более важным представляется установление зависимостей между количеством задерживаемого кронами снега и значениями индекса плотности экранирующей поверхности фитомассы в пологе, определяемого по отношению суммарной поверхности растений древесного яруса (или отдельных деревьев) к объему крон (см. ниже).

Сведения о массах льда, накапливающегося на поверхности древесных растений при ожеледях, в литературе также малочисленны (Кобранов, 1919). В большинстве случаев оценка масс льда при ожеледях выражается на вес растений или вес их отдельных частей. Более целесообразно давать эти оценки на поверхность фитомассы с учетом ее вертикального распределения из-за неравномерного отложения льда в пологе.

Дополнительный этап. Сюда следует отнести экологические работы, касающиеся изучения потребностей пород-эдификаторов в отношении к ведущим факторам среды. Эти исследования включают в себя два аспекта.

Во-первых, по отношению к уже сформировавшимся древостоям, где с помощью листовой диагностики определяется уровень обеспеченности древесных пород элементами питания (в том числе и микроэлементами), анализируется характер обеспеченности в сезонной динамике максимальной величины годичного прироста разных фракций фитомассы влагой и лучистой энергией, распределение во времени циклов мобилизации элементов зольного и азотного питания и их освобождения при разложении растительных остатков. Сюда же примыкает анализ струк-

туры производительности древостоев по классам роста деревьев и по ступеням толщины, чтобы обосновать интенсивность рубок ухода. Анализ процессов продуцирования органического вещества при таких исследованиях базируется на методах оценки годичного прироста таксационными методами.

Во-вторых, экспериментальный путь исследований, который включает как закладку серии опытов с удобрениями, поливом или осушением на специальных делянках, так и опыты с выращиванием молодых древесных растений из числа эдификаторов в вегетационных сосудах при искусственном регулировании уровней отдельных экологических факторов. В последнем случае сосуды с сеянцами можно помещать и под пологом леса, где в естественных условиях температуры и освещения можно регулировать режимы питания, а при сооружении прозрачных навесов — и влажности почвы. Параллельно серию таких опытов следует заложить на открытом месте, где с помощью специальных затенителей можно регулировать и интенсивность освещения. Регулирование режимов питания, водообеспечения и освещения при постоянстве уровней температуры воздуха и концентрации CO_2 в воздухе возможно при использовании специальных камер, что осуществимо лишь на хорошо оборудованных станциях и стационарах. При анализе таких экспериментальных материалов по продуцированию органического вещества выращиваемых в вегетационных сосудах сеянцев должны использоваться количественные показатели роста в сочетании с характеристиками аккумулирования фитомассой главнейших биогенных элементов и энергии; методы количественного анализа роста хорошо разработаны (обзор см. у Кармановой, 1970). При обработке результатов опытов на делянках последние рассматриваются как отдельные участки леса, для которых применимы таксационные методы учета прироста. Желательно также обратить внимание на динамику сезонного роста отдельных частей деревьев и продолжительность периода вегетации растений на опытных делянках по сравнению с контролем.

К этому же этапу исследований нужно отнести цикл работ по уменьшению величины абсолютного отчуждения фитомассы фитофагами и определению потенциальных потерь годичного прироста древостоев при разной степени объедания листового аппарата хвое- и листогрызущими насекомыми и поражения листвы грибами. Для этой цели закладываются опыты по оценке эффективности разных мер борьбы с насекомыми и грибными болезнями. При химической борьбе должно быть предусмотрено изучение миграции пестицидов и скорости их разложения в биогеоценозах, воздействия используемых химических веществ на организмы, участвующие в минерализации растительных остатков.

Опыты с удобрением, поливом или осушением как оценка размеров отчуждения фитомассы древостоев гетеротрофными организмами целесообразны, видимо, только в тех случаях, если обнаружатся существенные различия первичной биологической продуктивности древостоев с потенциальной, климатически обусловленной продуктивностью. Принципы расчета потенциальной продуктивности древостоев были разработаны С. Патерсоном (S. S. Paterson) и И. Веком (J. Weck) (см. Уткин, 1967).

Полезно также изучение с помощью методов дендроклиматологии разногодичной динамики прироста стволовой древесины в зависимости от цикличности погодных условий.

С целью лучшего соотношения приходно-расходных статей баланса органического вещества в древостоях на базе изучения физиологических процессов у деревьев разных классов роста и вертикальной биогеоценотической структуры биогеоценозов желательно проведение опытов с обрезкой нижних сучьев крон и формирования более продуктивных соотношений световой и теневой частей крон. На основе анализа

процесса продуктивности и обмена важнейших биогеохимических элементов следует обосновывать интенсивность рубок ухода, принципы отбора деревьев в рубку и провести опытные рубки ухода, изучая затем с биогеоценологических позиций и в разногодичной динамике как особенности продуцирования органического вещества, так и изменение экологической обстановки на участках, включая режимы освещенности, температуры, поступления осадков, накопления лесной подстилки, миграции элементов питания.

Как в районах избыточного, так и в районах недостаточного увлажнения во многих типах леса накапливаются большие запасы лесной подстилки, в которой на длительное время из циклов обмена, связанных с режимом питания растений, исключаются важнейшие биогеохимические элементы. Поэтому заслуживают внимания опыты стимулирования минерализации лесной подстилки посредством внесения химических веществ (известь, доломитовая мука и др.), а в ряде случаев и опыты по акклиматизации отдельных групп почвенных беспозвоночных, отсутствующих в изучаемых районах. В ряде типов сосняков и лиственничников желательно испытание с этой целью, а также для стимулирования естественного возобновления искусственных обжигов лесной подстилки при возмещении потерь азота внесением азотных удобрений.

Наконец, к этому же этапу исследований должны относиться работы по изучению корневой конкуренции древесных растений, особенно конкуренции между подростом и древостоем за влагу и элементы минеральной пищи.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ В ЛЕСАХ РАЗНОГО НАЗНАЧЕНИЯ

Несмотря на необходимость соблюдения ряда общих подходов при изучении лесов разного состояния, происхождения и хозяйственного назначения программы биогеоценологических исследований для них могут существенно различаться.

В лесах промышленного назначения (леса II и III групп) такими первоочередными вопросами будут:

1) сравнительная оценка первичной биологической продуктивности (в единицах массы и энергии) и качественного состава продукции в зависимости от состава, возрастной структуры, производительности и полноты древостоев;

2) определение водорегулирующих функций леса;

3) оценка с биогеоценотических позиций главнейших лесохозяйственных мероприятий в лесах и на вырубках, в том числе и оценка разных технологических схем разработки лесосек;

4) определение величины вывозимой с лесосек продукции и количества вывозимых биогеохимических элементов по отношению к фактической продуктивности древостоев.

В нарушенных пожарами, вредителями, бурями, рубками и т. д. лесах[1] промышленного назначения во главу угла должны быть положены: 1) оценка биологической продуктивности, водоохранно-защитных свойств, санитарного состояния, биогеоценотической структуры лесов, соотношение годичного прироста фитомассы между ярусами фитоценозов по сравнению с высокополнотными лесами тех же возрастных категорий и типов леса;

2) познание демутационных и дигрессивных стадий в развитии нарушенных лесных биогеоценозов (или отдельных их биогеоценотических

[1] Нарушенными мы называем леса, в которых в результате отрицательных воздействий климатических, эдафических и антропогенных факторов не происходит смены породы-эдификатора, что свойственно производным лесам.

парцелл), с особым вниманием к анализу лесовозобновительного процесса, к годичному приросту фитомассы, изменению в составе комплексов почвенных беспозвоночных и в интенсивности процесса разложения растительных остатков, к особенностям процесса почвообразования в верхних слоях почвенного профиля и к микроклимату.

В лесах зеленых зон и лесопарковых поясов вокруг крупных городов изучение должно быть направлено на: 1) изучение антропогенных воздействий на лесные биогеоценозы в связи с массовым посещением лесов населением и с загрязнением воздуха вредными аэрозолями и эмиссиями со стороны промышленных предприятий и транспорта, 2) изучение устойчивости отдельных биогеоценозов к разного рода антропогенным воздействиям; 3) анализ особенностей миграции важнейших биогеохимических элементов и вредных химических соединений, поступающих аэральным путем в лесные биогеоценозы, и исследование по биологии, химии и физике почв с целью обоснования предельно возможных рекреационных нагрузок для отдельных типов биогеоценозов.

Желательны также исследования по обогащению местной флоры и повышению эстетических свойств лесопарков, увеличению урожаев съедобных шляпочных грибов.

Заметим, что изучение антропогенных воздействий в лесах, предназначенных для рекреационных целей, может быть эффективным лишь при условии специального, на длительное время огораживания контрольных пробных площадей.

Для производных лесов промышленного назначения важно получение сравнительных с коренными лесами оценок по первичной продуктивности древостоев (в единицах массы и энергии) и эффективности аккумулирования ими солнечной энергии (в расчете на период выращивания древостоев коренных лесов), по водоохранным и водорегулирующим функциям, по интенсивности обмена азота и зольных элементов в системе почва — растительность. Важно также сравнение первичной биологической продуктивности производных древостоев, различающихся происхождением (семенные и вегетативные), подвергающихся и не подвергавшихся рубкам ухода.

Для искусственных лесов первоочередными задачами исследований представляются: 1) сопоставление с естественными лесами первичной продуктивности и качественного состава продукции за весь период выращивания древостоев, 2) сравнение по продуктивности лесонасаждений, различающих типами смешения, густотой выращивания и густотой посадки, а также в зависимости от способов подготовки почвы, 3) оценка потерь прироста древесной продукции вследствие конкуренции молодых растений с травянистой растительностью в начальных фазах формирования молодняков, 4) оценка (по сравнению с естественными лесами и между отдельными типами культур) влияния леса на почву, мобилизацию элементов питания и интенсивность их обмена между компонентами биогеоценоза, 5) аналогичная сравнительная оценка устойчивости лесонасаждений к повреждению энтомовредителями, грибными болезнями, а также ветром, снегом и другими стихийными воздействиями; 6) биогеоценологическое обоснование различных агротехнических схем создания и типов лесных культур, 7) разработка классификаций искусственных лесов.

ГЛАВНЕЙШИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

При анализе отдельных сторон биогеоценотического процесса и для сравнений лесных биогеоценозов между собой важно пользоваться унифицированными показателями, характеризующими особенности биометрии фитоценозов, продуцирования органического вещества и специфику обмена вещества и энергии.

Из числа биометрических показателей в публикациях по лесной биогеоценологии должны быть представлены: а) таксационные признаки древостоев, б) уравнения регрессий между весом отдельных фракций фитомассы и дендрометрическими признаками деревьев, в) показатели, характеризующие особенности пространственного сложения древесного полога и нижних ярусов растительности (Уткин, Дылис, 1966; Уткин и др., 1969). Замеряя у деревьев проекции крон, их вертикальное сечение и протяженность, можно рассчитать объем и боковую поверхность крон и определить затем (на 1 *га*) горизонтальную (за вычетом перекрытий) и вертикальную проекционные сомкнутости и объемную сомкнутость древостоев. Замеры центральных вертикальных сечений морфологических органов деревьев и определения общей поверхности разных фракций фитомассы позволяют оценить (в расчете на 1 *га*) контурную экранирующую поверхность полога и общую поверхность фитомассы. Отношение истинного объема фитомассы и кажущегося объема (т. е. объема стволов в подкроновой зоне и объема крон) к общему, контролируемому фитомассой объему пространства и редуцированному через площадь горизонтальных проекций крон (без перекрытий) объему пространства обеспечивает получение показателей ёмкости фитомассы (Уткин и др., 1969). Для представления о геометрической структуре полога лесных фитоценозов важно оценить индексы листовой поверхности и плотности поверхности листвы; последний определяется по отношению поверхности листвы к объему, занимаемому пологом; оба последних показателя желательно выражать как общие (для всей площади участка и всего объема пространства в надземной зоне), так и редуцированные (для площади горизонтальных проекций крон — за вычетом перекрытий и для объема крон). Необходимо подчеркнуть, что для построения моделей геометрической структуры полога все показатели, характеризующие распределение разных органов древесных растений по массе, поверхности и объему, следует определять как дифференцированно — по биогеогоризонтам, так и для древесного яруса в целом.

Основными показателями процесса первичной продуктивности в лесных биогеоценозах следует считать фракционный состав (по массе и энергии) запаса и годичного прироста фитомассы, запаса лесной подстилки и годичного опада и отпада, а также балансовые уравнения органического вещества для брутто- и нетто-продукции. Отношения отдельных статей баланса между собой и к индексу листовой поверхности позволяют вскрыть специфичные черты процесса продуктивности в лесах разных ландшафтных зон (Уткин, 1970). Кроме того, важно оценить: 1) к. п. д. трофического уровня продуцентов, выражаемого отношением энергетического эквивалента брутто- и нетто-продукции органического вещества к количеству солнечной энергии, поступающей в течение года и за вегетационный период; 2) эффективность работы фотосинтезирующих органов отдельных ярусов растительности, т. е. отношение нетто-продукции к массе листвы; 3) отношение массы (и поверхности) листвы к массе (и поверхности) всасывающих корней растений в фитоценозе.

Для анализа обменных процессов в биогеоценозах следует рассчитывать: 1) интенсивность (по массе, энергии и содержанию макроэлементов) поступления органического вещества в детритный пищевой поток (т. е. отношение годичного опада и отпада к многолетне-аккумулируемой фитомассе); 2) интенсивность воздействия фитофагов как отношение отчуждаемой на корм животных продукции к общему годичному приросту органического вещества; 3) интенсивность аэрального привноса (с осадками и пылью) элементов питания по отношению к общему их запасу в почве, растительных остатках и фитомассе; 4) интенсивность гигрального (со стоком) привноса или выноса элементов питания; 5) опадо-подстилочные отношения по массе, энергии и содержанию макроэлементов; 6) скорость минерализации разных видов растительных остатков в

лесной подстилке; 7) коэффициенты биологического поглощения элементов (Перельман, 1966).

Изучая в годичной и многолетней динамике интенсивность процессов обмена вещества и переноса энергии в лесных биогеоценозах, можно выразить и скорость главнейших процессов.

До настоящего времени биогеоценологические исследования лесов касаются большей частью качественной характеристики взаимодействий компонентов биогеоценоза и получения главнейших интегральных показателей обменных процессов. Дальнейшее развитие биогеоценологии должно идти в направлении углубленного познания внутренних процессов и их механизмов в биогеоценозах, так как только таким путем можно получить представление о биогеоценотическом процессе системы в целом. Сейчас биогеоценологические исследования проводятся в основном работающими в комплексе специалистами биологического и географического профиля. На новом же этапе исследований к уже сложившимся комплексам должны широко подключаться физики, химики и математики, перед которыми должны быть поставлены задачи раскрытия физико-химических закономерностей биогеоценотического процесса, его математизации и построения разного рода математических моделей.

Интеграция биогеоценологии с физикой, химией и математикой должна привести скорее всего к обособлению новых научных дисциплин, в первую очередь экофизики и экохимии, некоторые задачи которых уже обсуждались в литературе (Cernusca, 1971; «Chemical ecology», 1970).

Конкретизировать задачи этих новых научных дисциплин пока что трудно. В частности, А. Цернусца выделяет следующие три экологические проблемы, подлежащие разработке с использованием методов и понятий физики и математики: 1) баланс масс и энергии в экосистемах; 2) пространственная дифференциация физических факторов местообитаний; 3) процессы обмена углекислоты, водяных паров и энергии между организмами и их окружением.

Для лесной биогеоценологии дополнительно можно указать еще на несколько экофизических проблем.

4. Деревья разных древесных пород как строительно-механические конструкции, характеризуемые по принципам специальной архитектоники растений В. Ф. Раздорского (1955);

5. Деревья как физические тела, характеризуемые главнейшими физическими показателями (тепло- и температуропроводность, отражательная способность, шероховатость поверхности, влагоемкость, механические свойства и т. д.) для различных фракций фитомассы в ее естественном состоянии и с учетом пространственной организации;

6. Физические закономерности поведения воды в системе почва — растительность;

7. Физические модели процессов задержания осадков пологом леса, поглощения света в пологе, структуры вертикального и бокового затенения крон в пологе при разной высоте солнца и др.;

8. Физические аспекты взаимоотношений растений в лесных биогеоценозах: механические воздействия (охлестывание крон, давление корней, трение стволов, ударные нагрузки стряхиваемых с крон масс снега и т. п.), воздействия через изменение физических факторов (перехватывание света и изменение его спектрального состава, изменение температур воздуха и почвы, перераспределение влаги под кронами и т. д.);

9. Лесные биогеоценозы и атмосферное электричество. Эта проблема очень многоплановая и почти совсем неразработанная. Можно наметить следующие ее аспекты: 1) грозовые разряды и их влияние на горизонтальную структуру лесных биогеоценозов и на санитарное состояние древостоев; 3) влияние электрического поля атмосферы и Земли на физиологические процессы древесных растений (Журбицкий, 1969); 3) характеристика электрического потенциала древесных растений в связи с их

устойчивостью к нападению насекомых и грибов и в связи с конкурентной способностью.

Среди экохимических проблем для лесной биогеоценологии могут иметь значение следующие: 1) механизмы химических и биохимических связей во взаимоотношениях древесных растений и фитофагов в различных экологических условиях (зависимость поселений насекомых от биохимического состава корма, специфика химических защитных реакций растений и т. д.); 2) особенности и механизмы биохимических взаимосвязей насекомых при формировании ими первичных очагов в лесных биогеоценозах; 3) особенности реутилизации элементов питания в годичном и многолетнем циклах развития древесных растений; 4) влияние экологических условий на режим питания древесных растений и механизмы, обусловливающие «антагонизм ионов»; 5) пространственная и сезонная динамика в пигментном составе листвы в лесном пологе; 6) химические взаимодействия растений при внутривидовой и межвидовой конкуренциях растений; 7) химическая природа устойчивости отдельных древесных пород и лесных фитоценозов к вредным промышленным аэрозолям и эмиссиям; 8) химический состав воздуха в разных лесных биогеоценозах.

Участие в биогеоценологических исследованиях физиков и химиков, несомненно, будет стимулировать совершенствование существующих и разработку принципиально новых методов исследований. Привлечение к этим работам математиков и использование методов математического моделирования может способствовать сокращению объема непосредственных инструментальных наблюдений, с заменой их соответствующими моделями, построенными на учете главнейших факторов и показателей.

ГЛАВА XVII

ИЗУЧЕНИЕ ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Луговые биогеоценозы весьма неоднородны по своему происхождению и природным условиям. Они возникли и возникают там, где мезофильные травы более конкурентоспособны, чем растения, относящиеся к другим экобиоморфам (деревья, кустарники, полукустарники, мхи, лишайники). Такие условия создаются или в особых условиях климата (климат морских побережий субарктики, высокогорий), или в особых эдафических условиях (длительное затопление и пр.), или в результате деятельности человека.

В настоящее время почти все луговые биогеоценозы используются как пастбища или сенокосы. Своеобразие луговых биогеоценозов определяется тем, что основным компонентом фитоценоза в них являются мезофильные многолетние травы, главным образом многолетние злаки и злаковидные растения. Помимо трав, в некоторых луговых биогеоценозах имеют значение мхи, образующие более или менее сплошной напочвенный покров.

Травы образуют травостой и дернину (верхний слой почвы, интенсивно пронизанный корневищами и корнями трав). Травостой, дернина, моховой покров населены особыми комплексами животных и микроорганизмов и оказывают большое влияние на фитоклимат, водно-воздушные и другие свойства почвы. Размещаясь в меньшем объеме надземной среды и воздействуя на климат в течение более короткого периода времени, травы, естественно, имеют меньшее значение в определении фитоклимата, чем деревья. Надземные побеги трав (за исключением стелющихся побегов) отмирают каждый год полностью, что ведет к ежегодному возобновлению травостоев, к постепенному нарастанию массы надземных органов с начала вегетационного периода к его середине или концу, к постепенному нарастанию воздействия растений на фитоклимат. Травянистые растения менее устойчивы по сравнению с деревьями и кустарниками к резким изменениям метеорологических условий (к малоснежным морозным зимам, засухам и пр.), в связи с чем в луговых биогеоценозах флюктуационные изменения выражены более резко, чем в лесных. На лугах, так же как и в степях, более часты зоогенные флюктуации, связанные с массовым размножением некоторых видов животных. В то же время в луговых биогеоценозах никогда не происходит тех катастрофических нарушений, которые случаются в лесах при массовом размножении некоторых насекомых, когда древесный ярус отмирает целиком.

Постоянное воздействие человека и большую выраженность флюктуационных изменений в луговых биогеоценозах необходимо учитывать в программе и методике их изучения. Можно рекомендовать проводить комплексные исследования лугов при трех уровнях воздействия на них человека: 1) обычная форма использования без применения мер улучшения; 2) применение доступных мер улучшения (внесение минеральных удобрений при уровне 60 *кг/га* N и пр.); 3) применение перспективного комплекса мер улучшения (минеральные удобрения при уровне 200 *кг/га* N и пр.). Там, где луга используются как пастбища и где перспективно пастбищное использование, изучение луговых биогеоценозов следует вести при выпасе скота.

Луговые биогеоценозы представляют собой очень сложные естест-

венные системы, между отдельными структурными компонентами которых существуют разнообразные взаимоотношения и взаимодействия, определяющие стабильность систем и процессы саморегуляции (Александрова, 1961). Поэтому при изучении биогеоценозов необходимо обращать внимание на их структуру и функции отдельных структур.

В различных климатических зонах Советского Союза луговые биогеоценозы отличаются по структуре и функциям компонентов, что в конечном итоге находит свое отражение в продуктивности автотрофных и гетеротрофных организмов, а также в интенсивности процессов накопления и разложения органического вещества, определяющих интенсивность круговорота химических элементов.

Изучение луговых биогеоценозов целесообразно проводить в следующих аспектах.

1. Абиотическая часть — солнечная радиация, вода, химические элементы почвы и режимы факторов среды. Изучение радиационного и теплового баланса (актинометрические, теплобалансовые и градиентные измерения), осадков, поверхностного и внутрипочвенного стока, испарения с поверхности почвы, содержания в различных слоях травостоя и над его поверхностью углекислого газа, химического состава подстилки и почвы.

2. Продуценты — автотрофные организмы, их видовой состав и сочетание в группировках, экобиоморфы, структура фитоценозов, продукция фитомассы и содержание в ней хлорофилла, химический состав растений.

3. Консументы и редуценты (биотрофы и сапротрофы) — потребители органического материала. При исследовании они могут быть разделены на несколько групп в зависимости от их роли в трансформации веществ и энергии.

ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧЕНИЯ АБИОТИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ В ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

Структурными особенностями луговых биогеоценозов объясняются существенные отличия в методике изучения атмосферы и почв. За редкими исключениями, луговые биогеоценозы характеризуются низкими и плотными травостоями и существуют в специфических условиях приземного слоя атмосферы, значительно более нагретого по сравнению с деятельным слоем леса и характеризующегося более интенсивной отдачей тепла в ночное время. Коэффициент заполнения пространства фитомассой увеличивается от верхней границы фитоценоза к поверхности почвы. Как правило, наиболее заполненными фитомассой бывают самые нижние горизонты травостоя. Поскольку наблюдения должны проводиться в ненарушенном травостое, особое значение при изучении теплового и радиационного режимов должно иметь рациональное размещение приборов в травостое и автоматизация наблюдений. Визуальные наблюдения должны быть устранены.

Для постановки исследований следует выбирать участок с равномерным распределением растений и одинаковой густотой травостоя. В случае выраженного парцеллярного его сложения наблюдения необходимо проводить на двух-трех наиболее крупных по занимаемой площади типах парцелл, что значительно увеличивает объем работ.

До сих пор в экологических исследованиях пользуются приборами, предназначенными для метеорологических наблюдений (альбедометры, пиранометры, балансомеры, почвенные термометры, осадкомеры и пр.). Разместить их в травостое, не нарушив его, как правило, довольно трудно или вовсе невозможно. Поэтому чаще всего актинометрические и теплобалансовые измерения удается проводить лишь в верхних горизонтах травостоя и над его поверхностью. Для получения характеристик фитосреды в нижних и средних горизонтах густых травостоев необходимо

пользоваться специальными приборами — фитопиранометрами, микробалансомерами, термоэлектротермометрами, омметрами, контактными анемометрами и др. Чтобы не нарушить травостой, вызов датчиков и автоматизация отсчетов производится с пульта управления при помощи специальных коммутационных установок, соединенных с гальванометрами или другими приборами.

Размещение приборов следует проводить с таким расчетом, чтобы охватить слои воздуха: 1) над травостоем, на высоте, превышающей травостой не менее чем в два раза; 2) непосредственно над травостоем; 3) в среднем горизонте травостоя; 4) в травостое на поверхности почвы.

Определение ФАР в отдельных горизонтах травостоя проводится или с помощью спектральных актинометрических измерений, или с помощью переводных коэффициентов (Молдау, Росс, Тооминг, Уидлэ, 1963).

Особенностью градиентных наблюдений в травостоях является уменьшение по сравнению с лесными группировками расстояний между аспирационными психрометрами, при этом желательно использование дистанционных термометров без принудительного обдува (Раунер, 1966).

Измерения температуры почв предпочтительно проводить с помощью тепломеров, установленных соответственно подземным биогеоценогоризонтам фитоценоза или почвенным горизонтам до глубины прогревания почв. Частые визуальные наблюдения за показателями коленчатых термометров Савинова ведут к нарушению травостоя в точках измерений, искажению действительных показателей и должны быть сведены к минимуму. Надежные результаты можно получить при использовании почвенного штангового полупроводникового электротермометра (ПЭТ) системы АФИ, предназначенного для дистанционного измерения температуры почвы до глубины 1 *м*, имеющего пять датчиков и степень точности от $\pm 0{,}1$ до $\pm 0{,}25°$.

Необходимо отказаться и от использования обычных срочных термометров для измерения температуры поверхности почвы, заменив их электротермометрами системы АФИ (электропаук), дающих возможность снять одновременные показатели со многих точек.

Постановка воднобалансовых измерений в травяных биогеоценозах сопряжена со многими трудностями, главной из которых является необходимость установки множества малых по размерам осадкоуловителей для определения количества осадков, задерживаемых травостоем. Обычно это количество учитывается установкой близ поверхности почвы малогабаритных приемников.

Воднобалансовые измерения должны предусматривать определение: 1) количества осадков, выпадающих над поверхностью травостоев; 2) количества осадков, проникающих через травостой к поверхности почвы и задерживаемых травостоем; 3) влажность почвы; 4) поверхностный и глубинный сток; 5) испарение с поверхности фитоценоза; 6) испарение с поверхности почвы.

Вместе с детальным учетом фитомассы тепловые, радиационные и воднобалансовые измерения дают возможность сделать выводы о коэффициентах использования фитоценозом энергии солнечной радиации на построение органической массы и ее расход на турбулентный теплообмен, суммарное испарение, транспирацию и пр. (Раунер, 1965).

Концентрацию в воздухе углекислого газа желательно определять вместе с изучением фотосинтеза растений. Существуют различные методы определения CO_2 («Полевая геоботаника», т. I), однако для луговых ценозов с интенсивным газообменом лучше применять методы, основанные на применении тока воздуха. Забор воздуха осуществляется с приземного горизонта, горизонта максимальной фотосинтетической деятельности ценоза и горизонта воздуха над травостоем вне сферы влияния растительности —4—5 *м* над поверхностью почвы.

Исследования ведутся с расчетом получить данные о дневной и сезонной динамике CO_2 при разных погодных условиях.

Изучение состава минеральных ресурсов в травяных биогеоценозах должно быть подчинено выяснению вопросов трансформации веществ и энергии и идти совместно с изучением химического состава фитомассы, подстилки, почв, экскрементов и других отходов и трупов животных. В конечном итоге эти исследования должны дать картину круговорота химических элементов в биогеоценозах: ежегодное потребление на образование прироста фитомассы и биомассы гетеротрофных организмов, поступление в подстилку вместе с опадом, аккумуляция элементов в подстилке, поступление в почву в процессе минерализации, вынос за пределы биогеоценоза.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПРОДУКЦИИ АВТОТРОФОВ И СООТНОШЕНИЯ ИХ В ТРАВОСТОЕ

Применяемые в геоботанике методы определения участия в травостое отдельных видов не всегда дают должный эффект, необходимый для получения выводов о взаимоотношении компонентов и их энергетическом значении. Для биогеоценологических целей необходимо различать и учитывать следующие категории продуктивности: 1) видовой состав автотрофных компонентов; 2) валовая продукция; 3) чистая продукция; 4) опад; 5) подстилка.

Методы учета состава автотрофных компонентов достаточно полно описаны в соответствующих методиках (Корчагин, 1964). Главное на что надо обратить внимание,— это полный учет состава всех групп автотрофных растений, включая мхи, водоросли и лишайники. Глазомерная оценка участия отдельных видов в фитоценозах в биогеоценологических исследованиях может быть применена лишь в отдельных случаях при описательных маршрутных исследованиях. В стационарных исследованиях, как правило, должны применяться методы, позволяющие получить точные количественные показатели участия каждого вида на единице площади.

При углубленных стационарных исследованиях надлежащее развитие должно получить изучение состава внутривидовых таксонов в границах каждого вида (систематических или экологических групп) а также возрастного состава ценотических популяций (Работнов, 1950; Корчагин, 1964). Эти исследования возможны лишь после детального изучения видового состава автотрофных компонентов и их количественного учета. Изменения соотношений между компонентами травостоя должны изучаться на протяжении всего периода вегетации и сопровождаться фиксированием основных фенологических фаз.

Валовая продукция — это количество вещества, образовавшееся за период наблюдений на единицу площади в результате фотосинтеза, включая вещество, израсходованное в процессе дыхания. Из этого определения видно, что учет валовой продукции возможен только при сочетании геоботанических методов с физиологическими, в частности с методом определения дыхания и фотосинтеза. Изучение этих процессов в естественных луговых ценозах представляет большие трудности из-за малых размеров растений, густоты их стояния, изменяемости в течение вегетационного периода, затруднений учета ассимиляционной поверхности и пр. Нужно обратить внимание также на необходимость разработки новых, более совершенных методов изучения дыхания и фотосинтеза растений в травяных биогеоценозах. Исследование газообмена следует проводить в суточной динамике не реже чем через 2 часа на протяжении светового дня и с интервалами не реже 3 часов — ночью. В сезонной динамике наблюдения ведутся с интервалом, близким к пятидневкам или декадам, но с обязательным учетом метеорологических условий и таким расчетом, чтобы охватить дни с разной погодой. Расчеты интенсивности

фотосинтеза и дыхания ведутся на единицу абсолютно сухого вещества для отдельных видов или целого фитоценоза.

Чистая продукция, или видимый фотосинтез (Дювинье, Танг, 1968), представляют собой урожай фитомассы на единицу площади за данный промежуток времени, количество которого можно выразить в весовых, объемных и энергетических единицах.

Надземная фитомасса определяется срезанием травы с учетных площадок. Число учетных площадок и общая площадь учета изменяются в зависимости от степени однородности травостоев и от размеров площадок. Наиболее часто используются площадки в 1, 2, 4, 5 $м^2$. В связи с изменением по годам количественного соотношения видов, входящих в состав травостоев, и степени выраженности мозаичности площадь выявления урожайности меняется по годам. Для определения урожая с точностью $\pm 10\%$ обычно достаточно 10 площадок в 1 $м^2$ или трех-четырех площадок по 4 $м^2$ (Раменский, 1937; Работнов, 1963). Трава срезается на разной высоте в зависимости от типа и способа использования; на пастбищах — 3—4 *см*, сенокосах — 5—7 *см*, а при определении абсолютной продуктивности — на уровне почвы. При изучении динамики нарастания срезание производится с весны до конца вегетационного периода с интервалами в 10—15 дней (Ларин, 1934, 1954). Трава высушивается и взвешивается отдельно для каждой учетной площадки. Это обеспечивает возможность проведения математической обработки в целях определения точности учета и достоверности различий.

Для биогеоценологических целей наибольшее значение имеет определение продуктивности надземных органов отдельных компонентов фитоценоза. Обычно для получения точных данных о продуктивности даже основных компонентов необходимо срезать и разобрать по видам траву с нескольких десятков, а иногда и сотен площадок в 1 $м^2$ (Раменский, 1937, 1938, 1966; Дружинина, 1963; Работнов, 1963, 1971), что практически неосуществимо. Поэтому весовой метод можно рекомендовать лишь: 1) при ежегодном учете на постоянных площадках; 2) при анализе средних проб травы; 3) в сочетании с другими менее трудоемкими методами (например, с проективным методом).

На основании испытаний, проведенных в Голландии, для получения достаточно точных данных средняя проба должна состоять из 100 горстей травы или формироваться из травы, срезанной со 100 площадок 5×5 *см* (de Vries, 1937; de Vries, de Boer, 1959). Срезанная или собранная из прокосов трава объединяется в одну пробу и разбирается (лучше в свежем состоянии) по видам. Естественно, что метод средней пробы может дать достаточно точное представление об участии в составе травостоя лишь наиболее продуктивных видов и наиболее пригоден для однородных травостоев. Применение весового метода в сочетании с другими методами, безусловно, перспективно, но недостаточно изучено (Раменский, 1938; 1966; Браун, 1957; Понятовская, 1964).

Большое значение при биогеоценологических исследованиях должен получить метод определения продуктивности, базирующийся на подсчете количества побегов отдельных видов и последующем их взвешивании. Площади выявления численности побегов меньше, чем площади выявления продуктивности тех же видов, но все-таки значительны (Работнов, 1963). Поэтому подсчет побегов можно рекомендовать лишь при изучении травостоев, состоящих целиком или в основном из растений с удлиненными побегами (тростник, костер безостый и пр.). Их подсчет относительно нетрудоемок и может быть проведен в пробах срезанной травы или в однородных по составу травостоях, подсчет числа побегов в которых приводится «на корню» на предварительно выделенных площадках размером 20×20 *см* или 25×40 *см*. В этом случае на участке луга закладывается и отграничивается по углам колышками (или металлическими шпильками) большое число площадок указанного размера (бо-

лее 500) и в каждую декаду методом случайных чисел (Урбах, 1964) отбирается необходимое для получения результатов с точностью до ±5 или ±10% число площадок. В травостоях из низовых злаков с количеством побегов 10—12 тыс. на 1 $м^2$ для получения достоверных данных о численности побегов главных видов достаточно 25—30 площадок. В лаборатории в пробах травостоя, взятых с площадок, подсчитывают количество вегетативных и генеративных побегов отдельных видов и количество отмерших растений. Затем из общей совокупности отбирают по 100 побегов каждого вида, измеряют их высоту, определяют количество живых и отмерших листьев, соцветий, доводят до абсолютно сухого состояния и взвешивают на аналитических весах. Фитомасса каждого вида определяется как произведение среднего веса «модельного» побега на количество побегов на площади. Предусмотренный такой методикой одновременный учет мертвых побегов и мертвых частей растений дает возможность хотя бы ориентировочно оценить интенсивность отмирания фитомассы за период между наблюдениями и от начала к концу вегетации.

Из глазомерных методов на лугах наиболее применим учет проективного покрытия (Раменский, 1937, 1938; Понятовская, 1964). Некоторые неправильно полагают, что при учете проективного покрытия нужно закладывать небольшие площадки. В этом нет необходимости, и создатель метода проективного учета Л. Г. Раменский ими пользовался лишь при долголетних стационарных наблюдениях. При описании крупных учетных площадей (при помощи сеточки и набора эталонов полнот) определяют общую полноту травостоя, затем глазомерно определяют проективное покрытие каждого вида (для уточнения оценок Раменским разработана система приемов, большое значение имеет тренировка глазомера). Суммированием оценок проверяется правильность оценок (общая сумма оценок должна быть равна общей полноте+ярусное перекрытие). Если суммы не совпадают, проводится повторная оценка проективного покрытия видов (Раменский, 1937, 1938; Понятовская, 1964).

Моховой покров свойствен различным типам луговых биогеоценозов, особенно используемых как сенокосы. Он оказывает существенное влияние на другие компоненты биогеоценозов, поэтому изучение его имеет большое значение.

Изучение мохового покрова сводится к определению его видового состава, характеристике его состояния и выяснению влияния на другие компоненты биогеоценозов. При изучении мохового покрова лугов применяются методы, используемые в лесной фитоценологии (Корчагин, 1960). Определяется общее покрытые мхов, высота мохового покрова, число стеблей, количественные соотношения видов мхов (по покрытию, числу побегов или весу). При весовом учете мохового покрова раздельно учитывают живые и неживые части мхов.

Для определения годичного прироста отдельных побегов листостебельных мхов закладывают трансекту (примерная длина трансекты 10 *м*), на которой при помощи деревянных этикеток фиксируют по 50 листостебельных побегов доминантных видов, перевязывая их цветной ниткой на расстоянии 1 *см* от верхушки. Измерение прироста приурочивается к основным фазам вегетации трав, но не реже трех-четырех раз в сезон. После окончания опыта в конце вегетации каждый побег с перевязкой переносят в лабораторию, еще раз промеряют линейный прирост каждого стебля выше перевязки и определяют линейный прирост за весь период и за период отдельных наблюдений. Часть побега выше 1 *см* от перевязки отрезают, высушивают и взвешивают, получая таким образом прирост каждого побега за время опыта или за период между наблюдениями. Полученные цифры обрабатывают статистическими методами.

Методика количественного учета мхов в луговых травостоях нуждается в совершенствовании. Описанная выше методика определения прироста лиственных мхов не учитывает прироста боковых разветвлений,

годичной массы листьев и пр. Необходима постановка специальных контрольных опытов, например определение прироста по морфологическим признакам за предыдущие 2—5 лет, определение количества растущих верхушек на единице площади и др.

Изучаются также: закономерности горизонтального распределения мохового покрова в связи с распределением доминирующих видов травянистых растений; заселенность мохового покрова животными; приуроченность к моховому покрову корневищ и корней травянистых растений, почек возобновления; содержание в моховом покрове жизнеспособных семян и всходов.

Большое значение для понимания энергетических процессов, происходящих в биогеоценозах, имеют данные о запасах хлорофилла в зеленых органах растений (Годнев, 1952). Наиболее часто в полевых условиях применяется колориметрический метод, базирующийся на сравнении вытяжки хлорофилла со стандартным раствором, полученным при растворе соответствующей навески чистого этилхлорофиллида. Рекомендуются разные составы минеральных солей, соответствующих по цвету зеленым пигментам листьев.

Анализ проводится при помощи электрофотоколориметра, принцип работы которого заключается в применении селеновых фотоэлементов, в которых световая энергия, проходящая через исследованный раствор, превращается в электрическую. При этом между интенсивностью света и силой образованного тока существует пропорциональная зависимость. Для определения концентрации показатели электрофотоколориметра сравниваются с калибровочной кривой. Вес хлорофилла рассчитывается на абсолютно сухое вещество растений.

Подземная фитомасса биогеоценоза определяется отмывкой почв на ситах разных диаметров, взятых из зон различной концентрации корней или разных почвенных горизонтов (Шалыт, 1960). При этом наиболее существенным «горизонтом» почвы травяных биогеоценозов является дернина, характеризующаяся наибольшей концентрацией подземных органов растений, наибольшей численностью микроорганизмов и почвенных животных. Из ботанических методов ее изучения наибольшее значение имеет учет содержания жизнеспособных семян и особей, находящихся в состоянии вторичного покоя (Работнов, 1964б), и особенно определение степени задернения. Задернение обычно характеризуется отношением объема подземных органов растений к общему объему почвы, в котором они размещаются (Шенников, 1926). Однако более точно задернение можно охарактеризовать общей длиной корней, отнесенной к единице объема дернины, а связность дернины — длиной более крупных корней (примерно при диаметре 0,1—0,2 *мм* и выше) в единице объема. Наиболее точно связность дернины может быть охарактеризована количеством корней на единицу площади (на вертикальных стенках почвенного разреза), помноженным на среднюю предельную величину прочности их на разрыв. Определение связности дернины имеет большое значение в травяных ценозах, там где они имеют противоэрозионное значение, а также при использовании их как пастбищ. Длину корней можно определить по формуле: $h=4v/d^2$, где h — длина; v — объем; d — диаметр. При использовании этого метода корни после их отмывания от почвы сортируются на глаз по диаметру, затем определяется их объем (Шалыт, 1960).

Большое значение имеет определение нарастания подземной части ценозов, но оно сопряжено со значительными затратами труда и методически недостаточно разработано. Определив массу подземных органов в начале, середине (в период кульминации развития травостоя) и в конце вегетационного периода по разности между максимальной и минимальной величинами, можно приблизительно судить о приросте подземных органов за этот срок. При этом не учитывается масса, съе-

денная животными, а также отмершие и разложившиеся за это время корни и корневища. Наблюдения в течение вегетационного периода дают представление о сезонной динамике массы подземных органов. Более точные данные можно получить лишь при раздельном учете живых и отмерших подземных органов.

Основная масса (80—90%) корней и корневищ в луговых ценозах сосредоточена в самом верхнем слое почв (0—20 *см*), поэтому при изучении массы подземных органов допустимо ограничиваться взятием проб до глубины 20 *см*. С наименьшими затратами труда пробы можно брать буром (различных конструкций). Число проб для получения данных о массе подземных органов с определенной точностью (площади выявления массы подземных органов) зависит от степени однородности растительности и от особенностей корневых систем растений, образующих ценоз. Можно обоснованно предполагать, что площадь выявления массы в подземной части травяных ценозов меньше, чем в надземной части. В некоторых случаях она может быть совсем небольшой. Так, по данным Шурмана и Гудевагена (Schurman, Goedewaagen, 1965), на луговом пастбище в Голландии для получения данных о массе подземных органов с точностью ±10% было достаточно взять 25 проб буром диаметром 7 *см* (общая площадь учета около 1000 *см*²!). В менее однородных ценозах, вероятно, будет необходимо брать большее число проб (50—100). Целесообразно начиная работу, особенно при изучении сезонной динамики или при многолетних наблюдениях, брать не менее 100 проб, определять в каждой пробе массу подземных органов и статистически обрабатывать полученный материал. Это даст возможность выяснить, какое число проб нужно брать для получения данных с определенной точностью.

Если работа не преследует методических целей, пробы объединяются и отмывка корней производится из объединенного образца (о методах отмывки см. Шалыт, 1960). Выделяемая из почвы масса подземных органов образована живыми и отмершими органами, находящимися в различных стадиях разложения. Методика отделения живых корней от мертвых не разработана. Приходится пользоваться визуальным методом, применение которого весьма трудоемко (Демин, 1970). Возможно, это осуществимо при применении красителей (Schurman, Goedewaagen, 1965). При определении годового прироста можно условно допустить, что количество отмерших органов между учетом в начале, середине и в конце вегетационного сезона не изменилось, и считать разницу между учетом прироста подземных органов за этот срок.

Годичный опад в травяных биогеоценозах умеренной зоны равняется сумме чистой продукции фитомассы, отмершей к концу вегетации, мертвого вещества ценоза в самом начале вегетации после снеготаяния за вычетом количества минерализовавшихся на протяжении вегетационного периода мертвых растительных остатков (Голубев, 1970). Практически «суммарный» метод определения опада осуществляется учетом на пробных площадках размером 0,25 *м*² в 10-кратной повторности мертвых растительных остатков в начале и конце вегетации. Количество минерализовавшейся на протяжении вегетации фитомассы определяется экспериментальным методом (Голубев, 1963; Медвецкая-Корнас, 1970).

Однако более точные результаты можно получить методом непосредственного учета мертвых растений или отдельных их органов на «модельных» растениях, взятых из большой совокупности (см. выше). Этот метод требует больших затрат времени, но, будучи применен в разные фазы вегетации или календарные сроки, дает возможность получить данные об интенсивности опада и его связи с фенофазами растений, сроками использования травостоев и экологическими факторами.

Определение подстилки на лугах имеет значение как для выяснения

структуры ценозов, так и для представления о потенциальных запасах вещества и энергии, накопленных сообществом за определенный период своей жизнедеятельности. Запасы подстилки, так же как и запасы мертвого органического вещества в почвах, являются энергетической базой для многочисленных сапротрофных организмов. Учет подстилки на лугах производится путем ее сбора на пробных площадках размером 0,25 $м^2$ в 20—25 повторностях. Представляют большой интерес исследование процессов разложения подстилки, изучение ее структуры и химического состава, а также определение соотношения величин мертвых остатков, накопившихся в фитоценозе, с годичным опадом, дающим представление об интенсивности биологического круговорота (Родин, Базилевич, 1965).

Определение валовой и чистой продуктивности, опада и подстилки, как уже упоминалось, принято выражать в объемных, весовых и энергетических единицах. В биогеоценологических исследованиях, однако, особенно для выражения потоков энергии, предпочтительно пользоваться энергетическими единицами. Определение теплоты сгорания органического вещества производится при помощи специальных калориметрических установок.

СТРУКТУРА ТРАВОСТОЕВ

Изучение вертикальной структуры травостоев имеет большое биогеоценотическое значение, так как с особенностями вертикального распределения массы надземных органов и их общей поверхности тесно связаны фитоклимат и распределение надземных зоокомпонентов. Особенно большое значение имеет вертикальное распределение листьев, основного органа фотосинтеза и испарения. От общей площади и вертикального распределения листьев зависит световой режим и режим влажности воздуха в пределах травостоя. Из многочисленных методов определения площади листьев (Ничипорович и др., 1961; «Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах», 1961, geyger, 1964) наиболее доступный метод взвешивания вырезок из листьев, метод оконтурирования листьев на клетчатой бумаге, вычисление их площади умножением их длины на ширину с введением поправочных коэффициентов. Для снижения затрат труда для отдельных видов рекомендуется определение переводных коэффициентов от веса к площади листьев (Работнов, 1950; Алексеенко, 1965), коэффициенты могут существенно меняться в зависимости от условий произрастания.

БИОТРОФЫ И САПРОТРОФЫ (КОНСУМЕНТЫ И РЕДУЦЕНТЫ)

Программа и методика изучения гетеротрофных компонентов биогеоценозов (позвоночные и беспозвоночные животные, сапротрофные и паразитические грибы, бактерии и актиномицеты описаны в соответствующих публикациях (Рафес, Динесман, Перель, 1964; Егорова, Никеева, Большакова, 1964; Динесман, 1966; Гиляров, Перель, 1966; Звягинцев, 1966). Целью этих исследований является выяснение состава зоокомпонентов и гетеротрофных растений в луговых биогеоценозах и роли их отдельных групп в трансформации веществ и энергии. Наибольшее внимание должно быть уделено массовым группам фитофагов (копытные, мышевидные грызуны, энтомофауна), почвенной фауне (в особенности дождевым червям, нематодам, личинкам насекомых) и паразитным и сапротрофным грибам и бактериям.

Трофические связи между биокомпонентами луговых биогеоценозов изучены лишь в самых общих чертах. При проведении соответствующих исследований целесообразно использовать представление о консорциях. По существу каждый вид луговых автотрофных растений можно рассматривать как центральный вид (основу) особой консорции. Изучение

отдельных консорций позволит объединить их в более или менее однородные группы, что в будущем даст возможность проводить изучение консортивной структуры луговых ценозов с меньшей затратой труда. Количественная сторона энергетики отдельных консорций или группы консорций в луговых биогеоценозах в целом не изучена. Нет точных данных о размерах потребления первичной продукции биотрофами и сапротрофами (консументами и редуцентами).

Урожай фитомассы луговых биогеоценозов в большой степени зависит от обеспечения автотрофных луговых растений азотом. Очень важно наиболее эффективно использовать основные источники азота на лугах, в частности азот, фиксируемый симбиотическими и свободноживущими азотфиксаторами. На лугах наиболее изучены клубеньковые бактерии бобовых, азотобактер и клостридиум. Из них, по имеющимся данным, наибольшее количество азота могут фиксировать клубеньковые бактерии. Нет сомнения, что, помимо перечисленных выше, в состав луговых биогеоценозов входит ряд других видов азотфиксирующих организмов; изучение их влияния, а также выяснение условий, обеспечивающих максимальное количество азота, фиксируемого всеми азотфиксаторами, имеет очень большое значение.

УЧЕТ ВОЗДЕЙСТВИЯ ЧЕЛОВЕКА

Воздействие человека на луговые биогеоценозы весьма многообразно. Оно проявляется в использовании травы (выпас, скашивание, смешанное использование), в сознательном изменении среды (внесение удобрений, орошение и пр.), введении новых компонентов (выпас скота, подсев трав) и в уничтожении некоторых компонентов (борьба с сорняками). Весьма разнообразна интенсивность воздействия человека (кратность использования, дозы удобрений и пр.) и его длительность. В зависимости от различий в формах интенсивности воздействия человека на месте одного биогеоценоза могут возникнуть несколько биогеоценозов, существенно отличающихся друг от друга по ряду признаков.

При любой форме использования травяных биогеоценозов человеком происходит регулярное, как правило, ежегодное (и часто многократное в течение вегетационного сезона) отчуждение надземных органов растений. Это оказывает влияние на растения, зоокомпоненты, почву, фитоклимат. Вследствие отчуждения травы, поступление на поверхность почвы отмерших остатков растений резко сокращается, устраняется или ограничивается возможность образования подстилки; воздействие растений на почву происходит в основном через их подземные органы; из биогеоценоза отчуждается значительное количество энергетического материала, азота и зольных элементов.

ЛУГОВЫЕ БИОГЕОЦЕНОЗЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ КАК ПАСТБИЩА

Выпасаемые животные — один из компонентов луговых биогеоценозов пастбищ. Изучение их влияния на другие компоненты — один из важнейших вопросов программы исследования «пастбищных» биогеоценозов. Выпасаемые животные поедают надземные, а иногда (при выпасе свиней) и подземные органы растений, а также животных (главным образом насекомых), которых они заглатывают вместе с травой. Домашняя птица и свиньи при выпасе поедают не только наземных, но и почвенных животных. Определение количества съеденной животными травы и животных должно входить в задачу исследования.

Периодическое отчуждение надземных органов вызывает резкие изменения в микроклимате приземного слоя почвы и ее верхних горизонтов, в составе зоокомпонентов. Учет этих изменений по циклам

стравливания травы имеет большое значение для познания своеобразия биогеоценозов, используемых как пастбища.

Экскременты животных способствуют поступлению в почву значительного количества органического вещества, азота, калия и других элементов. Отложение экскрементов происходит неравномерно по поверхности (различно в зависимости от вида животных) и вызывает резкие изменения в луговых биогеоценозах. Так, в местах выделения мочи, в связи с резким увеличением щелочности, растения могут погибать («выгорать»); происходят изменения в составе микроорганизмов и, очевидно, зоокомпонентов. В местах отложения твердых экскрементов крупного рогатого скота растения часто погибают в результате «удушения», в то время как по краям участков отложения трава пышно растет вследствие хорошего обеспечения азотом и другими элементами питания. «Лепешки» экскрементов заселяются особым комплексом животных (насекомые и их личинки, дождевые черви), которые пронизывают экскременты и прилегающий слой почвы своими ходами. Трава в местах отложения экскрементов в течение определенного периода (различного в зависимости от метеорологических условий) не поедается скотом. По истечении некоторого времени растительный покров на участках отложения экскрементов возвращается к исходному состоянию, происходит его демутация.

Таким образом, для пастбищ характерна микропарцеллярность, многочисленные мелкие участки (микропарцеллы), в различной степени нарушенные отложением экскрементов животных. Для недостаточно интенсивно используемых пастбищ, где скотом стравливаются только хорошо поедаемые травы, также характерна микропарцеллярность. Микропарцеллярность, вызванная отложением экскрементов, обычно возрастает от весны к осени, в связи с этим увеличивается площадь выявления признаков биогеоценозов, в том числе продуктивности растительности. Это необходимо учитывать при проведении учета на пастбищах.

Определение количества экскрементов, отлагаемых животными на пастбищах, изучение их влияния на компоненты биогеоценозов (почву, микроорганизмы, мезофауну, растительность) и демутаций после нарушений, вызванных отложением экскрементов, должно входить в программу изучения «пастбищных» биогеоценозов.

Определение количества травы, съеденной животными на пастбищах, представляет существенные трудности. В опытах с пастбищами наиболее часто используются два метода. Укосный метод — учет урожая травы срезанием ее с определенного количества учетных площадок перед началом стравливания (запас) и после окончания стравливания (несъеденные остатки) — пригоден лишь при продолжительности периода стравливания не свыше 1—2 дней, так как без учета прироста травы за период стравливания нельзя точно определять количество съеденной травы.

Более точные данные можно получить, если учетные площадки на пастбище изолированы от выпаса (загородками, «клетками»). В этом случае на этих площадках можно определять количество травы в конце периода стравливания. Зная количество травы в начале стравливания (А) и в конце стравливания (Б), а также массу несъеденных остатков (В), можно определить количество съеденной травы по формуле А+Б/2—В.

При определении съеденной травы по количеству кала, выделенного пасущимися животными, животным ежедневно скармливается определенное количество неусвояемого ими вещества (чаще всего окиси хрома) с последующим определением содержания его в экскрементах. Зная количество скормленного животному инертного вещества, среднее содержание его в кале и предполагая, что оно полностью выделяется

животными, можно легко определить общее количество плотных экскрементов, выделенных животным за определенный период времени, например за неделю. Определив содержание в кале азота (или некоторых других веществ), можно по соответствующим формулам вычислить соотношение «корм : кал» и таким образом по количеству выделенного кала определить количество съеденной травы (подробнее о методах учета продуктивности пастбищ см. Браун, 1957; «The measurement of grassland productivity», 1959; Работнов, 1960б; Конюшков, Работнов, Цаценкин, 1961; «Basic problems and techniques in range research», 1962; «Pasture and range research technique», 1962).

Для определения количества экскрементов, откладываемых животными на пастбищах, используются следующие методы: 1) сбор экскрементов с учетных площадок; 2) косвенный учет по содержанию в кале неусвояемого вещества; 3) учет экскрементов сбором в специальные «резервуары», прикрепленные пасущимся животным. Этот метод обеспечивает учет не только твердых, но и жидких экскрементов.

Изучение микропарцеллярности и демутаций, происходящих в парцеллах после нарушений, проводят наблюдениями или экспериментально. В первом случае картируют парцеллы, возникающие на пастбищах в связи с неравномерным стравливанием, выбиванием, отложением жидких и твердых экскрементов, а затем в течение ряда лет проводят наблюдения за изменениями в почве, фитоклимате, растительности, составе зоокомпонентов и т. д.

Микропарцеллярность можно воспроизвести экспериментально поливом мочой, покрытием экскрементами и пр. Экспериментальное изучение имеет то преимущество, что обеспечивает возможность учета исходного состояния и количественного нормирования фактора, обусловливающего возникновение микропарцелл. После нарушений проводятся наблюдения за изменениями в компонентах биогеоценозов. Наблюдения и эксперименты необходимо проводить в условиях пастбищного режима.

ЛУГОВЫЕ БИОГЕОЦЕНОЗЫ, ИСПОЛЬЗУЕМЫЕ КАК СЕНОКОСЫ

При использовании лугов в качестве сенокосов создаются более высокие травостои, не нарушаемые человеком более длительное время по сравнению с пастбищами, в которых отчуждение травы вызывает более резкие изменения в фитоклимате и в почвенном климате. С урожаем ежегодно отчуждаются значительные количества энергетического материала, азота и зольных элементов питания растений. В зависимости от использования скошенной травы (на зеленую подкормку и силос, сушка на месте) то большее, то меньшее количество зоокомпонентов, населяющих травостой, удаляется или повреждается. При стоговании сена происходит нарушение ценозов в местах остожий и их последующая демутация. Определение продуктивности травостоев при сенокосном использовании не представляет затруднений и легко осуществляется укосным методом (Сукачев, Лавренко, Ларин, 1952; Браун, 1957; «Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах», 1961). При биогеоценологических исследованиях, однако, большое значение имеет определение количества отчужденной массы (и содержание в ней азота и зольных элементов). Поэтому целесообразно определять урожай высушенной травы и брать средние пробы ее для определения химических анализов («Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах», 1961). Специальный интерес представляет изучение влияния скашивания (сроков, кратности) на фитоклимат, почву, зоокомпоненты, а также на семенную продуктивность растений и приживание всходов (Работнов, 1960а). Стогование сена и образование остожий создает особые стации в пределах биогеоценозов, имеющие значения для неко-

торых животных (в частности, для мышевидных грызунов), облегчает внедрение в ценозы новых видов и обеспечивает обильное обсеменение растений ряда видов, семенное размножение которых в ненарушенных травостоях затруднено. Поэтому изучение остожий, их демутаций и влияния на ненарушенную часть биогеоценозов представляет существенный интерес.

Деятельность человека оказывает огромное влияние на состав и соотношение фито- и зоокомпонентов луговых биогеоценозов. В связи с использованием лугов как кормовых угодий очень важно изучать, какие приемы воздействия человека благоприятно влияют на наиболее ценные в отношении продуктивности и качества продукции растения, способствуют повышению продуктивности и устойчивости ценных кормовых растений и, наоборот, какие приемы отрицательно влияют на луговые сообщества. Такое изучение создает основу для разработки системы мер использования и улучшения травяных биогеоценозов, используемых как сенокосы и пастбища.

ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНОЕ ИЗУЧЕНИЕ ЛУГОВЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

При экспериментальном изучении луговых биогеоценозов большое значение имеет исследование их исходного состояния. Оно необходимо потому, что флюктуационные и сукцесионные изменения в травяных ценозах при различных воздействиях происходят различно. В связи с этим целесообразно не торопиться с закладкой опытов, а в первый год изучить исходное состояние лугового сообщества, определить площадь выявления продуктивности (что даст возможность обоснованно выбрать число и повторность учетных делянок), уточнить методику учета растительности.

Естественно, что на основе предварительного изучения для опытов выбираются типичные, однородные участки. Методика исследований предусматривает необходимость дробного учета урожая на опытном участке (Конюшков, Работнов, Цаценкин, 1961). Однако в этом случае соотношение компонентов может быть определено лишь на основании анализа средних проб или глазомерных методов учета. Поэтому, если учет состава травостоев предполагается вести на постоянных площадках, делянки приходится размещать, не проводя предварительного дробного учета продуктивности. Для многолетних углубленных опытов следует закладывать делянки в 5—10 $м^2$ в шести-, восьмикратной повторности. Обязательны защитные полосы в 0,5—1,0 *м*. Вначале разбивается большее число делянок, чем это необходимо по схеме опыта, для того чтобы после определения исходного урожая часть делянок (резко отклоняющихся по продуктивности от средней) можно было выбраковать.

При учете урожая скошенная трава взвешивается со всей делянки и берется средняя проба (1 *кг*) для определения усушки, что дает возможность определять урожай сухого вещества. Математическая обработка данных учета исходного урожая обеспечит обоснованный выбор повторности, необходимый для получения результатов заданной точности.

Глазомерные методы учета растительности (типа метода Друде) непригодны в экспериментальных исследованиях. Лучше применять точные методы (определение веса, числа побегов) и лишь в крайнем случае — проективный метод. Учет соотношения компонентов по продуктивности (весу) лучше проводить на постоянных площадках. На основе имеющегося опыта целесообразно использовать площадки в 20×20 и 25×25 и не крупнее 50×50 *см*, с общей площадью учета в 4—5 $м^2$ на вариант. Площадки располагают для удобства проведения наблюдений по краям делянок на равном расстоянии друг от друга

(места расположения фиксируются металлическими шпильками). В год учета исходного состояния сообществ трава с постоянных площадок срезается одновременно на всех делянках перед учетом урожая; каждый укос разбирается по видам. У растений с удлиненными побегами (костер безостый, пырей ползучий, мышиный горошек и др.) одновременно подсчитывается число побегов. Математическая обработка полученного цифрового материала позволит определить точность учета для отдельных видов при различном числе учетных площадок. В последующие годы трава, срезанная с фиксированных площадок в пределах отдельных делянок, для сокращения затрат труда на разбор укосов объединяется в одну пробу. На основе учета исходного состояния сообщества (продуктивность, ботанический состав) подбираются однородные группы делянок, которые распределяются на основе принципа случайности по вариантам опыта.

Многочисленные вопросы экспериментального изучения травяных биогеоценозов можно объединить в две группы: 1) изучение изменения состава живых компонентов биогеоценозов; 2) изучение изменения условий обитания живых компонентов биогеоценозов.

При изучении включения или исключения животных опытные делянки огораживаются. В зависимости от устройства изгороди можно исключить или включить различные группы животных (пасущийся скот, землероев, птиц). Проще проводить опыты с включением (подсев) и исключением (прополка, гербициды) растений.

Изменение условий обитания достигается внесением удобрений, регулированием водного режима и т. п.

ГЛАВА XVIII

ИЗУЧЕНИЕ ПУСТЫННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Пустынная область в СССР занимает обширную территорию расположенную к югу от степной области (14—15% площади страны). Физико-географические условия пустынь отличаются значительным разнообразием, что обусловлено как различием геологической истории отдельных территорий, так и современным сочетанием основных факторов среды.

Пустынные территории издавна используются в качестве пастбищ и как источник топливной и частично строительной древесины (последнее в пойменных лесах — тугаях), отсюда вытекает необходимость всестороннего знания структуры, продуктивности и взаимосвязей пустынных биогеоценозов в целях правильного использования, сохранности, повышения продуктивности и прогнозирования их развития под воздействием антропогенных и природных факторов.

Климатический режим пустынь — типично аридный: малое количество осадков и весьма резкие колебания их по годам (в северных пустынях осадки распределяются равномерно по сезонам года, а в южных выпадают преимущественно весной и зимой); высокие температуры и низкая относительная влажность воздуха в течение значительной части вегетационного периода; глубокая депрессия увлажнения в наиболее теплое время; неустойчивый гидротермический режим всех времен года, кроме лета; весна теплая и влажная; лето исключительно знойное и сухое (кроме северной части); осень теплая и сухая; зима прохладная (на севере — холодная, на юге — теплая) и малоснежная, на юге нередко совсем бесснежная; характерны сильные ветры, обусловливающие значительную запыленность атмосферы и снижающие эффективность в общем высокого радиационного баланса.

Эдафические условия также имеют черты аридности. Они выражены в господстве пустынного типа почвообразования (бурые и серо-бурые почвы на севере, сероземы и такырные почвы на юге); в неравномерности увлажнения (активный поверхностный сток обусловливает недостаточное промачивание почв на положительных элементах рельефа и избыточное увлажнение в депрессиях); в подвижности субстрата (особенно характерной для обширных песчаных массивов); в развитии суффозионных процессов; в формировании разнообразной по качеству комплексности почв и растительности, обусловленной частой сменой экологических условий; в бедности почв органическим веществом (гумусом) и почти повсеместном скоплении легкорастворимых солей и формировании гипсового горизонта.

Для развития растительности пустынь характерна многократная смена аспектов в течение вегетационного периода. Так, весной (в течение короткого периода) пышно развиваются, особенно в более южных пустынях, эфемеры и эфемероиды, к концу весны завершающие плодоношение и засыхающие или отмирающие (это представители крестоцветных, лютиковых, маковых, лилейных, бобовых, осоковых, сложноцветных и др.). Летом им на смену приходят длительно вегетирующие травы из семейств молочайных, маревых, развитие которых происходит в более спокойном темпе, и, наконец, к осени наблюдается пышное разрастание и активное плодоношение однолетних и многолетних

растений, главным образом из семейства маревых и некоторых сложноцветных (полыни).

Для биогеоценозов пустынь, в отличие от биогеоценозов других областей, важной отличительной чертой является также мощное развитие корневых систем (и вообще подземных органов — луковиц, корневищ, клубней и т. п.); у деревьев и кустарников (в меньшей степени у полукустарничков) корневые системы уходят далеко вглубь и охватывают большие объемы почвогрунта, хотя по массе они не превышают или незначительно превышают надземную часть. У многолетних трав, особенно у доминантов пустынных сообществ — осоки вздутой и осоки толстостолбиковой (пустынной),— подземные органы очень мощные и в 10—30 раз превышают по массе надземные побеги. Благодаря этой особенности и широкому распространению осок в большей части пустынных сообществ подземная фитомасса последних в два-три раза и более превышает фитомассу, накапливаемую в надземной части. Однако это касается фитомассы сообществ, но не отдельных видов; у некоторых из последних надземная фитомасса может превышать подземную. Очень важно при определении количества подземной фитомассы отделять живые корни от отмерших и не включать последние в расчет.

Особо отмеченными должны быть стадии покоя или полупокоя у многих растений, совпадающие с серединой вегетационного сезона, засушливой и жаркой. Особенно это выражено у полыней, которые, сформировав еще весной генеративные побеги, не цветут и не плодоносят до снижения температуры, наступающей осенью. Уже в мае полыни теряют листья в нижней части куста. В годы с ранними осенними осадками развиваются новые листья и, таким образом, общая масса их частично восстанавливается.

Активность фотосинтеза, наиболее высокая весной, значительно снижается летом, в период максимальных температур. Однако это общая тенденция. Среди пустынных растений различаются три группы видов: со слабой интенсивностью фотосинтеза — это афилльные кустарники и деревья (Haloxylon persicum, H. ammodendron, Calligonum caput-medusae, Salsola richteri и др.), со средней и высокой интенсивностью фотосинтеза — к ним относятся виды, заканчивающие цикл развития в конце весны — начале лета (некоторые виды Astragalus секции Paucijugus, Ferula litwinowiana, Jurinea derderioides, Senecio subdentatus и др.). При особо высоких температурах фотосинтез прекращается (у Ammodendron conollyi — при 48°, у обоих видов Haloxylon — при 50—51°) (Вознесенский, 1971).

Характерная для растений пустынь высокая транспирация регулируется сокращением листовой поверхности (малые размеры листовых пластинок, редукция листьев с передачей ассимиляционных функций однолетним побегам), развитием сезонных форм листьев (крупных — ранней весной, средних — в конце весны и минимальных — летом или осенью), сбрасыванием части листьев и ассимиляционных побегов на летний период (песчаная акация, саксаулы, полыни), наличием эфемерных всасывающих корешков, развивающихся лишь весной и отмирающих с началом засушливого периода (песчаная осока, многие маревые, полыни). Эфемерность (эфемерия) характерна для развития цветковых растений, водорослей, лишайников, мхов и грибов, а также и для многих представителей животного мира, для которых весна — период активной деятельности (рептилии, насекомые, некоторые млекопитающие — особенно грызуны), а на лето они впадают в спячку или сохраняют весьма сниженную активность.

Как результат многообразных неблагоприятных сторон климатического режима и эдафических условий для биогеоценотической среды пустыни в общей форме типична разреженность растительного покрова, невысокая его продуктивность, а отсюда и малая емкость биологиче-

ского круговорота (при высокой его активности в краткие периоды пышного развития). В то же время следует отметить характерный для пустынных биогеоценозов их большой биотический потенциал, высокую меру сопротивления неблагоприятным внешним воздействиям, а также высокую степень толерантности основных физиологических процессов (Заленский, 1971).

Подробные сведения об условиях формирования и развития пустынных биогеоценозов можно получить в ряде обзорных работ (Петров, 1933, 1935; Коровин, Кашкаров, 1934; Кашкаров, Коровин, 1936; Виноградов, 1948; Гальцов, 1955; Нечаева, 1958; Родин, 1961, 1963; Родин, Базилевич, 1965; Гранитов, 1964, 1967).

В связи со все более широким применением в пустынях современной техники (автомашины, вездеходы, буровые станки, автодорожное строительство) особенное значение приобретает выявление форм и оценка степени воздействия антропогенной деятельности на природу пустынь. Необходимо учитывать, что антропогенные факторы нередко по своему значению выступают на первое место и без их изучения нельзя правильно прогнозировать направление изменения биогеоценозов и давать практические рекомендации (Нечаева, Панфилов, 1971).

ОЦЕНКА СРЕДЫ ПУСТЫННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

В пустыне понимание и оценка среды, в которой протекает жизнедеятельность организмов, приобретает особенно важное значение из-за пестроты экологических условий и крайне резкого колебания метеорологических факторов по сезонам (в пределах одного года) и по годам.

Продукция биогеоценозов (фитомассы, зоомассы) зависит от комплекса взаимодействующих природных факторов. Эти связи обычно очень сложны и еще мало изучены.

Климат и микроклимат. Метеорологические показатели в аридной зоне колеблются по годам особенно резко, поэтому необходимы многолетние климатические, микроклиматические и агрометеорологические наблюдения. Целесообразно, чтобы стационары были привязаны к метеорологическим или агрометеорологическим станциям, стандартная программа которых дополнялась бы актинометрическими градиентными и микроклиматическими наблюдениями на экологических профилях.

Изучение микроклимата (фитоклимата), связанного с неравномерным размещением растительности и с особенностями ее вертикальной структуры, находится в зачаточном состоянии, а для условий пустыни это имеет очень большое значение. Поэтому при микроклиматических наблюдениях необходимо учитывать особенности размещения растительности по площади участков. Это очень важно в силу того, что появление и выживание всходов растений в пустынях находится в особо тесной зависимости от сочетания условий влажности и температуры, существенно дифференцированных в зависимости от размещения взрослых растений.

Сложные взаимодействия процессов обмена энергии в природных комплексах находят выражение в показателях теплового баланса. Компоненты теплового баланса вычисляются по наблюдениям за приходом солнечной радиации и градиентными наблюдениями за температурой, влажностью воздуха и скоростью ветра в приземном слое воздуха. Регистрируются все составляющие радиационного баланса как основного энергетического источника биогеоценозов и определяется фотосинтетически активная радиация (ФАР). Особое внимание должно уделяться изучению альбедо (отражательной способности) различных группировок растений и учету поглощения и использования солнечной энергии растительностью.

Большое внимание следует обратить на влажность приземных слоев воздуха и температуру поверхностных слоев почвы в связи с тем, что в пустынях происходят процессы конденсации водяных паров атмосферы, имеющие существенное значение (Благовещенский, 1940, 1954). В южных пустынях особенно необходимы наблюдения над снеговыми скоплениями под кустами и их учет. Лучшие и более обильные всходы полыни и других полукустарничков, а также саксаула отмечаются именно в местах скопления снега (Бурыгин, 1955, 1956). Необходимы также измерения глубины промачивания почвы после таяния снега в местах неравномерного его накопления.

Наблюдаемые в отдельные годы (или в отдельных регионах) снеговалы оказывают существенное воздействие на кусты крупных кустарников (саксаула, кандымов и др.): при обламывании снеговалом крупных ветвей снижается семенная продуктивность этих растений на следующий год (Русанов, 1937). Вместе с тем это влечет образование поросли и омоложение кустов. Снежный покров может иметь значение в отборе растений по степени морозоустойчивости: при кратковременном снежном покрове растения подвергаются более сильному воздействию осенних и весенних заморозков (Рихтер, 1946).

Особого внимания заслуживают измерения количества воды, стекающей по стволам саксаулов, крупных кандымов и других кустарников, которое достигает больших величин и обусловливает резкие различия в запасе влаги в почвах под кронами и в межкроновых пространствах, а также учет влаги инея и росы и характер ее последующего распределения в почве.

Также тщательно должен изучаться ветровой режим, особенно в песчаной пустыне в связи с динамикой эолового рельефа и формированием его микроформ. Большое влияние на развитие растительности оказывают мощные проявления движений воздуха, такие, как гармсиль (сухие и горячие ветры главным образом юго-восточного румба), под воздействием которых наблюдается массовое опадение листьев, завязей, недозрелых плодов, ассимиляционных и ростовых побегов (Родин, 1961). Вместе с тем сильные ветры могут оказывать воздействие на растения осаждением на их надземных частях солей, приносимых иногда за сотни километров (Карпов, 1951) в весьма ощутимых количествах (Сахаров, 1948). Известно, что процессами импульверизации (перенос солей ветром) объясняют некоторые явления в почвообразовании (Димо, 1914).

Если поблизости от пункта стационарных наблюдений в пустыне есть участки оазиса, чрезвычайно важно провести сравнительные исследования климатических режимов в пустыне и оазисе. Важно при этом установить глубину воздействия «агроклимата» оазиса на климат пустыни, и наоборот (Скворцов А. А., Скворцов Ю. А., 1917; Сапожникова, 1951).

Рельеф. В пустыне формы рельефа (микро-, мезо- и макрорельефа) оказывают влияние на температурный и ветровой режимы и имеют существенное значение в перераспределении жидких и твердых осадков. Например, на подгорных равнинах Копет-Дага микроповышения получают 15—30% от среднего запаса снеговых вод, западины — до 25%, а крупные падины — от 25 до 50% (Распопов, 1954). Повышенное увлажнение последних создает столь необычные для пустынь условия, что здесь поселяются земноводные — жабы и лягушки, успевающие за короткий период весны развиться и принести потомство (Минервин, 1954). Участки с повышенным увлажнением используются для ойтачного земледелия. Необходимы наблюдения за уклоном поверхности такыров и скоплений на них песка или других повышений, могущих влиять на перераспределение поверхностного стока. Воды поверхностного стока вызывают ряд морфологических новообразований: временных русел, суффозионных воронок, своеобразных «разливов» с отложением делювиального материала и т. п.

В песчаных массивах, и особенно на их контактах с подгорными равнинами или такырами, необходимы наблюдения за движением песчаных гряд, с маркировкой их вешками, реперами и обязательной отметкой высоты гряд и направления их поступательного движения.

Особое внимание должно быть обращено на различные зоогенные формы рельефа — термитники, муравейники, колонии грызунов, тропы, пробитые дикими животными, и особенно верблюдами и пасущимися другими домашними животными. Все эти формы имеют существенное значение в перераспределении осадков, накоплении органогенного материала (запасы пищи и пищевые остатки), аккумуляции азота (термитники), изменения pH среды (муравейники).

Многие новообразования в рельефе (особенно в микро- и мезорельефе) связаны непосредственно с жизнедеятельностью растений в сочетании с другими факторами среды. Кучевые пески, песчаные холмы («острова») на такырах, прикустовые бугры и др. (Бабаев, 1953; Богданов, 1960; Родин, 1961). Наблюдения подобного рода могут явиться обоснованием для практических мероприятий, например противоэрозионных.

Должны быть изучены и разнообразные антропогенные формы рельефа, связанные с хозяйственной деятельностью человека в современную эпоху (водосборные валики, стоковые канавы, наливные колодцы, дождевые ямы, оголенные барханные пески возле водопойных точек) или сохранившиеся от далекого прошлого (Андрианов, Базилевич, Родин, 1957).

Почва. При изучении почв пустынных сообществ в первую очередь должно быть обращено внимание на строение и мощность поверхностной корки (на такырах корка имеет мощность до 10—12 *см* и отличается глинистостью и плохой водопроницаемостью), наличие щебнистости (не только на поверхности, но и по всему профилю), присутствие карбонатов и гипса (и то и другое является диагностическим признаком типа почвообразования), глубину промачивания в периоды увлажнения, характер миграции солей (вмывание или, наоборот, подтягивание к поверхности), глубину залегания капиллярной каймы, конденсационных процессов в зоне аэрации, особенности распределения корневых систем главнейших эдификаторов и количество деятельных и отмерших корней на единицу объема и т. д. Различные показатели влажности почв в сочетании с данными по осадкам могут быть использованы для оценки влагообеспеченности территории.

В условиях комплексного почвенно-растительного покрова (наиболее характерного для подзоны полупустыни) необходимо установление соотношений элементов комплекса (методом линейной трансекты, площадной съемки или соответствующими подсчетами на аэрофотоснимках).

Существенны и такие вопросы, как аккумуляция опада под кустами, скорость разложения (или мацерации) органических остатков, запасы всхожих семян в почве. Важным моментом является установление динамики поступления опада по сезонам года, которая зависит как от особенностей жизненных форм, так и от метеорологических условий (Тогызаев, Мирошниченко, 1969; Антонова, 1970).

Точно так же необходимо изучение микрофлоры ризосферы растений пустынь, обладающей специфическими особенностями, крайне слабо вскрытыми (Литвинов, 1954, 1956).

Помимо ризосферных микроорганизмов, в почвах пустынь обнаружены микроорганизмы, использующие минеральные источники питания. Отмирая, они способствуют накоплению в почве органических веществ. Многие олигонитрофильные микроорганизмы усваивают азот воздуха, пополняя, таким образом, запасы азота в почве (Скалон, 1971). Это в особенной мере подчеркивает важность глубокого изучения микрофлоры пустынных биогеоценозов, на этом пути можно ожидать вскрытия еще неизвестных закономерностей.

Роющая деятельность грызунов и избираемые ими виды пищи (семена, надземные органы растений, корни, корневища, луковицы и т. п.) оказывают прямое влияние на образование новых форм рельефа, смену одних растительных сообществ другими, жизненность и процессы возобновления растений и др. (Стальмакова, 1942; Нечаева, 1954), а кроме того, вызывают косвенным путем многообразное воздействие на почву и растительность (Ротшильд, 1968). Менее известны, но имеют также существенное значение в жизни биогеоценозов пустынь результаты деятельности жуков-чернотелок, термитов, мокриц, цикад, фаланг, псиллид и др. (Димр, 1916; Бурачек 1930; Козлова, 1951; Базилевич, Голлербах и др., 1953; Лащак, 1954; Логинова, 1971). Поэтому все проявления жизнедеятельности животных в пустынных биогеоценозах подлежат тщательному изучению и обязательно должны быть выражены в соответствующих величинах на единицу площади.

Необходимо обратить внимание на количественные показатели — численность популяций и зоомассы животных организмов, так как она является важной составной частью биомассы пустынных сообществ. Важно своевременное изучение массового появления грызунов, насекомых и других животных организмов, приводящего к большим повреждениям растительности и влияющего на ее продуктивность не только в данном году, но и в последующие (снижение семенной продуктивности, уничтожение всходов и подроста и др.). В таких случаях особенно необходим как учет возросшей зоомассы, так и определение уменьшения фитомассы за счет поедания фитофагами, с учетом впоследствии степени снижения урожайности пастбищ для сельскохозяйственных животных.

Особое же внимание должно быть обращено на степень воздействия выпаса домашних животных как на растительность, так и на природную фауну. Многие биогеоценозы пустынь за историческое время претерпели, несомненно, значительные изменения под влиянием пастьбы скота. По мере дальнейшего развития животноводства в пустыне и роста поголовья влияние этого фактора будет усиливаться. В связи с этим необходимы одновременные наблюдения на заповедных и используемых участках, а также на пастбищах с нормированным выпасом и с разной степенью пастбищной нагрузки.

ИЗУЧЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПУСТЫННЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Подходы к изучению растительности пустынных биогеоценозов должны быть такими же, как и при изучении сообществ лесных, степных и т. п. Вместе с тем следует обратить внимание на специфические черты растительных сообществ пустынь, которые важно не упустить при их изучении.

Морфологические и биологические особенности жизненных форм. Пустынные сообщества слагаются различными жизненными формами (от деревьев до однолетников), резко отличающимися по морфологии, продолжительности жизни, срокам вегетации и другим показателям. Синузии, слагаемые представителями той или иной жизненной формы, отличаются друг от друга сроками развития. Для правильной хозяйственной оценки различных формаций необходимо знать особенности составляющих их биоморф в следующем плане.

1. Общий облик (характер) надземной части.
2. Типы побегов (вегетативные — удлиненные, укороченные и др.; генеративные), число порядков ветвления, продолжительность жизни.
3. Морфологические особенности ассимиляционных органов, их поверхность и масса[1].

[1] Весовые показатели даются в сыром, воздушно-сухом и абсолютно сухом состоянии.

4. Морфологические особенности подземных органов и корневых систем, число порядков ветвления, их поверхность и масса, продолжительность жизни.
5. Фитомасса надземной и подземной части (по фракциям).
6. Годичный прирост (надземной и подземной части).
7. Годичный опад (особенности формирования опада — ассимиляционные и генеративные органы, многолетние органы).

В последние годы в изучении биоморф пустынных растений имеются значительные успехи, благодаря чему стал известен ряд параметров для растений, слагающих пустынные сообщества. При дальнейшем изучении жизненных форм целесообразно руководствоваться ранее опубликованными работами, содержащими методические и принципиальные установки (Стешенко, 1950, 1960; Беспалова, 1960, 1965; Беспалова, Борисова, 1960; Борисова; 1961; Серебряков, 1962; «Растительные сообщества и животное население степей...», 1969; Нечаева, Василевская, Антонова, 1969, 1970; Серебрякова, 1971).

Фенология. Фенологические наблюдения — один из важнейших разделов в связи с тем, что метеорологические условия года в пустынях особенно сильно влияют на рост и развитие растений. Наблюдения показали, что сроки начала и конца вегетации у кустарников по годам колеблются сравнительно мало и очень резко у однолетних и многолетних трав с зимне-весенней вегетацией (Нечаева, 1958; Антонова, 1971).

Однако изучение по общепринятой программе необходимо проводить с добавлением некоторых количественных показателей — длины годичных побегов разного типа, размеров опада в процентах от максимального прироста за год (с указанием опадающих органов или частей растения), что позволяет более точно представить закономерности в процессах годичного прироста и накопление опада растительной массы.

Годичные флюктуации в растительном покрове. Значительные колебания режимов тепла и увлажнения сильно сказываются на степени развития растений, поэтому необходимы многолетние наблюдения. Наиболее сильно рост и фитомасса колеблются у весенних и летних однолетников, несколько меньше у кустарниковых и полукустарниковых растений пустынь (Нечаева, 1958; Нечаева, Антонова, 1970).

Много лет бытующее представление о краткости периода вегетации у весенних однолетников («эфемеров») в настоящее время пересмотрено (Нечаева, 1958 и др.; Маркова, 1966). Установлено, что эти растения способны прорастать с осени, развиваться на протяжении 6—8 месяцев (с октября до мая), обусловливая явление так называемой «зимней вегетации» (Бурыгин, Маркова, 1970). Только в засушливые годы их вегетация ограничивается весенним периодом. Самым коротким вегетационным периодом (1,5—2 месяца) из однолетников отличаются раннелетние растения, прорастающие в марте (яровые) и приносящие семена и усыхающие в мае. Это и есть собственно эфемеры. Необходимо проводить наблюдения за сроками появления всходов, учитывая их принадлежность к определенной жизненной форме (Нечаева, Василевская, Антонова, 1969), одновременно регистрируя условия водного, теплового и радиационного режимов.

Одновременно важно изучить выживаемость всходов в разные по метеорологическим условиям годы, которая сильно колеблется у разных биологических групп растений. Например, эфемеровые злаки более устойчивы к неблагоприятным условиям, чем представители эфемерового разнотравья или, тем более, многолетних трав (Нечаева, 1945; Герасименко, 1971).

В силу сказанного установление полного списка видов и численных соотношений в синузиях эфемеров, эфемероидов и длительно вегетирующих однолетних и многолетних трав необходимо повторять на протяжении нескольких лет (Нечаева, 1952), связывая количественные

показатели фитомассы, запаса семян, опада и т. п. с метеорологическими условиями.

Длительные стационарные исследования сроков развития растительности, продуктивности и возобновления в связи в экологическими и метеорологическими условиями должны быть положены в основу разработки агрометеорологических прогнозов.

Режимы тепла и увлажнения влияют на проявления мозаичности пустынных сообществ (Ротшильд, 1960), что отражается на величинах продуктивности фитомассы, энергии плодоношения, вегетативного разрастания, а косвенно сказывается на численности животного населения сообществ.

Эдификаторные экобиоморфы пустынных сообществ — полудеревья (саксаулы), кустарники (черкезы, джузгуны) и полукустарнички (полыни, солянки, астрагалы) — обладают рядом особенностей, еще очень слабо изученных, поэтому необходимы специальные наблюдения из года в год над маркированными экземплярами для выявления типов побегообразования, длительности жизни ростовых, ассимиляционных и генеративных побегов (помимо отбора кустов для наблюдений, необходимо маркировать отдельные ветви и побеги).

Особого внимания требует биология корневых систем, особенно сосущих корешков, изучение которых в пустынных сообществах начато недавно, но уже установлена их преимущественная роль в разнообразных сообществах (Нечаева, Ищенко, 1966, 1969; Рустамов, 1963, 1969). Очень важно сопряженное изучение развития корневых систем с развитием надземных частей растений, между которыми существует весьма тесная связь, что выявляется при последовательных ежегодных наблюдениях, начиная от сеянца до взрослого растения (Федорова, 1969).

Если при изучении синузий полукустарничков уже накопился некоторый опыт и имеются четкие методические указания (Стешенко, 1960), то изучение синузий мхов и лишайников в пустынях ждет своего исследователя. Между тем синузии мхов в ряде обширных районов пустынь (Каракумы, Кызылкумы) и лишайников (Устюрт) имеют эдификаторное значение, сущность которого совершенно не выяснена. Связываемое с развитием покрова Tortula desertorum отмирание пустынных полукустарников и полукустарничков (Шингарева, 1940; Родин, 1948) требует подтверждения (Родин, 1961).

Вообще же явление массового отмирания популяций эдификаторов в пустынных сообществах («кладбища» полыни, боялыча, саксаула) также должно привлечь особое внимание как явление малоизученное и не имеющее универсального объяснения (Коровин, 1939; Синьковский, 1951; Викторов, и др., 1955; Родин, 1961).

УЧЕТ ЗАПАСА И ДИНАМИКИ ФИТОМАССЫ В БИОГЕОЦЕНОЗАХ ПУСТЫНЬ

В связи с обычной разреженностью растительности в пустынных сообществах участок для изучения должен иметь площадь, достаточную для закладки постоянной трансекты[1] необходимой длины (от 150 до 500 *м*). В случае значительной неоднородности покрова может потребоваться закладка нескольких трансект. Методику описания участка, обработки трансекты, выбора модельных экземпляров и т. п., а также учета обилия растений можно найти в «Полевой геоботанике» (т. 3, 1961) и статьях А. А. Юнатова и В. М. Понятовской.

Учет общего запаса фитомассы. Запас фитомассы опре-

[1] В пустынных сообществах метод трансекты наиболее целесообразен и широко оправдал себя на практике (Нечаева, 1957).

деляется по видам или жизненным формам. У кустарников и полукустарничков различаются следующие структурные элементы фитомассы: 1) многолетние надземные части (стволики и одревеснев шие ветви, не подвергающиеся ежегодному опаду); 2) однолетние надземные части: а) ассимиляционные побеги (листья или выполняющие их функцию зеленые побеги) [1]; б) ростовые побеги (часть их у полукустарников отмирает, а остальные сохраняются и становятся многолетними); в) генеративные побеги; 3) подземные части — корни, корневища, клубни, луковицы (масса последних учитывается отдельно от корней).

У дерновинных злаков выделяют многолетние части (к ним относятся узлы кущения, не образовавшие в текущем году генеративного побега), однолетние побеги и корни. Выбранные для учета модельные кусты срубают (или спиливают) до корневой шейки, раскладывают на брезенте (по выделенным классам размеров), обрывают и взвешивают раздельно листья, однолетние и генеративные побеги в сыром состоянии; далее для указанных фракций тщательно отбирают среднюю пробу весом 1—1,5 *кг*, которую взвешивают и укладывают в бязевый мешочек. Далее взвешивают все многолетние одревеснев шие части модельных кустов, от них также отбирают среднюю пробу (на глаз берут пропорционально части стволов и ветвей разной толщины) весом 0,8—1,0 *кг*. Впоследствии все пробы высушивают до воздушно-сухого или абсолютно сухого состояния (при 105°). Определив вес пробы, устанавливают процент потери влаги и вычисляют количество воздушно-сухого и абсолютно сухого вещества всех однолетних и многолетних частей растений в сообществе [2].

Материал этих проб после досушивания можно использовать для химических анализов.

Учет фитомассы лишайников. Нередко в пустынных сообществах значительную роль в накоплении фитомассы играют кочующие и прикрепленные лишайники и мхи. На лишайниковых такырах в юго-западной Туркмении количество органического вещества лишайников составляет до 10 *ц/га*; в лишайниковых [Lecanora (=Aspicilia) desertorum s. l.] пустынях Сирии его запасы достигают 15 *ц/га*. В связи с тем, что кочующие лишайники, как правило, заключают внутри таллома минеральные частицы (обломки щебня, крупные песчинки, комочки почвы), чрезвычайно плотно скрепленные с «телом» лишайника, прямое определение количества органического вещества невозможно [3].

Наиболее надежным, испытанным В. В. Пономаревой способом определения фитомассы указанных организмов является учет содержания в них органического углерода (принцип, по которому производится определение в почвах гумуса). Следует только учитывать, что в почвенном гумусе содержание органического углерода принято считать равным 58% (в действительности оно колеблется в различных географических условиях от 50 до 60%), в растительных же остатках среднее содержание углерода равно примерно 45% (в расчете на вес сухой и беззольной органической массы).

[1] Продолжительность жизни ассимиляционных органов у пустынных растений весьма различна: часть видов сбрасывает их с наступлением жаркого периода, другие сохраняют их до конца вегетации, наконец, имеются виды, у которых, наряду с опадением старых листьев, происходит появление новых.

[2] Для установления содержания воды в листьях и других органах растений в условиях сухого воздуха пустыни следует брать особые навески свежих листьев в металлические или стеклянные бюксы.

[3] В Ботаническом институте им. В. Л. Комарова АН СССР и в Почвенном институте им. В. В. Докучаева были предприняты неоднократные попытки отделить органическое вещество лишайников от минерального ядра при помощи центрифугирования, отмывки в тяжелых жидкостях и другими способами. В итоге всегда получалась масса с большим содержанием минеральных примесей. Необходима дальнейшая разработка методов очистки лишайников от минеральных примесей.

Техника определения фитомассы по содержанию органического углерода сводится к следующему. Весь образец или среднюю пробу растирают в фарфоровой ступке и пропускают через сито с диаметром отверстий 0,25 *мм*. Полученный порошок хорошо перемешивают и в нем определяют содержание органического углерода бихроматным методом по Тюрину не менее чем в двух повторностях. Полученное содержание органического углерода умножают на коэффициент 2,22. Исходя из содержания органического вещества в образце и из веса данного образца на определенную площадь, вычисляют вес фитомассы.

Для определения фитомассы лишайников закладывают несколько учетных площадок по 1 $м^2$ (или большее число площадок по 0,5 или 0,25 $м^2$), с которых тщательно собирают все кочующие лишайники и разбирают по видам или родам. Взвешивают материал раздельно по площадкам. Затем тщательно отбирают среднюю пробу весом в 2—3 *кг* и высушивают при 105°. После этого из нее может быть взята навеска для определения количества органического вещества и сделан соответствующий пересчет на 1 *га*. Определение массы кустистых и других прикрепленных лишайников не требует особых пояснений. Можно лишь отметить, что собирать их желательно во влажную погоду, так как в сухом состоянии они очень легко крошатся.

Сбор пустынных мхов (например, Tortula desertorum) представляет большие технические трудности, так как нижняя часть стебельков мха обычно как бы «впаяна» в почву (в ее тонкий поверхностный горизонт). Не имея опыта количественного учета органической массы мхов, можно лишь предполагать, что удобно будет предварительное просеивание ее через густое сито с последующей осторожной промывкой от субстрата на таком же сите и дальнейшее высушивание. По всей вероятности, как и в случае с кочующими лишайниками, в отмытых образцах также окажется некоторое количество минеральных частиц, т. е. здесь потребуется применение того же косвенного метода для определения органической массы.

Определение органической массы мхов в сообществах пустынь представляет особый интерес, так как до сих пор подобный учет не проводился. Между тем в ряде районов пустынь (Заунгузские Каракумы, Кызылкумы, некоторые районы Устюрта) моховая синузия бывает так сильно развита, что аборигены дали этим местам особое название «карахарсанг» (черный мох).

Учет массы напочвенных водорослей представляет еще большие трудности, чем лишайников и мхов, в связи с тем, что частицы тонкого мелкозема особенно прочно скрепляются с их слоевищами. Поэтому и здесь приходится прибегать к описанному выше косвенному методу, хотя имеются и прямые методы количественного учета почвенных водорослей, описанные М. М. Голлербахом (1959).

Учет количества корней следует производить в основном по методу, изложенному М. С. Шалытом (1960). Для определения размеров площади, с которой требуется извлечь корни, вычисляется средняя площадь питания кустов того или иного вида по классам размеров. Для этого величина площади трансекты, выраженная в квадратных метрах, делится на несколько частей (по числу классов) пропорционально доле, приходящейся на каждый класс того или иного вида (исходя из суммы квадратов диаметров растений). Полученные величины площади в квадратных метрах делятся на число кустов соответствующих классов, и таким образом устанавливается средняя площадь питания особи данного класса. Затем подыскивается в натуре, вне постоянной трансекты, не менее чем по три средних (модельных) куста для каждого класса и вокруг них очерчивается круг радиусом, вычисленным соответственно площади питания растения данного класса. С этой площади и извлекаются корни на заданную глубину общепринятым «методом монолитов». При

небольшой площади питания может быть взята площадка квадратной формы, что технически удобнее, а результаты в обоих случаях очень близки. При большой площади питания, с радиусом 3—4 *м* и более, можно ограничиться изъятием для отмывки сектора, равного $^1/_2$—$^1/_5$ площади.

В связи с тем, что в условиях пустыни всегда встречаются большие трудности с получением достаточных количеств воды, обеспечивающих отмывку всего объема почвы, извлекаемой с площади питания, может быть рекомендован следующий способ: почву, извлеченную из соответствующего генетического (или по интервалам глубины) горизонта, высыпают на брезент. Из нее отбирают все доступные к извлечению корни. Остающуюся массу почвы, уже отчасти перемешанную, еще раз смешивают дополнительно и из нее берут среднюю пробу определенного объема в кубических сантиметрах, которую впоследствии и отмывают. Определив объем почвы (во взрыхленном состоянии), производят соответствующий пересчет данных. Естественно, что отобранные вручную корни также должны быть отмыты от минеральных примесей. Вес стержневого корня с отделенными боковыми корнями (кроме тех, которые вошли в извлекаемый объем почвы, если для учета берется неполная площадь питания) прибавляют к весу корней всей площади питания.

Корневые массы мелких полукустарничков учитывают таким же методом, т. е. для их модельных кустов также вычисляют площадь питания, но для исходного расчета берут не всю площадь трансекты, а ее часть за вычетом площади, приходящейся на площадь проекций крон крупнорослых кустов (саксаула, кандымов, гребенщиков).

Как показали неоднократные опыты и сопоставления метода монолитов и метода площади питания (Базилевич, Родин, 1956; Родин, Ремезов, Базилевич, 1968; Рустамов, 1965, 1968), последний дает более правильные представления о соотношении количеств подземной и надземной частей фитомассы у отдельных видов.

Для учета корней мелких травянистых растений (мятлика, эфемеров, однолетних солянок и др.) берут в достаточной повторности монолиты площадью 0,25 *м*^{2} или меньшего размера. Общее количество корней, приходящееся на эти растения, вычисляют на 1 *га*, исходя из площади, покрываемой ими в данном сообществе. Длину и поверхность корней определяют с помощью формул (Шалыт, 1960) и расчетным способом по заранее составленным таблицам (Рустамов, 1971). Во всех случаях следует брать образцы для определения содержания влаги. Можно высушивать при 105° и всю массу корней, извлеченных из монолита. Луковицы, клубни, корневища учитываются особо. Окончательные результаты выражаются в абсолютно сухом весе веществ на 1 *га*.

При наличии технических условий использования изотопов, определение запаса живых корней можно осуществлять с помощью ^{14}C (Дальман, 1968), ^{137}Ce (Олсон, 1968) или ^{32}P. Для изучения линейного прироста корней можно применять методы смотровых панелей, или окон (Овингтон, Маррей, 1968; Роджерс, Хед, 1968) однако их использование в пустыне затрудняется осыпанием песка вдоль окон, накоплением росы на стеклах и т. д.

Учет сезонного максимального и годичного прироста. В связи с тем, что различные синузии и жизненные формы растений в пустынях развиваются неодновременно, данные однократного учета не дают величины годичного прироста (Сочава и др., 1962). Необходим учет посредством срезания трав и ощипывания годичных побегов не менее трех раз в год: вторая половина весны (конец апреля — май), лето и осень. Для вычисления максимального запаса фитомассы суммируются самые высокие показатели веса различных растений, например весенних трав — по весеннему учету, кустарников и летних однолетников — по летнему, полукустарничков — по осеннему или летнему и т. д.

Для хозяйственных целей, особенно для оценки пастбищ, важно знать величину годичного прироста в сезонном разрезе. Она вычисляется на основании сезонного учета суммированием взвешенной массы годичных побегов по всем жизненным формам или синузиям по состоянию на данный сезон.

Прирост в пустынях очень резко колеблется по годам в связи с меняющимися погодными условиями. Поэтому для получения более или менее достоверных величин необходимы минимум трехлетние исследования, а для установления пределов колебания прироста требуется многолетний учет для растений различных жизненных форм. Его результаты вместе с агрометеорологическими показателями (метеорологическими данными, влажностью почв, глубиной промачивания почв и некоторыми другими показателями) подвергаются математической обработке, что позволяет выявить связи между развитием растительности и агрометеорологическими условиями. Эти корреляции используются для построения формул, позволяющих прогнозировать урожайность пастбищных растений.

Определение прироста методом расчета. Учет годичного прироста фитомассы взвешиванием наиболее точен, но трудоемок. В последние годы разработаны способы определения массы годичного прироста некоторых растений по таблицам, номограммам и формулам, выведенным на основании зависимости между массой, числом особей, их размером (высотой и диаметром) и длиной годичных побегов. Таблицы, формулы и номограммы позволяют быстро (даже в поле) высчитывать годичный прирост только на основании подсчета числа особей (побегов) и промеров длины годичных побегов кустарников (Антонова, 1968), полыней (Грингоф, 1965) и осоки вздутой (Грингоф, 1962).

Запасы древесины в саксаульниках могут быть определены по таблицам, разработанным М. В. Гудочкиным (1955) для казахстанских насаждений саксаула. Для получения соответствующих величин необходимо установление в поле средних высот и средних диаметров деревьев саксаула.

Необходимо продолжить разработку этого метода для всех растений и природных районов, так как он позволяет вычислять общий запас фитомассы, максимальный годичный прирост и запас фитомассы корма на любую дату и фазу развития до достижения предельной длины годичного побега.

Величину годичного прироста надземной органической массы можно определить изучением линейного прироста растений, основываясь на прямой зависимости между увеличением их линейного роста и накоплением органической массы (Нечаева, 1957а). При этом важно выявить период максимума накопления годичного прироста, который у эфемеров и эфемероидов совпадает со временем их массового цветения, тогда как у многих кустарников и полукустарников наблюдается два максимума: в период начала развития генеративных побегов и в период плодообразования (Антонова, 1970). Величины эти и самые сроки сильно колеблются в зависимости от метеорологических условий года, так что для получения средних данных необходимы многолетние наблюдения. Сильно колеблются и соотношения величин прироста однолетних и многолетних (одревеснев ших) частей как в разных пустынных биогеоценозах, так и в различных климатических условиях (Нечаева, Антонова, 1970).

Опираясь на определение возраста полукустарничков (Стешенко, 1960), можно попытаться подойти к определению годичного прироста следующим способом.

1. Определить возраст модельных кустов, выбранных по дробным классам размеров на изучаемой трансекте, и установить классы возрастов, соподчиняя их с классами размеров.

2. Оборвать листья и однолетние побеги, определить их вес и вес многолетней, одревеснев шей части у всех модельных кустов.

3. Составить таблицу весов однолетних и многолетних частей по установленным классам возраста. Таким образом, будет получен средний вес кустов для каждого класса возраста.

4. Вычесть из веса растений II класса вес растений I класса и разницу разделить на число лет в интервале между этими классами. Полученная величина может быть условно принята за средний годичный прирост древесины и листьев в соответствующем возрастном пределе. Так же следует вычислять эти величины для всех возрастов (т. е. брать вес растений III класса, вычитать из него вес растений II класса, из веса растений IV класса вычитать вес растений III класса и т. д.).

Имея (на основе перечета всех кустов на трансекте) данные о количестве кустов по классам размеров (возрастов), можно вычислить средний годичный прирост кустарников и полукустарников во всем сообществе на 1 *га*.

Определение прироста корней — еще более трудная задача, и мы не располагаем надлежащими материалами для растений пустынь.

Естественно, что для определения прироста корней необходима постановка специальных наблюдений над растениями на протяжении ряда лет с ежегодными определениями веса органического вещества корней у определенного числа модельных экземпляров. В результате достаточно продолжительных наблюдений и при большом числе учитываемых экземпляров смогут быть получены надежные данные. Даже краткие, в интервале одного года, наблюдения уже дадут некоторый фактический материал, пригодный для ориентировочных суждений. Можно, однако, попытаться получить приближенные данные о приросте корней и непосредственно в поле при однократном исследовании. Для этого следует применить тот же способ, который был рекомендован выше для определения годичного прироста надземной массы полукустарников и полукустарничков, хотя в данном случае (определение прироста корней) предстоит огромная по трудоемкости работа по отмывке корней многих десятков образцов. Конечно, здесь могут быть использованы и данные, которые будут получены при определении количества корневых масс у модельных кустов.

Прирост корней у дерновинных злаков надо определять так же, как это предложено в разделе о травяных биогеоценозах. Это же относится и к другим многолетним травам.

Определение прироста лишайников и мхов. Определение годичного прироста кустистых лишайников и мхов надлежит осуществлять по методике, разработанной А. А. Корчагиным (1960). Однако надо быть готовым к тому, что исследователь в пустыне столкнется с новыми условиями и непредвиденными трудностями, преодолевать которые придется впервые. Особенно это касается кочующих лишайников, для которых не могут быть предложены испытанные способы.

Можно испытать периодическое взвешивание специальных маркированных экземпляров, выбранных на охраняемой пробной площади и аккуратно укладываемых на прежнее место. Можно применить обвязывание комочков лишайника нейлоновой ниткой с крохотной занумерованной биркой из достаточно стойкого материала (тонкая алюминиевая или пластмассовая пластинка). Следует предусмотреть крепление свободного конца нитки к миниатюрному колышку, чтоб комочек не был унесен водой или ветром.

Взвешивание следует приурочивать к дням с сухой погодой в течение нескольких предшествующих дней для того, чтобы в наибольшей мере избавиться от ошибки в весе, который может сильно меняться при увлажнении. Желательно замаркировать и первоначально взвесить не менее 300 экз., разбив их на три серии по 100 шт. За растениями первой

серии нужно наблюдать 1 год, второй — 2 года, третьей — 3 года[1]. По окончании опыта над каждой серией лишайники должны быть освобождены от минерального ядра (и вообще от минеральных примесей) и взвешены после досушивания при 105°. Далее из них должна быть тщательно отобрана средняя проба для определения количества органического вещества описанным выше косвенным способом. После всего этого может быть определена величина годичного прироста на 1 *га*.

УЧЕТ ОПАДА В ПУСТЫННЫХ СООБЩЕСТВАХ

В стационарных условиях при ежегодном многократном учете прироста фитомассы размер годичного опада можно вычислить по разнице между максимальным годичным приростом и сохранившимся сухостоем к началу вегетации (по жизненным формам, а затем в целом по фитоценозу). Для этой цели важно провести учет сухостоя зимой или ранней весной.

У кустарниковых и полукустарниковых растений часть годичного прироста не поступает в опад, а сохраняется на растениях в виде одревесневших побегов, хорошо отличающихся по цвету коры. Эти побеги учитываются и затем исключаются при вычислении опада. Вычислению величины опада по видам помогут данные по опаду в процентах, полученные при круглогодичных фенологических наблюдениях. Недостатком его является недоучет опада многолетних частей. Величины опада, как и прироста, сильно колеблются по годам под воздействием метеорологических условий; для выявления этих колебаний и получения средних показателей нужны многолетние наблюдения. Одним из методов объективной оценки опада является непосредственный сбор опада на протяжении года. В этих целях в полукустарничковых сообществах (полынниках, боялычниках, биюргунниках и т. п.) следует огородить металлической сеткой две-три площадки (сообразуясь с необходимостью охвата возможно более типичных участков изучаемого сообщества) шириной 1 *м* и длиной 5 *м*. (Сетка необходима для предохранения площадки от выноса ветром опавших частей растений, а также от приноса постороннего материала.) С такой узкой площадки можно собирать опад, не повреждая растений и не затаптывая их опавшие части. На этих площадках в течение всего года проводится неоднократный сбор опавших листьев, однолетних побегов и отмерших листьев и стеблей полукустарничков и травянистых растений[2], а также осыпавшихся плодов и семян тех и других. Собранный материал разбирают по названным фракциям в отдельные мешочки и взвешивают, после досушивания при 105° взвешивают вновь с дальнейшим пересчетом данных на 1 *га*. Сбор следует приурочить к наблюдаемым периодам массового опада, во избежание потерь из-за измельчения, поедания его животными (насекомыми, птицами, грызунами), разрушения бактериями и т. п.[3]

[1] Если первые 2 года наблюдений окажутся «сухими» — с ничтожным количеством осадков, то третью серию замаркированных экземпляров следует сохранить и на следующий год (может быть, на 2 года) и одновременно заложить три новые серии в расчете, что наступит год со средним или высоким количеством осадков и благоприятными для роста лишайников температурными условиями и режимом влажности.

[2] У однолетних солянок и полыни, достигающих максимальной надземной массы в период бутонизации, вслед за этим начинается постепенный опад листьев и количество надземной массы несколько уменьшается, возрастая во время плодоношения, осенью.

[3] В Центральных Каракумах метод огораживания полукустарничков и кустарников средней величины (кандым, боялыч) не дал желаемых результатов. Модельным кустам, огороженным марлевой или пластмассовой сеткой, создаются более благоприятные условия, они не подвергаются воздействию сильных ветров, притеняются, в результате чего нарушается обычный ритм опада. В частности, летом уменьшается количество опавших листьев, веточек. Огороженные особи лучше развиваются, прирост у них больше, побеги одревеснеют в большей степени и «модельные кусты» в таких случаях не отображают истинную картину опада.

В сообществах с участием крупных кустарников (саксаула, гребенщика, черкеза, рослых видов кандымов и др.), помимо описанных площадок, на которых будет учтен опад низких полукустарничков и травянистых растений, необходимо собрать опад названных высокорослых растений. Для этого необходимо выбрать по три-четыре куста, соответствующих по размерам модельным кустам каждого класса размеров, и огородить их металлической сеткой по внешней границе кроны (лучше несколько больше). С огороженной площадки надо регулярно собирать опад и помещать в мешочки, как и в ранее описанном случае. Если под крупными кустами (особенно под саксаулами и гребенщиками) в сроки массового «веткопада» будут накапливаться большие количества материала однолетних частей, то в таких случаях собранную массу необходимо взвесить на месте и отобрать из нее среднюю пробу весом в 0,5—1 *кг* (0,3—0,5 *кг*), после высушивания которой при 105° можно вычислить вес сухого органического вещества всего опада. Точно так же следует поступать и с крупными «стволами» цветоносов гигантских зонтичных (видов Ferula, Dorema), т. е. после взвешивания их на месте брать навеску для последующего досушивания и дальнейших пересчетов на сухое органическое вещество.

Двухлетний опыт сбора опада черного саксаула в Репетекском заповеднике (Тогызаев, Мирошниченко, 1969а) показал целесообразность применения небольших опадоуловителей (площадь дна ящика 500 *см*^{2}), размещаемых под кронами модельных экземпляров деревьев и кустарников. Для выявления детальной картины динамики поступления опада в зависимости от метеорологических условий собирают опад ежедекадно. Установлено, что имеется два периода интенсивного поступления опада: летний, обусловленный высокими температурами, и осенне-зимний, вызванный заморозками и низкими температурами. Использование опадоуловителей оправдало себя и на других видах, входящих в биогеоценозы черного саксаула (Мирошниченко, 1971). Совершенно естественно, что и количество опада, и его фракционный состав, и динамика поступления опада в зависимости от конкретных погодных условий года наблюдений будут по-разному характеризовать различные сообщества (Нечаева, Антонова, 1970).

Суммируя данные, пересчитанные на сухое вещество и на 1 *га*, по всем группам растений, входящим в сообщества, получают данные о сумме годичного опада от надземной части сообщества.

Могут быть использованы и методы определения опада расчетным способом. Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин (1956) исчисляли количество органической массы, поступающей в опад (F), следующим образом: вес (Q) органической массы многолетних частей делили на число лет (n) средней продолжительности жизни[1] растений данного вида и к полученной величине прибавляли вес однолетних частей (a), т. е. по формуле:

$$F = Q/n + a.$$

Конечно, такой способ дает весьма приближенные данные и нуждается в экспериментальной проверке.

Процессы отмирания (и поступления таким образом в опад) лишайников и мхов в пустынях совершенно не изучены, и здесь требуются первичные исследования.

Что же касается водорослей, то в связи с тем, что вегетация их может происходит несколько раз в году — во все периоды выпадения достаточно

[1] Среднюю продолжительность жизни можно установить, вычислив процент отмерших в текущем году взрослых особей от всего их количества. При 5% отмерших взрослых экземпляров средняя продолжительность жизни равна 20 годам, при 10% — 10 годам, при 1% — 100 годам и т. д. При учете отмерших растений раздельно по возрастным группам можно получить, как указывает Т. А. Работнов (1960а), более точные данные.

обильных осадков — необходимо столько же раз учитывать накопленную ими массу органического вещества. Все органическое вещество водорослей следует включать в опад текущего года (остающиеся в почве споры характеризуются столь небольшой по весу величиной, что ею можно пренебречь).

Для получения данных о всей сумме опада в сообществе необходимо еще определить величину «корнепада». В пустынных сообществах в этом вопросе возникают свои, специфические затруднения. С корнями однолетних растений дело обстоит просто: они полностью отмирают, и, таким образом, их масса должна быть зачислена в опад.

По числу цветущих особей монокарпиков (Ferula, Dorema) можно высчитать количество отмершего органического вещества их клубнекорней. Надо откопать 5—10 корней у зацветших особей, взвесить их в сыром состоянии, взять один корень (тоже определив сырой вес) для досушивания при 105°, вычислить процент усушки и на основании этих данных вычислить количество сухого органического вещества этого вида на 1 *га*.

Пользуясь методом, описанным для степных дерновинных злаков, можно вычислить количество отмирающих корней у аналогичных злаков пустыни. Но продолжительность жизни корней у пустынных кустарников и полукустарничков и процессы отмирания их совершенно не изучены. В этой области необходимы первичные наблюдения и исследования. Н. И. Базилевич и Л. Е. Родин (1956) для определения опада корней (R) применяли следующий расчет.

1. Определяется процент соотношения однолетних и многолетних частей в надземной сфере данного вида (основываясь на модельных кустах).

Общий вес (W) корней делится в такой же пропорции, и величина, соответствующая однолетней части (Wa), зачисляется в опад исходя из предположения, что доля корней, питавшая эти части, также отмирает [1].

3. Остающаяся величина ($W—Wa$) делится на число лет средней продолжительности жизни данного вида (n), и эта часть также включается в опад. Таким образом, величина опада корней (R) вычисляется по формуле:

$$R = Wa + \frac{W—Wa}{n}$$

В использованном расчете наибольшая неточность может оказаться в определении величины Wa. Что касается величины $\frac{W—Wa}{n}$, то, поскольку пустынные кустарники имеют среднюю продолжительность жизни около 30—40—50 лет и более (Работнов, 1946; Стешенко, 1960), ошибка здесь лежит в пределах 2—3% и менее (при продолжительности более 100 лет —1%) и, таким образом, весьма мало сказывается на итоговой сумме. Следовательно, важной задачей является проведение прямых наблюдений над процессом ежегодного отмирания части корневой системы растений и установление соответствующих количественных показателей.

Изучение гетеротрофной части пустынных биогеоценозов. Деятельность гетеротрофов в пустынных биогеоценозах почти не изучена, несмотря на огромную роль животных в превращении и перемещении веществ. Это обусловлено недостатком специалистов, сложностью методик при выявлении количественных показателей гетеротрофных процессов и необходимостью постановки особых и разнообразных экспериментов.

[1] Предположение отчасти подкрепляется тем установленным фактом, что развитие и отмирание корневой системы у многолетних травянистых растений находится в прямой зависимости от степени развития и состояния надземной сферы растения (Смелов, 1947); это подтвердилось и на ряде пустынных деревьев и кустарников (Федорова, 1969).

Помимо повсеместно необходимого изучения состава жизненных форм, фауны и численности популяций видов позвоночных (млекопитающие, рептилии, птицы) и беспозвоночных, особое внимание нужно сосредоточить на следующих вопросах: численность, биомасса и колебание численности особей в популяциях по годам, сезонность активной деятельности животных, питание их, запасание кормов, выявление цепей питания, роющая деятельность животных, нередко приводящая к созданию особых экологических условий (Кашкаров, Курбатов, 1929; Кашкаров, Коровин, 1936; Андрушко, 1939, 1948; Виноградов, 1948; «Растительные сообщества и животное население степей и пустынь...», 1969).

На основе полученных материалов можно перейти к показателям продуктивности, выраженным через биомассу на единицу площади. Используя необходимые показатели, следует найти энергетическое выражение продуктивности для отдельных трофических уровней и более дробных функциональных групп. Все это позволит показать роль гетеротрофов в потоке энергии и раскрыть их место в общей функционально-структурной организации пустынных биогеоценозов. Особенно важно выяснение функциональной роли консументов-фитофагов, перерабатывающих главную массу автотрофных организмов. Роль фитофагов в жизни биогеоценозов пустынь, в частности в возобновлении растений (повреждаемость вегетативных органов развившихся растений, семян и всходов), очевидно, гораздо значительнее, чем это представляется в настоящее время. В пустынях, используемых как пастбища, необходим учет фитомассы, потребляемой не только дикими фитофагами, но и домашними животными. В этом случае часть фитомассы, являющейся вещественным и энергетическим материалом, в местный биологический круговорот не поступает, так как отчуждается еще на корню. Вместе с тем это — источник для получения вторичной продукции в данном биогеоценозе. Имеется много материалов по количественной оценке съедаемого скотом корма, но они совершенно не обработаны в биогеоценологическом плане.

При изучении биогеоценозов тугаев (поемные леса пустынной зоны) следует применять в основном методику, разработанную для лесов, дополняя ее некоторыми новыми приемами, исходя из местных конкретных особенностей структуры сообщества (например, сочетая расстановку ящиков для сбора опада деревьев с огороженными площадками на осветленных участках и т. п.).

ГЛАВА XIX

ОСОБЕННОСТИ ИЗУЧЕНИЯ ПРЕСНОВОДНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

Характер биогеоценологических исследований водоемов чрезвычайно сильно отличается от характера исследований наземных биогеоценозов прежде всего в силу коренного отличия среды, окружающей организмы. Организмы наземных биогеоценозов находятся в окружении воздуха: организмы водных биогеоценозов — в окружении воды. Это обстоятельство сразу создает резкое различие между содержанием исследований и методикой их проведения в наземных и водных биоценозах. Вследствие различия среды, окружающей наземные и водные биоценозы, экология этих биоценозов также совершенно различна. На наземные организмы воздействуют многие факторы, не влияющие или имеющие второстепенное влияние на водные организмы, и наоборот. Исследователю водных биоценозов приходится иметь дело со многими факторами и физико-химическими условиями, которые не имеют никакого значения для наземного биоценоза. Это легко видеть хотя бы из следующего сопоставления значения важнейших условий обитания в воздухе и воде.

	Воздух	Вода
Влажность	Имеет очень важное значение (часто в дефиците)	Не имеет значения (всегда в избытке)
Плотность среды	Очень мала (за исключением почвы)	Гораздо больше, чем в воздухе
Давление	Почти не имеет значения (атмосферное или немного ниже)	Имеет значение (может достигать значений до тысячи атмосфер)
Температура	Колеблется в очень больших пределах (от —80 до +100 и более	Колеблется гораздо меньше (обычно от —2 до +40, редко выше)
Кислород	Большей частью в избытке	Часто в дефиците
Взвешенные вещества	Не используются в пищу (главным образом минеральные)	Представляют важный источник пищи (преимущественно органические)
Растворенные вещества в окружающей среде	Имеют значение только в почвенных растворах	Имеют очень важное значение (в определенном количестве необходимы)

Экологу, ботанику и зоологу, изучающим биогеоценозы суши, для выяснения условий жизни необходимо прежде всего исследовать влажность и температуру, а гидробиологу — прежде всего температуру, газовый режим, растворенные и взвешенные вещества. Различие окружающей среды приводит к совершенно иному характеру населяющего воздушные и водные биотопы органического мира.

Прежде всего различен систематический состав организмов. Население водоемов гораздо разнообразнее по составу и представлено всеми типами и почти всеми классами животных и растений. Среди растений в водоемах преобладают низшие группы, особенно водоросли; среди животных наблюдается чрезвычайное разнообразие форм, но высшие членистоногие и высшие позвоночные также имеют второстепенное значение. Население наземной среды гораздо однообразнее по групповому составу (по числу классов и типов), среди растений в нем резко преобладают высшие цветковые, а среди животных — насекомые и четвероногие позвоночные.

Уже одно различие в преобладающих группах организмов влечет за собой необходимость применения разных методов исследований. Последнее усугубляется еще тем, что в наземной и водной среде преобладают различные экологические формы и группы. В наземной среде растительный мир представлен главным образом крупными, укореняющимися в субстрате (почве) зелеными высшими растениями (хотя есть и обитающие в почве водоросли и микроорганизмы), а животный мир состоит исключительно из подвижных форм, передвигающихся по субстрату или растениям, причем многие из них могут временно находиться в воздухе во время полета.

В водной среде в растительном мире крупных укореняющихся форм гораздо меньше, чем в наземной, преобладают же микроскопические водоросли, которые вместе с мелкими животными образуют планктон, во взвешенном состоянии всю жизнь находящийся в толще воды. Среди животных, кроме передвигающихся по субстрату и плавающих в воде есть большое количество сидячих, в том числе колониальных форм.

В связи с относительно высокой плотностью среды и наличием в ней взвешенных веществ и планктона в воде совершенно иначе складываются пищевые отношения. В водоемах важнейшим источником пищи оказываются взвеси (живые и неживые), а также детрит (недоразложившиеся продукты распада организмов), в то время как в наземной среде основным источником пищи для животных служат вегетирующие высшие растения. Вообще вода имеет гораздо большее значение для водных организмов, чем воздух для наземных, так как она является местом постоянного обитания и локализации пищи, а также средством распространения многих организмов и их миграций. Регулярные массовые миграции организмов, особенно вертикальные, очень характерны для водоемов, в противоположность наземной среде.

Особенностью гидросферы является еще и то, что обширные области ее (особенно в океанах) совершенно лишены зеленых растений вследствие отсутствия света и отличаются чрезвычайным однообразием и постоянством условий среды во времени и пространстве.

Гидросфера делится на две основные области: океан (вместе со связанными с ним морями) и внутренние водоемы. Биогеоценозы океана и особенности их исследования были рассмотрены Л. А. Зенкевичем (1970). Биогеоценозы внутренних водоемов во многих отношениях существенно отличаются от биогеоценозов океанов и морей.

Внутренние водоемы гораздо меньше по площади, и в них нет обширных пространств абиссали с глубинами в несколько тысяч метров (только в трех озерах мира глубина достигает 1000—1700 *м*). Вода внутренних водоемов пресная, т. е. содержит относительно очень мало солей, а если соленая, то имеет другой, отличный от морского, состав солей; они окружены со всех сторон сушей, оказывающей сильное влияние на их жизнь. Соотношение значений факторов среды здесь несколько изменено по сравнению с морями: давление далеко не достигает таких высоких величин, зона, лишенная света, значительно меньше, а часто и вовсе отсутствует; температура колеблется сильнее, как и содержание кислорода, которое чаще бывает критически низким.

Вообще во внутренних водоемах условия среды и во времени, и в пространстве более изменчивы, чем в океанах.

Сильно отличается и органический мир. Вследствие очень низкого содержания солей или их состава, неблагоприятного для организмов, население внутренних водоемов очень сильно обеднено по видовому и групповому составу и лишено многих классов и типов, процветающих в морях. Зато сильное развитие получают некоторые группы организмов, имеющие наземное происхождение и заселившие пресные воды со стороны суши.

Среди растений во внутренних водоемах значительно более, чем в морях, распространены высшие цветковые (сосудистые) растения, в массах развивающиеся в мелководной зоне; водоросли же менее разнообразны, особенно живущие на дне.

Среди животных совершенно отсутствуют иглокожие, погонофоры, радиолярии, гефиреи, головоногие и ряд других классов, почти нет кишечнополостных, полихет, губок и многих других групп. В целом животный мир гораздо менее разнообразен, но есть ряд групп, живущих исключительно в пресных водах: это прежде всего насекомые, представленные многими отрядами как в личиночных, так и во взрослых стадиях, и легочные моллюски, затем листоногие ракообразные, коловратки, олигохеты, пиявки. Наиболее «пресноводные» группы — насекомые и легочные моллюски — являются, как и высшие растения, «вторичноводными», происшедшими от наземных форм и сохранившими дыхание или размножение в воздушной среде. В морях их почти нет, только отдельные виды этих групп встречаются близ берегов. На суше же эти группы, особенно насекомые, представлены огромным количеством форм. Таким образом, органический мир внутренних водоемов в некоторой мере сближается с органическим миром суши. Тем не менее и содержание, и объекты, и методика биогеоценологических исследований внутренних водоемов и суши глубоко различны. Прежде всего для исследователя водных биоценозов непосредственные наблюдения и сбор материалов чрезвычайно затруднены невозможностью его длительного пребывания в воде. Несмотря на большие успехи гидронавтики и подводных исследований, гидробиолог до сих пор вынужден пользоваться для биоценотических работ в основном различными орудиями лова. Количественный учет организмов, очень важный для всяких биоценотических исследований, в водоемах значительно труднее и менее достоверен, чем на суше. Кроме того, одним из важнейших направлений водной биогеоценологии является изучение физических и химических свойств воды (гидрология и гидрохимия).

Можно различать следующие основные компоненты водных биогеоценозов: гидрологические (физические) условия водной среды, гидрохимические условия, микроорганизмы, низшие растения (водоросли), высшие растения, беспозвоночные животные, позвоночные животные. Это подразделение, однако, недостаточно, так как растения и животные водоемов образуют, по крайней мере, по две резко различающиеся системы биоценозов: представители одной населяют толщу воды (планктон), другая связана с плотным субстратом (бентос и фитофильная фауна). Поэтому необходимо расчленить низшие растения на фитопланктон и микрофитобентос, а беспозвоночных — на зоопланктон и зообентос, включая в последний фауну зарослей. (Можно группировать эти компоненты и иначе, объединив фито- и зоопланктон в одну группу — планктон, микрофитобентос и зообентос — в бентос, а высшие растения вместе с населяющей их фауной — в один биоценоз высших растений.)

Рассмотрим несколько подробнее содержание исследований отдельных компонентов водных биогеоценозов и типов водоемов.

ИЗУЧЕНИЕ ГИДРОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Исследуются факторы, оказывающие влияние на состав, распределение, продуктивность водных биоценозов и массовых руководящих видов, входящих в их состав. Это — морфометрия водоема (береговая линия, глубины, рельеф дна); режим уровня воды в сезонном аспекте; распределение грунтов и характер донных отложений; скорости течения, их распределение и сезонная изменчивость; сток с берегов и притоков; мутность и количество взвесей в воде, ее прозрачность и освещенность; температурный режим в сезонном аспекте; горизонтальное и верти-

кальное распределение температур; вертикальная термическая стратификация.

Уровенный режим, сток, температурный режим изучаются в течение ряда лет, чтобы выяснить часто присущую этим факторам годовую (многолетнюю) изменчивость.

Методы изучения гидрологического режима представляют собой методы обычных гидрологических исследований, но при исследованиях сезонного хода изменений гидрологических факторов они должны быть согласованы с сезонными исследованиями биологических явлений.

ИЗУЧЕНИЕ ГИДРОХИМИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ

Из гидрохимических факторов также исследуются те, которые имеют значение для организмов и биоценозов. К ним относятся следующие: минерализация воды, общее количество солей и их состав; биогенные вещества (минерализованные соединения азота, фосфора, кремния) и их динамика в сезонном аспекте; органические вещества (общее количество, стойкие и нестойкие, азотно-углеродное отношение); газовый режим (содержание растворенного кислорода, его распределение в водоеме и сезонная динамика, наличие сероводорода и других вредных газов).

В связи с возрастающим загрязнением водоемов большое значение приобретают анализы содержания органических веществ и токсических соединений (фенола и других продуктов промышленного загрязнения).

Методика исследований — обычная, применяющаяся в гидрохимии, но, как и при гидрологических исследованиях, сбор и анализ гидрохимических проб согласовывается со сбором биологических материалов. Гидрохимические анализы (в частности, определения кислорода, углекислоты, углерода) необходимы также при различных экспериментальных исследованиях организмов.

ИЗУЧЕНИЕ ВОДНЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ

Микроорганизмы в водоемах в больших количествах заселяют толщу воды (бактериопланктон) и грунт и представлены многими физиологическими группами, почти всегда связанными с круговоротом органического вещества.

Сбор материала по микроорганизмам в водоеме ведется различными приборами, забирающими или «вырезающими» определенные объемы воды (бутылки, батометры) или грунта (стратометры, трубчатые дночерпатели). Для количественного учета бактериального населения пробы профильтровываются через пористые мембранные фильтры с ячеей 0,3—0,5 *мк* (№ 1—4), на которых проводится прямой счет бактерий.

Биомасса бактерий устанавливается по их весу, вычисленному геометрически (клетки бактерий приравниваются к геометрическим телам). Учет количества микроорганизмов возможен также на стеклах и пластинках, покрывающихся в водоеме микробными обрастаниями.

Учет бактерий по различным физиологическим группам (сапрофитам, участвующим в круговороте азота, углерода, серы, железа и др.) проводится с помощью посева на твердые и жидкие питательные среды. Время генераций бактерий и продукция их биомассы определяется сравнением их числа в начале и конце кратковременного опыта. Продукция органического вещества в процессе фотосинтеза и хемосинтеза определяется методом склянок (по количеству выделяемого кислорода) и с помощью радиоактивного изотопа углерода (по количеству органического вещества); деструкция (минерализация органического веще-

ства) — по потреблению кислорода, как и определение БПК — биохимического потребления кислорода на окисление органических веществ за счет бактериальных и химических процессов.

ИЗУЧЕНИЕ НИЗШИХ РАСТЕНИЙ (ВОДОРОСЛЕЙ)

Во внутренних водоемах низшие растения представлены главным образом микроскопическими водорослями из разных групп. Они населяют как толщу воды, составляя фитопланктон, так и дно, где входят в состав микрофитобентоса. Донных макрофитов среди низших растений мало.

Особенности методов изучения водорослей внутренних водоемов проявляются прежде всего при исследовании фитопланктона. Для его исследования и подсчета необходимо прежде всего увеличить его концентрацию. Это можно делать планктонными сетями, отделяющими организмы от воды, но применение сетей даже из наиболее густого шелкового или капронового газа (№ 60—77) не позволяет удержать самые мелкие формы водорослей; для их учета пробы воды берутся «вырезывающими» орудиями лова — батометрами. Полученная проба после фиксации или отстаивается, что требует нескольких дней (иногда до двух недель), или, как теперь обычно принято, фильтруется. Фильтрация производится с помощью специальных фильтровальных «воронок», связанных с насосом, создающим в них разрежение, что ускоряет фильтрацию. Пробы фильтруются через мембранные фильтры типа «предварительный» (№ 6 с ячеями 3—5 *мк*), иногда более плотные.

Количество планктона в 1 $м^3$ или в 1 *л* воды определяется по объему осадка (в мерных сосудах или волюменометром), по численности водорослей и по их биомассе. Подсчет числа водорослей или водорослевых клеток ведется в малых объемах в особых счетных камерах, реже в порциях, отбираемых от пробы поршневыми пипетками определенного объема. Для определения биомассы фитопланктона предварительно геометрическим способом вычисляется вес отдельных видов водорослей. Приблизительная оценка биомассы может быть дана также по количеству хлорофилла, экстрагируемого из осадка на фильтрах метиловым эфиром, спиртом или 90-процентным ацетоном (в которых хлорофилл определяется спектрофотометром).

Определение продукции фитопланктона (первичной продукции) делается методом светлых и темных склянок, по количеству кислорода, выделенного в первых, или с применением меченого углерода (^{14}C) по количеству синтезированного органического вещества.

Изучение микрофитобентоса в методическом отношении сильно отличается от изучения фитопланктона, так как первый находится на поверхности грунта или различных плотных субстратов, на которых образуются обрастания. Сбор микрофитобентоса ведется на грунтах различными орудиями сбора бентоса, чаще всего трубчатыми, с малой площадью сечения. Из монолитов (проб) грунта снимается только самый верхний слой. Пробы разбавляются водой, и их дальнейшая обработка, а именно определение числа клеток и биомассы, ведется в общем теми же методами, что и обработка планктонных водорослей.

Для исследования процесса обрастаний в водоеме устанавливаются на определенное время специальные пластинки или колодки; количественный учет осуществляется соскабливанием налета водорослей с определенной площадки субстрата.

ИЗУЧЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

В отличие от наземных растений высшая водная растительность, как правило, имеет характер травянистой, поэтому к ней применяются в общем методы изучения трав.

Сбор и учет высшей водной растительности осуществляется различными приборами (зарослечерпателями, драгами, скребками, рамами).

Сохранение и гербаризация растений и описание растительных группировок и ассоциаций ведутся геоботаническими методами. Определяются флористический состав, относительное обилие и проективное покрытие дна на различных горизонтах, отличающихся по глубине и длительности пребывания их под водой. Производится картирование растительности и определение процента зарастания водоема. При наблюдении над сезонным ходом развития растительности составляются фенологические спектры.

Из факторов среды наиболее важны степень прибойности берега и проточности водоема, глубина, прозрачность воды, характер грунта.

Количественный учет высших растений на учетных площадках позволяет определить фитомассу и продукцию растений за вегетационный период.

ИЗУЧЕНИЕ ЗООПЛАНКТОНА

Методы изучения зоопланктона имеют много общего с методами изучения фитопланктона. Различие методов вызвано прежде всего различием в размерах, которые у планктонных животных колеблются в гораздо бо́льших пределах, чем у водорослей, и в среднем значительно выше. Поэтому зоопланктон собирают планктонными сетями или планктонобатометрами и пробы процеживают через сетки, а не через фильтры. Для более крупных форм (макропланктона) применяются буксируемые сети из более редкого шелкового газа, а объем воды определяется с помощью гидрометрических счетчиков. Для исследования вертикального распределения зоопланктона применяются сети с замыкателями или горизонтальные сетки, отлов которыми производится буксированием их в определенном слое воды.

Во внутренних водоемах, обычно богатых детритом, забивающим ячеи сетки, в последнее время для количественных сборов зоопланктона чаще применяются орудия, «вырезывающие» определенный объем воды: планктоночерпатели (со стенками из газа) или планктобатометры.

Для подсчета зоопланктона пользуются более крупными поршневыми пипетками. Биомассу (на 1 $м^3$) определяют по весу отдельных видов, который для большинства видов установлен заранее непосредственным взвешиванием или может быть найден по номограммам.

При обработке зоопланктона учитываются стадии метаморфоза, развития и жизненного цикла; подсчет ведется по отдельным стадиям.

Продукция планктонных животных устанавливается на основании периодических, достаточно частых сборов с учетом численности и размеров. Для определения длительности отдельных стадий развития и инкубации необходимы наблюдения в лаборатории над содержащимися в аквариумах животными.

ИЗУЧЕНИЕ ЗООБЕНТОСА

Изучение зообентоса ведется методами, сильно отличающимися от методов изучения фитобентоса и зависящими от размерной группы бентоса. Различают микробентос (при размерах животных менее 1—2 *мм*), мейобентос, мезобентос и макробентос.

Сборы бентоса (макро- и мезобентоса) на видовой состав («качественные») ведутся драгами, тралами и другими влекомыми по дну

орудиями лова. Бентос для количественного учета собирается дночерпателями различных систем и размеров (площадей захвата). Промывка проб грунта идет в промывательных ситах, металлических или из газа, различной густоты и конструкции. После промывки производится выборка беспозвоночных из грунта, их подсчет и определение веса.

Сбор микробентоса и мейобентоса производится трубчатыми орудиями лова, позволяющими отделить верхний слой грунта, содержащий микрофауну. Промывка его ведется в более густых ситах. Организмы не выбираются, а учитываются в пробе на счетных стеклах, нередко с применением штемпель-пипетки, как планктон.

Численность и биомасса бентоса вычисляются на единицу площади дна, обычно на 1 $м^2$ (иногда 1 *га*).

Биоценозы зообентоса характеризуются определенным видовым составом и структурой. По нескольким показателям (средней численности, средней биомассе, частоте встречаемости) определяется роль отдельных видов в биоценозе. Выделяются доминирующие (руководящие виды), субдоминанты, или характерные, и второстепенные.

Данные распределения биоценозов и биомассы наносятся на карты (это делается иногда и для численности и числа видов). Из факторов среды наибольшее значение для бентоса имеет характер грунта — его консистенция и степень стабильности.

Особые биоценозы — эпибиозы, или обрастания — образуются на приподнятых над дном субстратах — камнях, затопленных деревьях и различных искусственных сооружениях. Их изучение в естественных условиях осложняется трудностью количественного учета на таких субстратах, поэтому широко применяется установка в водоемах искусственных субстратов (пластин, кубиков, стекол).

Продукция бентоса определяется учетом прироста и изменения численности видов за промежуток времени между двумя наблюдениями (сборами). У макробентоса жизненные циклы гораздо длиннее, поэтому частота наблюдений может быть меньше, чем для изучения продукции планктона.

Фитофильная фауна — сложный биоценоз из многих групп беспозвоночных, связанных с макрофитами и использующих их как субстрат, убежище, пищу и т. д.

Изучение этого биоценоза проводится параллельно с изучением его основы, т. е. фитоценоза водных и воздушно-водных макрофитов. Для количественного учета фитофильной фауны применяются зарослечерпатели — специальные приборы, «вырезывающие» определенный объем воды вместе с растениями. Величины численности и биомассы переводятся на 1 $м^3$ воды или на единицу веса растений.

Фитофильный биоценоз в основной массе развивается с началом роста макрофитов и распадается с их отмиранием, но некоторые его компоненты после отмирания растений переходят на грунт, где могут учитываться одновременно с бентосом.

Планктобентос (или бентопланктон) — сообщество подвижных беспозвоночных, обитающих в придонных слоях воды и временами использующих грунт как субстрат.

Изучение этого промежуточного биоценоза производится орудиями лова, облавливающими придонные слои воды: сетями или тралами с газом средней густоты, влекомыми по дну за судном, со счетчиками, учитывающими пройденное расстояние.

Обработка собранных проб ведется в общем так же, как обработка мейобентоса или зоопланктона (мезопланктона).

ИЗУЧЕНИЕ ПОЗВОНОЧНЫХ

Во внутренних водоемах позвоночные представлены только рыбами (если не считать некоторых водных млекопитающих). В малых водоемах — прудах, временных весенних водоемах — в значительных количествах могут также размножаться амфибии: тритоны и лягушки (особенно их личинки — головастики).

Методы изучения рыб резко отличаются от методов изучения наземных позвоночных. В некоторых отношениях они приближаются к методам изучения беспозвоночных. Лов и количественный учет молоди рыб, живущей в толще воды или у дна, производится сетями, тралами и другими буксируемыми приборами. Взрослые рыбы, живущие в толще воды — планктоноядные или питающиеся ими хищные,— учитываются сетями и тралами, идущими в толще воды; живущие у дна — придонными тралами, неводами, волокушами и т. п.

В связи со значительно бо́льшими размерами рыб по сравнению с беспозвоночными (хотя есть обратные соотношения, например, речные раки и беззубки и мелкие рыбы семейства карповых, не говоря уже о молоди) масштабы ихтиологических орудий лова и облавливаемых ими площадей и объемов воды гораздо больше. При изучении рыб большое значение имеют определения возраста (по чешуе или спилам лучей плавников) и стадии зрелости, позволяющие установить структуру популяций.

Специальные наблюдения ведутся за миграциями нерестовыми и кормовыми, за нерестом, икрой, личинками и молодью рыб. Учет количества икры, личинок и молоди позволяет оценить эффективность нереста, а регулярные сборы молоди — определить темп ее роста.

Материалы по питанию рыб собираются обычно параллельно со сборами материалов по их возрасту. Сопоставление их с данными по беспозвоночным позволяет судить об использовании кормовой базы.

Для учета численности промысловых рыб используются данные уловов рыбной промышленностью.

ИЗУЧЕНИЕ КРУГОВОРОТА ВЕЩЕСТВ В ВОДОЕМАХ

Выяснение круговорота веществ в водоемах является, собственно, не объектом какого-то специального исследования, а результатом изучения динамики различных биогенных веществ и трофических связей между разными группами организмов, начиная от бактерий и кончая хищными рыбами. Для выяснения характера и направления этих связей особенно важны исследования деятельности микроорганизмов и степени использования первичной продукции (водорослей) консументами-беспозвоночными. Во многих водоемах, несмотря на высокую первичную продукцию, она используется очень слабо, и основную кормовую базу для беспозвоночных составляют бактерии и детрит.

ИЗУЧЕНИЕ ВОДОЕМОВ РАЗНЫХ ТИПОВ

Среди всего многообразия внутренних водоемов можно различать по крайней мере следующие главные подразделения: реки (и ручьи, т. е. потоки, несущие воду в моря, озера или другие реки); стоячие водоемы (озера, пруды); временные мелководные водоемы (существующие часть года); искусственно созданные водохранилища. Подавляющее большинство внутренних водоемов пресноводно, но среди них встречаются соленые озера с различным, но отличающимся от морского, осолонением воды.

Каждый более или менее значительный водоем неоднороден и расчленяется в горизонтальном направлении на несколько зон (а стоячие

водоемы и в вертикальном направлении). Наконец, особую категорию составляют подземные водоемы.

Проточные водоемы (реки и ручьи). Особенности проточных водоемов заключаются прежде всего в отсутствии вертикального расчленения массы воды. Температура, газы и планктон распределены более или менее равномерно по вертикали, что облегчает их изучение. Однако горизонтальное расчленение остается, а подвижность воды и донных отложений затрудняют исследования, особенно бентоса. Незарегулированные реки обычно имеют сильные сезонные колебания уровня, в частности весенний его подъем, приводящий к образованию обширных площадей временных пойменных водоемов.

Стоячие водоемы (озера и пруды). В озерах наблюдается хорошо выраженное вертикальное расчленение толщи воды и неравномерность распределения планктона, а также и расчленение в горизонтальном направлении с выделением зоны прибрежных зарослей — литорали, склона — сублиторали, и глубинной области — профундали. Пруды отличаются от озер малой глубиной, почему их изучение проще, однако усложняет дело распространение макрофитов по всей их площади.

Временные водоемы, образующиеся весной после таяния снегов или при затоплении поймы разлившейся в паводок рекой, существуют только несколько месяцев (или недель). Их изучение упрощается мелководностью и малыми размерами и часто может производиться без судов или иных плав-средств. Следует, однако, иметь в виду чрезвычайно быстрое развитие характерной населяющей их фауны и краткость жизненных циклов организмов.

Водохранилища — искусственные водоемы, в настоящее время чрезвычайно широко распространенные во всех странах, особенно на крупных речных системах. Обычно они представляют собой водоемы, объединяющие черты рек и озер. Наиболее характерные и важные для гидробиологов особенности водохранилищ — это наличие зоны колебаний уровня (иногда составляющей до половины их площади), которая на много месяцев обнажается, вследствие чего заселяется своеобразными качественно обедненными биоценозами.

Соленые озера, характерные для засушливых областей, отличаются обедненной (особенно по видовому составу, но часто и по обилию) флорой и фауной, слабым развитием зарослей. Для них особое значение имеет учет солености воды.

Подземные водоемы. Пещерные воды, т. е. водоемы, находящиеся на дне пещер, изучаются в общем как поверхностные, но ввиду трудности применения громоздких орудий лова здесь широко пользуются планктонными сачками и ловушками. Для этих водоемов характерно отсутствие или очень слабое развитие растительности (вследствие отсутствия света). В фреатических (родниковых) и интерстициальных (заполняющих капиллярные ходы в песках) водах изучение организмов возможно в местах их выхода на поверхность земли или посредством удаления воды из массы грунта с ее последующей фильтрацией.

ГЛАВА XX

ИЗУЧЕНИЕ АГРОБИОГЕОЦЕНОЗОВ

Растительные сообщества (фитоценозы), слагающие растительный покров, по степени воздействия на них человека могут быть разделены на естественные и искусственные, или культурные. Это деление в значительной степени слабо обоснованно, поскольку в настоящее время трудно найти растительные сообщества, которые бы не испытывали на себе влияние человека. Многие сообщества, признаваемые естественными, и существуют только благодаря постоянному вмешательству человека в жизнь природы (в умеренной зоне — луга, березняки, осинники, заросли кустарников и др.). С другой стороны, иногда искусственные сообщества, созданные человеком, очень быстро приобретают вид естественных и считаются таковыми (саженый лес). Все это требует уточнения границы между естественными и искусственными фитоценозами.

Искусственными (культурными) мы будем считать фитоценозы, созданные человеком по заранее намеченному плану на месте уничтоженных естественных растительных сообществ. Культурные фитоценозы являются продуктом человеческого труда, равно как продуктом человеческого труда нередко являются и растения, вводимые человеком в состав культурных фитоценозов в процессе создания последних (отсюда и название «культурное растение»). Культурные фитоценозы могут существовать только при условии постоянной заботы о них человека. Как только человек перестает охранять созданные им фитоценозы от натиска на них со стороны окружающих их естественных фитоценозов, они, в силу экзо-, эндогенных смен, в одних случаях быстро, в других — медленнее будут изменяться в сторону естественных фитоценозов и, наконец, войдут в их число. Произойдет «одичание» культурных фитоценозов.

Та отрасль геоботаники, которая изучает культурные фитоценозы, носит название «культурфитоценологии» (Бяллович, 1936). В ее составе можно выделить разделы: 1) полевой культурфитоценологии — агрофитоценологии (посевы полевых культур); 2) лесной культурфитоценологии — сильвокультурфитоценологии (искусственно созданные лесные насаждения, лесные полосы); 3) городской культурфитоценологии — урбокультурфитоценологии (сады, парки, цветники); 4) культурфитоценологии открытых промышленных территорий (растительность промышленных отвалов); 5) культурфитоценологии закрытых пространств (оранжереи, теплицы и т. д.).

Роль культурфитоценологии в жизни человека очень велика, и, несмотря на это, до сих пор как наука она еще не оформилась. Среди перечисленных разделов культурфитоценологии особое значение имеет агрофитоценология, объектом изучения которой являются агрофитоценозы — посевы культурных растений, создаваемые человеком на полях в целях получения необходимых для него продуктов питания, технического сырья, лекарственных веществ и многого другого, без чего жизнь современного человека была бы невозможна. Роль агрофитоценозов в жизни человека быстро возрастает, поскольку численность населения земного шара растет очень быстро и проблема питания людей уже теперь в ряде капиталистических стран стоит очень остро. Не случайно в настоящее время полевые культуры занимают более 10% поверхности суши, причем эта величина имеет четко выраженную тенденцию к дальнейшему росту.

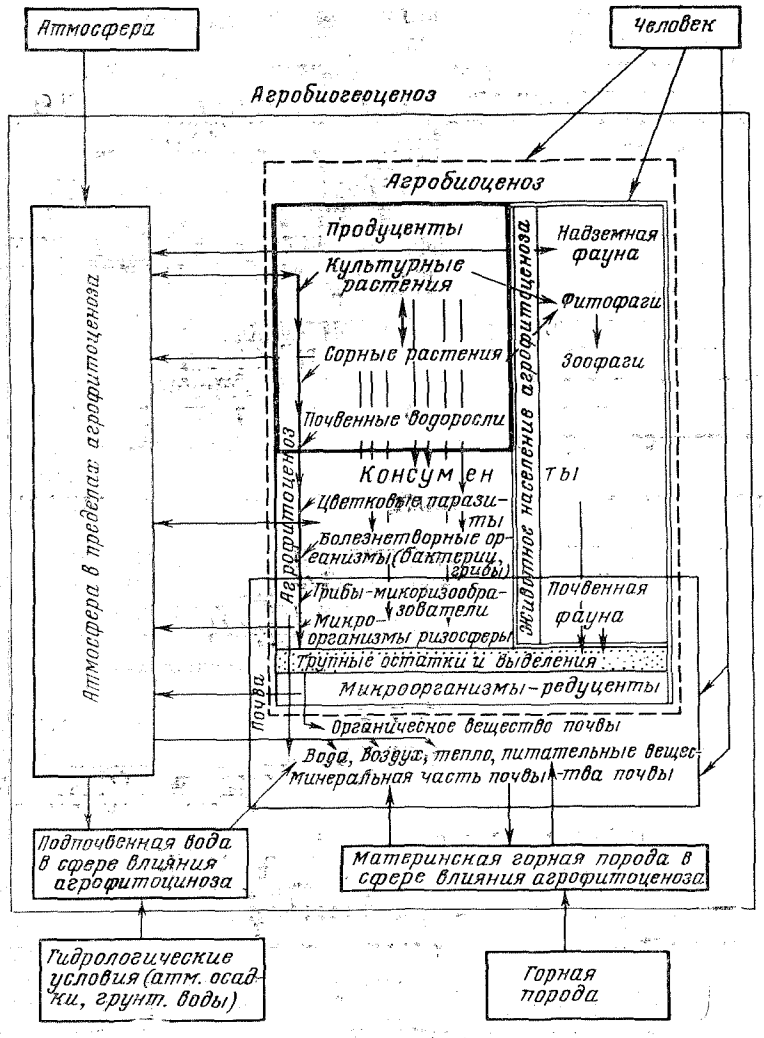


Рис. 32. Схема строения агробиогеоценоза

Одновременно, по мере роста культуры земледелия, усиливается борьба за высокие и устойчивые урожаи полевых культур, имеющая особое значение в социалистических государствах, поскольку невозможно строить плановое хозяйство при неустойчивых и низких урожаях на полях.

Посевы полевых культур имеют большое значение и в жизни природы в целом. Подобно тому, как естественный фитоценоз вместе с населяющими его животными организмами входит в состав биоценоза и, далее, в состав биогеоценоза, точно так же и агрофитоценоз вместе с его животным населением образует агробиоценоз, входящий в состав полевого биогеоценоза — агробиогеоценоза. Последний, в соответствии с определением, данным биогеоценозу В. Н. Сукачевым (1964, 1966), представляет совокупность на известном протяжении земной поверхности (в нашем случае — полевой площади) однородных природных явлений (атмосферы, горной породы, гидрологических условий, почвы, растительности, животного мира и мира микроорганизмов). Эта совокупность имеет свою специфику взаимодействия слагающих ее компонентов и определенный тип обмена веществом и энергией между собой и другими явлениями природы. Отсюда следует, что агрофитоценоз является компонентом

агробиогеоценоза, тесно связанным с другими его компонентами (рис. 32). Учитывая исключительно важную роль фитоценоза в определении возникновения и направления обмена веществом и энергией в биогеоценозе и в определении объема последнего, целесообразно рассматривать биогеоценоз как элементарную хорологическую единицу биогеосферы (Дылис, 1964), ограниченную пространством, занятым одним фитоценозом (на поле — одним агрофитоценозом). Совокупность всех агробиогеоценозов земного шара может рассматриваться как часть ее биогеосферы, как агробиогеосфера. Наличие на земной поверхности рядом с естественными биогеоценозами агробиогеоценозов оказывает влияние на жизнь первых, одновременно агробиогеоценозы испытывают на себе влияние окружающих их биогеоценозов. Другими словами, все биогеоценозы суши, образующие ее биогеосферу, увязаны в ней в сложную систему, звенья которой, и среди них агробиогеоценозы, оказывают влияние друг на друга, в результате чего может происходить смена одного биогеоценоза другим.

РОЛЬ ЧЕЛОВЕКА В ФОРМИРОВАНИИ АГРОБИОГЕОЦЕНОЗА

Роль человека в жизни агробиогеоценоза очень велика и без учета направления, степени и механизма воздействия человека на агробиогеоценоз невозможно понять как его состав и структуру, так и взаимоотношения между его компонентами. Пути влияния человека на агробиогеоценоз могут быть следующими.

1. Человек уничтожает естественную растительность на площади, предназначенной для посева культурного растения, и обработкой почвы и ее удобрением создает на площади условия, благоприятные для роста и развития высеваемого растения. Многолетнее воздействие человека на почву как при подготовке поля к посеву (вспашка, рыхление, внесение удобрений и др.), так и в процессе ухода за посевом (междурядная обработка и др.) привело к замене верхних (0—20(25) *см*) генетических горизонтов почвы пахотным слоем, который перекрыл глубже лежащие генетические горизонты почвы и вмешался в их жизнь. Этим в значительной степени были стерты различия между разными видами почв в их влиянии на растения.

2. Высеваемые человеком растения были взяты им из естественных фитоценозов и поставлены в условия ослабленного отрицательного влияния на них со стороны других видов растений, в условия более благоприятного питательного и водного режимов. Все это, с одной стороны, сильно повысило урожайность высеваемого растения и с другой — ослабило его в борьбе с неблагоприятными условиями жизни, в связи с чем это растение может нормально существовать только при постоянной заботе о нем со стороны человека. В результате понижения сопротивляемости культурного растения отрицательному влиянию на него со стороны других организмов, и в первую очередь со стороны организмов болезнетворных, культурные растения по сравнению с растениями дикими повреждаются значительно большим количеством паразитических патогенных грибов, бактерий и вирусов. То же самое можно сказать и в отношении вредных насекомых.

3. Ввиду того, что посев культурного растения оказывает влияние на почву, подпочву, гидрологические условия, микроорганизмы и животное население почвы поля, причем это влияние далеко не всегда благоприятно для последующих культур, земледелец чередует по годам на полевом участке посевы разных культурных растений, учитывая при этом направление и степень влияния на почву и ее население предшествующей культуры (предшественника). Агрофитоценозы входят в севооборот (полевой или кормовой) и сменяют друг друга по годам на одном и том же полевом участке в установленном порядке. Количество агрофитоце-

нозов, сменяющих друг друга в севообороте, может быть различным, в связи с чем севообороты могут быть трехпольными, четырехпольными, пятипольными и т. д. Высев одного и того же культурного растения из года в год на одном и том же полевом участке (монокультура) в сельскохозяйственной практике встречается редко, поскольку считается, что это ведет к ухудшению физических, химических и биологических свойств почвы и снижает урожай.

4. Условия улучшенного питания, водоснабжения, аэрации почвы и ослабленной конкуренции, созданные для культурного растения на полях человеком, позволили войти в состав агрофитоценоза, уже помимо желания человека, растениям сорным, среди которых можно встретить выходцев из местных естественных растительных сообществ (сорняки-апофиты) и виды, не имеющие связи с местными естественными сообществами (сорняки-антропохоры). Среди последних преобладают растения однолетние (яровые, зимующие и озимые), среди сорняков-апофитов — многолетники. Сорняки прочно удерживаются в агрофитоценозах, что объясняется присущей им способностью резко перестраивать свой рост и развитие в связи с изменением условий их жизни, благодаря чему они могут использовать разные экологические ниши местообитания агрофитоценоза. В этом отношении культурные растения сильно отличаются от сорняков (результат искусственного отбора).

5. Каждый раз, когда человек высевает на полевом участке то или иное культурное растение, это растение обязательно столкнется с большим количеством сорняков, развивающихся из зачатков (семян, плодов, почек на многолетних подземных частях), накопившихся в почве поля за многие годы, предшествующие посеву данного растения. Эти зачатки были оставлены в почве поля сорняками, засорявшими посевы предшествующих культур (Korsmo, 1930; Котт, 1947). Зачатки сорняков, находящиеся в почве, под влиянием предпосевной обработки почвы и прорастающих семян культурного растения трогаются в рост, и развившиеся из семян и почек сорняки входят в состав формирующегося агрофитоценоза в качестве нежелательных его компонентов. С почвой связаны не только зачатки сорных растений. В ней находят свое убежище некоторые патогенные грибы и бактерии, вызывающие заболевания культурных и сорных растений. С почвой связаны микроорганизмы, за счет которых формируется население ризосфер культурных и сорных растений, грибы-микоризообразователи и многие другие компоненты полевого биоценоза.

6. При создании агрофитоценоза, учитывая возможность заноса в него вместе с посевным материалом зачатков сорняков и патогенных организмов, вызывающих заболевание культурного растения и в связи с этим ослабляющих его в борьбе с сорняками, человек очищает посевной материал от зачатков сорных растений и патогенных организмов. В течение всей жизни агрофитоценоза человек следит за развитием культурного растения, укрепляет его подкормкой (поверхностным внесением удобрений), помогает ему в борьбе с сорняками, уничтожая последние мерами механическими (полка, обработка междурядий), химическими (применение гербицидов) и биологическими (использование микроорганизмов, вызывающих заболевания сорняков и вредных насекомых). При высеве семян культурного растения человек размещает их по полю в строго определенном порядке и на вполне определенную глубину, имея при этом в виду создать для культурного растения оптимальные условия роста и развития.

В краткой статье нет возможности рассматривать все пути воздействия человека на посев, да в этом и нет особенной необходимости, поскольку каждый, кто исследует агрофитоценозы, должен быть знаком как с биологией культурного растения, так и с теми воздействиями, которые человек оказывает на поле как до создания агрофитоценоза, так и

в процессе его развития. Необходимые сведения можно почерпнуть из сводок по растениеводству, общему земледелию и удобрениям.

При характеристике условий существования агрофитоценоза оценка роли человека в его создании необходима.

КОМПОНЕНТЫ АГРОБИОГЕОЦЕНОЗА И ХАРАКТЕР ВЗАИМООТНОШЕНИЙ МЕЖДУ НИМИ

I. Агрофитоценоз, в состав которого входят: 1) культурные растения, 2) сорные растения, 3) микроорганизмы почвы (и воздуха), в том числе и микроорганизмы ризосфер культурных и сорных растений, 4) грибы, образующие микоризу на корнях высших растений (культурных и сорных), 5) клубеньковые бактерии на корнях бобовых растений, 6) патогенные организмы (грибы, бактерии, вирусы), паразитирующие на высших растениях (культурных и сорных) и вызывающие их заболевание, 7) паразиты II порядка, поражающие патогенные организмы, 8) цветковые паразиты (повилика, заразиха), паразитирующие на высших растениях, 9) низшие растения, паразитирующие на цветковых паразитах. (Последние две группы организмов встречаются в составе агрофитоценозов лишь в некоторых культурах — в посевах подсолнечника, льна, клевера, люцерны.)

II. Животное население агрофитоценоза, входящее вместе с ним в состав полевого биоценоза (наземная и почвенная фауна посева).

III. Атмосфера внутри агрофитоценоза и в непосредственном соседстве с ним, находящаяся под его влиянием и определяющая фитоклимат агрофитоценоза.

IV. Поверхностные слои горной породы, находящиеся под воздействием агрофитоценоза и его животного населения.

V. Почва, перекрывающая поверхностные слои материнской горной породы и возникшая из этих слоев под воздействием климата, растений и животных. Верхние генетические горизонты почвы человеком и созданными им агробиоценозами превращены в пахотный слой.

VI. Гидрологические условия территории в сфере влияния агрофитоценоза.

Все перечисленные компоненты агробиогеоценоза связаны между собой сложными взаимоотношениями, причем особенно сложны взаимоотношения между организмами, входящими в состав агробиоценоза (фитоценоз + его животное население). При исследовании агробиогеоценоза изучение взаимоотношений между его компонентами, и прежде всего взаимодействий между компонентами агробиоценоза, совершенно необходимо, поскольку они составляют содержание агробиогеоценоза и лежат в основе его существования и дальнейшего развития.

Взаимоотношения между компонентами агробиоценозов оформлялись на основе внутренней среды последних, их местообитаний, причем сильное влияние на эти взаимоотношения оказывал человек, непрерывно совершенствовавший приемы воздействия на посев с целью получения более высоких урожаев. Рассмотрение взаимоотношений между организмами в агробиоценозах (равно как и в естественных биоценозах) позволяет выделить три основных типа этих взаимоотношений: 1) взаимоотношения трофические (консорционные), основанные на особенностях питания организмов; 2) взаимосредообразование; 3) состязание в борьбе с неблагоприятными условиями и в использовании благоприятных внешних воздействий на агробиоценоз.

Трофические взаимоотношения определяются наличием в составе агробиоценоза: 1) организмов — продуцентов, создающих органические вещества, скрывающие в себе связанную солнечную энергию (высшие зеленые растения — культурные и сорные, в ничтожной степени почвенные водоросли); 2) макроконсументов — крупных потребителей органи-

ческого вещества, созданного продуцентами (животные организмы, населяющие агрофитоценоз, цветковые паразиты); 3) микроконсументов — микроскопических организмов (бактерии, грибы, вирусы), паразитирующих на зеленых растениях, микроорганизмов ризосфер высших растений (грибы-микоризообразователи, клубеньковые бактерии); 4) редуцентов — разлагателей органических веществ трупов отмерших организмов и продуктов выделения живых организмов до элементарно простых неорганических соединений, которые снова поступают в распоряжение растений-продуцентов. Благодаря существованию в составе агробиоценоза перечисленных групп организмов в нем осуществляется широкий взаимообмен вещества и энергии, которым оказываются затронуты и абиотические компоненты агробиогеоценоза — атмосфера и горная порода, в результате чего и формируется почва.

Доминирующее в агрофитоценозе культурное растение, благодаря резкому преобладанию его по массе над другими организмами-продуцентами, в значительной степени определяет специфику обмена вещества и энергии в агробиогеоценозе.

Ввиду того, что основными продуцентами органического вещества в агрофитоценозе являются высшие зеленые растения (культурные и сорные), каждое из них становится центром, с которым связываются вполне определенные консументы — потребители органического вещества, создаваемого автотрофным растением-продуцентом. В связи с этим каждое культурное и сорное растение входит в состав агрофитоценоза в сопровождении определенного набора консументов в качестве центрального компонента консорции. Поскольку автотрофные растения, относящиеся к одному и тому же виду, сходны между собой в биохимическом отношении, сходными между собой будут и консорции, создаваемые этими растениями. Это дает нам право говорить о видовых консорциях, имея при этом в виду, что могут быть известные различия в составе консументов в разных популяционных группах растений внутри видовой популяции. Подобно тому, как видовые популяции являются основными структурными элементами агрофитоценоза, точно так же видовые консорции являются основными звеньями системы биоценотических отношений в нем. При изучении взаимоотношений между культурными и сорными растениями в посеве (агрофитоценозе) необходимо учитывать взаимоотношения не только между их видовыми популяциями, но и между видовыми консорциями. Положение осложняется тем, что в течение вегетационного периода центральный компонент консорции — автотрофное растение — изменяется, в связи с чем изменяется и состав ее гетеротрофных компонентов, проявляющихся в консорции неодновременно. Изменяются в течение вегетационного периода и биоценотические воздействия на консорцию со стороны окружающих ее консорций других растений.

В процессе взаимосредообразования один организм по отношению к другому организму выступает в качестве фактора внешней среды. В агрофитоценозах воздействия организмов друг на друга в процессе взаимосредообразования могут быть:

1) непосредственными, прямыми (механическое давление при разрастании, сдавливание лианами);

2) аллелопатическими, через физиологически активные выделения (летучие выделения надземных частей растений, корневые выделения и др.);

3) косвенными, через прямодействующие факторы среды: климатогенные (свет, тепло, влажность и движение воздуха, содержание CO_2 в воздухе), эдафогенные (влажность, тепло, аэрация, уплотненность, актуальная реакция и питательный режим почвы), биогенные (микронаселение ризосферы, животные организмы, населяющие агрофитоценоз и др.).

В процессе взаимосредообразования влияния организмов друг на друга могут быть: 1) неблагоприятными (отрицательными) (конкуренция за свет, воду, пищу — частный случай этого влияния), 2) благоприятными (положительными) (взаимоблагоприятствование), 3) односторонне-отрицательными и односторонне-положительными.

Указанные выше взаимодействия (коакции, по Сукачеву, 1953) могут происходить между высшими растениями, между высшими растениями и патогенными организмами, между высшими растениями и микроорганизмами почвы, между низшими растениями почвы, между растениями и животным населением агрофитоценоза и, наконец, между животными организмами, связанными с агрофитоценозом. Все эти взаимодействия связывают между собой в единую систему взаимодействий все консорции, слагающие агрофитоценоз.

Третий тип взаимоотношений организмов в агрофитоценозе имеет в своей основе соревнование их в борьбе с неблагоприятными воздействиями и в использовании благоприятных воздействий на агрофитоценоз извне. К числу таких воздействий относятся воздействия: 1) погодные (засуха, ливни, град и т. д.); 2) биогенные (нападение вредителей, повреждение посева птицами и др.); 3) антропогенные, связанные с воздействием человека на посев (подкормка, междурядная обработка, прополка, применение гербицидов, боронование и др.). Отношение разных компонентов агрофитоценоза к перечисленным внешним воздействиям не может быть одинаковым, в связи с чем каждое из этих воздействий обязательно производит перестройку агрофитоценоза и сказывается на взаимоотношениях трофических (консорционных) и взаимосредообразовании. Это обстоятельство имеет очень большое практическое значение, поскольку оно говорит о том, что все внешние воздействия на агрофитоценоз, в том числе и воздействия со стороны земледельца, обязательно будут преломляться через ту сложную систему биоценотических отношений, которые связывают между собой все компоненты агрофитоценоза и которые составляют его содержание. Недоучет этого может привести к серьезным ошибкам в борьбе за высокий урожай (Марков, 1972).

До сих пор мы рассматривали взаимоотношения между организмами, входящими в состав агробиоценоза, основу которого составляет агрофитоценоз — созданный человеком посев культурного растения. Если теперь обратиться к вопросу о взаимодействии агробиоценоза в целом и абиотических компонентов агробиогеоценоза, то можно будет отметить следующее. Атмосфера в сфере влияния агробиоценоза обеспечивает все организмы, его слагающие, кислородом, необходимым для дыхания, и зеленые растения углекислым газом, используемым растениями в процессе фотосинтеза. Одновременно с этим растения выделяют в воздух углекислый газ в процессе дыхания, кислород в процессе фотосинтеза и водяные пары в процессе транспирации. Углекислый газ выделяется в приземные слои воздуха и в результате почвенного дыхания. Содержание в воздухе кислорода, углекислого газа и водяных паров изменяется в зависимости от степени выраженности указанных выше процессов, причем в некоторых случаях в посевах наблюдается дефицит CO_2 — до 41,7% от нормального содержания, или 0,03% по объему (Longhorst, 1957). Помимо этого, в атмосфере агрофитоценоза могут находиться выделяемые растениями летучие физиологически активные органические соединения, в связи с чем внутри агрофитоценоза может возникнуть определенная биохимическая среда (Гродзинский, 1965). Под влиянием организмов, входящих в состав агрофитоценоза, внутри его создается специфический фитоклимат, характеризующийся величиной притока солнечной радиации, температурой, влажностью и скоростью движения воздуха. Под пологом растений создаются специфические условия освещения.

Воздействие агробиоценоза на почву и подстилающую ее горную породу осуществляется как человеком в процессе создания агрофитоценоза и ухода за ним (предпосевная обработка и удобрение почвы, междурядная обработка, применение гербицидов и т. д., так и организмами, входящими в состав агрофитоценоза (корневые выделения, разложение корневых и пожнивных остатков и др.). Немалую роль в определении характера влияния посева культурного растения на почву играет и его животное население. В результате в агробиогеоценозе создается специфический почвенный режим, изменяющийся во времени в связи с развитием культурного растения и изменяющимися погодными условиями при переходе от весны к лету. Почвенный режим в агробиогеоценозе характеризуется температурой, влажностью, аэрацией, уплотненностью, актуальной реакцией и питательным режимом почвы, направлением и активностью биологических процессов в ней (процессы нитрификации, азотфиксации, разложения корневых и пожнивных остатков и др.). Воздействие агрофитоценоза на почву в той или иной степени скажется и на подстилающей почву материнской горной породе.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ АГРОБИОГЕОЦЕНОЗОВ

Изучение агробиогеоценозов начинается с их выявления и установления процентного участия отдельных типов агробиогеоценозов в сложении агробиогеосферы обследуемой территории. Осуществить это можно с помощью экспедиционных исследований, в процессе проведения которых выделяются агрофитоценозы и устанавливается их связь с рельефом, климатом, почвой и подстилающей ее горной породой, условиями увлажнения, приемами воздействия человека на посев. Ввиду того, что при изучении посевов культурных растений очень важно выяснить характер воздействия человека на агрофитоценоз как в процессе подготовки поля к посеву культурного растения, так и в процессе ухода за ним, маршрутные экспедиционные исследования агробиогеоценозов должны быть связаны с обследованием агрофитоценозов отдельных хозяйств совхозов и колхозов, через которые проходит маршрут экспедиции и которые до начала экспедиции должны быть намечены с учетом природных особенностей их полевой территории и уровня сельского хозяйства. Необходимо добиваться, чтобы маршрут экспедиции захватил типичные для района исследования почвы и подстилающие их горные породы, гидрологические условия, направление и уровень сельского хозяйства. В связи с этим при выборе пунктов исследования необходимо использовать геоморфологические, геологические, климатические, почвенные, геоботанические карты и всю имеющуюся литературу, характеризующую природу изучаемой территории. Важные сведения об уровне сельского хозяйства в намеченных пунктах можно получить в соответствующих земельных органах. При определении маршрута экспедиции необходимо, чтобы разные сочетания климата, гидрологических условий, почв и горной породы, приемов воздействия человека на посев были представлены достаточно большим числом пунктов исследования основных полевых культур.

Общая длина маршрута определяется временем, в течение которого могут проводиться полевые исследования, количеством отрядов экспедиции, числом квалифицированных работников в каждом отряде, числом наиболее характерных сочетаний рельефа, горной породы, почв и увлажнения и в связи с ними числом учетных площадок, которые описываются в процессе маршрутных исследований. Наиболее удобный для маршрутных исследований период — от начала цветения культурного растения до его уборки. В этот отрезок времени не только выявляется большинство сорняков, входящих в состав агрофитоценоза, но и полностью определяется присущая ему надземная и подземная ярусность. В это

время устанавливаются и количественные отношения между компонентами полевых фитоценозов.

Обследование агрофитоценозов начинается с приезда в хозяйство, подлежащее обследованию, и копирования плана его землепользования, на который должны быть нанесены контуры посевов разных культур. Для каждого контура на основании имеющейся в хозяйстве почвенной карты отмечается вид почвы и у агрономического персонала выясняются предшествующие культуры, характер предпосевной обработки (после уборки предшественника), чем и когда было удобрено поле, время, способ, норма посева, сорт культурного растения, уход за посевом и другие пути воздействия человека на посев. После этого вместе с агрономом проводится обход всех посевов хозяйства для выделения в натуре агрофитоценозов и уточнения на месте сведений о них. После этого геоботаники приступают к исследованию типичных (наиболее хорошо представленных и связанных с типичными для хозяйства почвами) агрофитоценозов, для чего в пределах каждого агрофитоценоза закладываются пять учетных стометровых площадок (10×10 *м*). Эти площадки должны дать правильное представление об изучаемом агрофитоценозе, в связи с чем недопустимо брать их в условиях изреженного под влиянием внешних случайных причин стеблестоя культурного растения, наличия нетипичных для площади западин, местного переудобрения почвы навозом и других нарушений нормального развития культурного растения на поле.

Описание пробной площадки начинается с указания ее местонахождения (географического положения) и подробной характеристики условий местообитания обследуемого агрофитоценоза, при составлении которой указываются: 1) положение площадки по рельефу; 2) гидрологические условия (увлажнение атмосферное, атмосферное + вода поверхностного стока, грунтовое — глубина стояния грунтовых вод; недостаточное, повышенное, избыточное; постоянное или переменное); 3) почва и подстилающая ее горная порода; 4) окружение, оказывающее влияние на агрофитоценоз и агробиогеоценоз, частью которого агрофитоценоз является (близость дороги, пустыря, оврага, лесной опушки, пастбища, населенного пункта и т. д.). При характеристике почв целесообразно сделать на одной из учетных площадок почвенный разрез глубиной до 2 *м* с целью уточнения вида почвы, степени заполнения почвы и подпочвы корнями растений, наиболее обильно представленных в агрофитоценозе, и получения первого представления о путях влияния последнего на почву и горную породу. При взятии проб почвы по генетическим горизонтам необходимо брать пробы и подземных частей растений для определения их веса (в определенном объеме почвы) и содержания в них элементов минерального питания. При определении свойств почвы и подпочвы, а также при решении вопроса об увлажнении почвы грунтовыми водами очень полезными могут быть индикационные свойства сорных растений, входящих в состав обследуемого агрофитоценоза (Ellenberg, 1950).

После того, как условия местообитания агрофитоценоза будут достаточно подробно описаны, исследователь приступает к характеристике самого агрофитоценоза начиная с культурного растения, доминирующего в изучаемом посеве. При характеристике культурного растения отмечается его средняя, максимальная и минимальная высота, фаза вегетации, общее проективное покрытие (в %), степень пораженности патогенными организмами и поврежденности вредителями посевов. В том случае, когда посев образован двумя культурными растениями (смешанные и уплотненные посевы), они оба характеризуются в отношении указанных выше признаков, причем оцениваются количественные отношения между культурными растениями.

Исследователь рассматривает ярусное сложение агрофитоценоза, останавливаясь при этом последовательно на характеристике каждого

яруса, начиная с самого верхнего (В), поднимающегося над доминирующим в агрофитоценозе культурным ярусом (К), образованным высеянным культурным растением и сорняками, приближающимися по высоте к культурному растению. Под пологом культурного яруса располагаются средний (С) и нижний (Н) ярусы, причем к нижнему ярусу относятся низкорослые сорняки, остающиеся на поле после уборки урожая культурного растения. При описании ярусов указывается их высота, характерные для яруса сорняки и роль яруса в сложении агрофитоценоза, которая может быть охарактеризована величиной ярусного проективного покрытия (в %). В смешанных посевах необходимо выделять в пределах культурного яруса два подъяруса — $К_I$ и $К_{II}$, причем в некоторых случаях нижний, второй, культурный подъярус объединяют со средним ярусом ($К_{II}$—С). Исследование агрофитоценоза заканчивается составлением квалифицированного списка всех сорных растений, встречающихся на учетных стометровых площадках, причем для каждого сорняка указывается фаза вегетации, ярус, в который сорняк входит, глазомерное обилие и проективное покрытие (в %). Ввиду того, что все виды растений представлены в агрофитоценозе (равно как и в других фитоценозах) видовыми популяциями (ценопопуляциями), исследование которых совершенно необходимо, растения одного и того же вида сорняка могут относиться к разным популяционным группам и входить в состав разных ярусов. При глазомерной оценке обилия сорняков за масштаб берется проективное покрытие культурного растения, что делает оценку обилия значительно более точной по сравнению с оценкой обилия по Друде. Шкала глазомерной оценки обилия сорняков имеет четыре балла:

1 — сорное растение встречается редко: 1—2 экз. на 1 $м^2$, проективное покрытие не более 1%;

2 — сорное растение встречается довольно часто, но его проективное покрытие значительно меньше, чем культурного растения;

3 — сорное растение по проективному покрытию приближается к культурному растению;

4 — проективное покрытие сорняка больше, чем культурного растения.

Шкала допускает возможность использования промежуточных оценок 1 : 2 и 2 : 3. Обозначения 1—2 и 2—3 указывают пределы колебания оценок на учетной стометровой площадке.

В целях получения более ясного представления о структуре посева, составе популяций и слагающих его видов растений целесообразно в пределах каждой стометровой площадки закладывать по 10 раункировских площадок (0,1 $м^2$), с которых срезаются все культурные и сорные растения, и для каждого вида определяется его встречаемость, число побегов, фаза вегетации, высота и надземная масса. Количество площадок должно быть около 50; желательна математическая обработка полученных данных. Сопоставление описаний пяти стометровых учетных площадок позволяет уточнить данные о видовом составе, степени его выровненности в пределах исследуемого агрофитоценоза (коэффициент Жаккара), степени постоянства в нем отдельных видов сорных растений (по Браун-Бланке), процент пораженности их различного рода патогенными организмами (грибами, бактериями и вирусами), направление и степень влияния последних на растение-хозяина. При проведении исследования агрофитоценоза на поле необходимо учитывать животных, населяющих агрофитоценоз, причем следует учитывать как фитофагов (животных, повреждающих культурные и сорные растения), так и зоофагов, уничтожающих фитофагов. Учет животных организмов, связанных с исследуемым агрофитоценозом, предусматривает сбор их для последующего точного определения. При сборе животных необходимо отме-

чать их обилие в посеве, процент и степень поврежденности ими растений (культурных и сорных).

Ввиду того, что маршрутные исследования не позволяют детально изучить видовой и популяционный составы агрофитоценоза, его животное население, ярусность подземную, сезонную изменчивость и, что особенно важно при изучении агробиогеоценоза, те взаимоотношения, которые связывают между собой его компоненты, необходимо дополнять маршрутные исследования исследованиями стационарными и экспериментальными. Стационарные и экспериментальные исследования начинаются после выявления и описания основных агроассоциаций и должны быть связаны с наиболее типичными агрофитоценозами этих ассоциаций. Стационарные исследования ведутся в течение всего времени существования агрофитоценоза и в некоторых случаях захватывают предшествующую культуру, которая наложила отпечаток на почву полевого участка и которая через это сказывается на составе, строении и системе взаимоотношений компонентов исследуемого агрофитоценоза. Стационарные наблюдения позволяют: 1) выявить полностью видовой состав растений, животных и микроорганизмов, связанных с агробиогеоценозом и принимающих участие в обмене веществ в нем; 2) проследить изменение этого состава во времени; 3) проследить изменение во времени структуры агрофитоценоза, в том числе состав видовых популяций культурных и сорных растений, ярусность надземную и подземную, характер распределения растений по площади и количественные отношения между видами; 4) изучить внутреннюю среду агрофитоценоза, его местообитание и выявить те экологические ниши, которые возникают на основе местообитания фитоценоза в связи с изменением в течение периода вегетации структуры последнего; 5) установить связь отдельных популяционных групп в пределах видовых популяций культурных и сорных растений с определенными экологическими нишами, вычленившимися в пределах агрофитоценоза в процессе его развития с момента высева семян культурного растения до послеуборочной обработки почвы (пожнивное лущение, зяблевая вспашка); 6) выяснить систему взаимоотношения между компонентами агробиоценоза с учетом консорционных связей между ними, взаимосредообразования и соревнования в борьбе с неблагоприятными внешними воздействиями и в использовании благоприятных внешних воздействий на агробиоценоз; 7) выяснить направление, степень и механизм воздействия компонентов агробиоценоза на абиотические компоненты агробиогеоценоза (атмосферу, гидрологические условия, почву и подстилающую ее горную породу), в состав которого агробиоценоз входит.

Стационарное изучение видового состава, состава видовых популяций и структуры агрофитоценоза должно проводиться на заложенных в пределах его двух опорных стометровых площадках, по сторонам которых с помощью колышков отмечаются 40 раункировских площадок (по пяти площадок на каждой стороне), служащих для регулярного подсчета числа побегов культурных и сорных растений и определения фазы их вегетации. На стометровках составляются квалифицированные списки растений (как было указано ранее) в сроки, соответствующие следующим стадиям в развитии доминирующего в посеве культурного растения. Злаки озимые: осеннее кущение, весеннее кущение, трубкование, выбрасывание соцветия (колошение), полное цветение, молочная спелость, полная спелость; злаки яровые: те же стадии без осеннего кущения; другие группы растений: стадия третьего листа, полная вегетация (прематурная стадия), бутонизация, полное цветение, зеленые плоды, полная спелость.

Одновременно вне стометровок, но в непосредственном соседстве с ними с четырехметровых площадок берутся пробы на массу и морфологический анализ всех растений, причем растения выкапываются до глу-

бины пахотного слоя (20 *см*). С этих же метровых площадок предварительно берутся буром определенного объема (100 $см^3$) пробы почвы на засоренность ее диаспорами сорных растений (по слоям 0—10 и 10—20 *см*, для каждого слоя четыре пробы на 1 $м^2$) с целью установления видов, входящих в состав агрофитоценоза в стадии первичного покоя. Одновременно с выкапыванием растений на метровых площадках проводится учет почек на подземных частях многолетних сорняков. После удаления всех растений с метровых площадок с помощью бура определенного объема берутся послойные пробы почв (слои 20—30, 30—40 *см* и т. д. до глубины 100 *см*) для определения веса содержащихся в ней корней растений и установления процента содержащихся в корнях элементов минерального питания. На этих же площадках в почве следует учитывать макроорганизмы и почвенную фауну. После созревания культурных растений проводится уборка урожая на стометровых площадках, причем определяется вес всей надземной массы растений и отдельно вес культурных растений и вес сорняков. Определение содержания в надземной массе культурных растений элементов минерального питания (N, K, P, S, Ca, Mg, Fe) дает представление о количестве питательных веществ, уносимых с урожаем из почвы, кроме того, данные их содержания в корневых и пожнивных остатках растений свидетельствуют о том, сколько питательных веществ после уборки урожая снова возвращается в почву.

В целях выяснения влияния агробиоценоза на абиотические компоненты агробиогеоценоза в течение всего периода вегетации специальными наблюдениями определяется степень влияния организмов на атмосферу, гидрологические условия, почву и материнскую горную породу в сфере влияния на них исследуемого агробиоценоза. Методика этих наблюдений описана в соответствующих главах настоящего руководства. Наиболее сложным для решения является вопрос о взаимоотношениях между организмами, входящими в состав агробиогеоценоза. Этот вопрос может быть решен только экспериментами на специально для этой цели созданных делянках, в вегетационном домике и с помощью цементных ящиков ($100 \times 100 \times 40$ *см*), позволяющих не слишком сильно ограничивать опытные растения площадью (как в вегетационных сосудах) и в то же время полностью учитывать характер влияния растений друг на друга.

ГЛАВА XXI

МЕЖБИОГЕОЦЕНОЗНЫЕ СВЯЗИ, ИХ МЕХАНИЗМЫ И ИЗУЧЕНИЕ

В настоящее время исследования биогеоценологической направленности сосредоточены на анализе материально-энергетических отношений, которые развертываются внутри биогеоценотических систем, главным образом между их живыми и косными компонентами. Задача эта для биогеоценологии имеет, конечно, первостепенное значение, и решение ее необходимо осуществлять форсированным темпом, однако она не должна заслонять собой необходимость одновременного изучения и учета взаимосвязей и взаимоотношений между различными биогеоценозами как близкими, соседними, так и более пространственно удаленными. Ни один биогеоценоз не существует изолированно от своего окружения, а тесно и разнообразно взаимодействует с ним. Взаимодействие это выражается во взаимном обмене метаболитами, энергией, живыми организмами или их зачатками, разного рода органическими и минеральными веществами и играет роль важнейшего механизма, обеспечивающего как глобальную целостность биогеоценотической оболочки Земли, так и связанность ее отдельных крупных частей. Стало быть, изучение этих межбиогеоценозных взаимосвязей имеет прямое отношение к наиболее острым сейчас проблемам биосферы.

Кроме того, без изучения и оценки межбиогеоценозных связей не может быть правильно исследован и расшифрован внутрибиогеоценозный метаболизм, поскольку природа любого биогеоценоза определяется не только особенностями структуры и работы составляющих его компонентов, но не в меньшей степени и воздействием окружающих, соседних биогеоценозов. При изменении последнего в любом биогеоценозе не может не перестраиваться как живая часть системы, так и ее экотоп.

Биогеоценозы — системы, открытые не только в радиальном, но и в латеральном направлениях, и, с одной стороны, получают от своего окружения (как соседнего, так нередко и достаточно удаленного) определенные количества энергии и материалов, с другой — выносят значительную массу продуктов внутреннего метаболизма за пределы своих горизонтальных границ. Этот обмен происходит благодаря подвижности воздуха и воды, диффузии газов, наличия градиентов тепла и концентраций вещества в почвах и водах, расселения растений, животных, микроорганизмов. Вещество переносится в форме растворов, твердых и газовых частиц различного происхождения, состояния и свойств, энергия — в тепловой, кинетической форме и в форме энергии химических связей органических материалов. Задача сводится к определению и количественной оценке всех этих перемещений в пространстве и времени.

Нет биогеоценотических систем, ничего не получающих от своего окружения, равно как и ничего не отдающих своим соседям. Различия касаются лишь масштаба, форм и направления этого обмена. Отвлекаясь от различных деталей в межбиогеоценозном обмене природных систем, можно наметить следующий ряд биогеоценозов, отличающихся характером и глубиной своих внешних связей. Прежде всего надо выделить системы, у которых вынос веществ и энергии в другие биогеоценозы, равно как и получение их со стороны, за исключением всюду очень подвижных газовых продуктов обмена, сравнительно незначителен.

Это будут биогеоценозы, занимающие равнинные плакорные местоположения; они меньше других зависят от своего окружения и наиболее стабильны во времени. Их внутренний метаболизм имеет более замкнутый характер.

Им противостоят системы, сравнительно мало теряющие веществ и энергии на сторону, но много и систематически получающие из других биогеоценозов. Они приурочены к различным затопляемым местоположениям, в которые с водными потоками периодически вносятся значительные массы минеральных веществ и органических материалов. Таковы, в частности, биогеоценозы заливаемых участков речных пойм, различных замкнутых понижений, низких морских террас, заливаемых приливными водами и занятых лайдами, маршами, манграми. Существование этих биогеоценотических систем находится в теснейшей зависимости от веществ и энергии, приносимых из окружающих водных и сухопутных биогеоценозов.

Отчетливо прослеживаются также биогеоценозы, много теряющие как твердых, так и растворенных веществ на вынос (сток) в другие биогеоценозы и мало получающие или не получающие от других. Таковы биогеоценозы, приуроченные к крутым склонам в речные долины или к верхним частям горных склонов. Потери идут здесь из-за сноса органических и минеральных частиц поверхностным стоком и под воздействием гравитационных сил. На длинных и более пологих склонах вынос из биогеоценозов усложняется приносом ряда веществ с поверхностным и внутрипочвенным стоком вод с водоразделов и верхних частей склонов.

Нетрудно заметить совпадение отмеченных категорий биогеоценотических систем с типами миграции веществ в почвенной толще, которые были установлены Б. Б. Полыновым (1956) под названиями эллювиального, супераквального и субаквального.

Перечисленными типами разнообразие биогеоценотических систем по характеру их внешних связей, конечно, не исчерпывается даже, если не принимать во внимание различных промежуточных и переходных ситуаций. Так, например, С. В. Зонн (1964) резонно обратил внимание на необходимость дополнить схему Полынова выделением особого класса аэрально-вулканических почв, периодически обогащаемых с поверхности значительными порциями вулканических пепла и шлаков, которые сильно затушевывают и прерывают естественный ход почвообразования. Возможно, целесообразно также выделять особо системы, расположенные в местах значительного притока веществ, выбрасываемых промышленными предприятиями в различных формах в воздух, воды, почву, которые часто коренным образом перестраивают весь внутренний метаболизм биогеоценозов.

Особенно велика, регулярна, но для изучения методически наиболее сложна межбиогеоценозная миграция веществ, связанная с движениями воздушных масс и воды. При этом газы, участвующие в метаболизме биогеоценотических систем (углекислый газ, кислород), вероятно, лишь в периоды редкой штилевой погоды, и особенно в самых нижних приземных биогеогоризонтах, могут реутилизироваться в системах, их порождающих. Благодаря газовой диффузии, а особенно движений воздуха, как кислород, так и углекислота, образовавшиеся в том или ином биогеоценозе в процессах фотосинтеза и дыхания, значительной массой всегда рассеиваются в прилегающем пространстве и используются другими биогеоценозами.

То же следует сказать и о поглощенной биогеоценозами воде. Испаряемая той или другой биогеоценотической системой влага (из почвы или растениями) лишь случайно, где-нибудь в штилевых районах влажных тропиков, может вернуться в нее обратно с дождем или туманом. Как правило, влага из отдельных биогеоценозов будет далеко

уноситься от места выделения ее в атмосферу и поступит в распоряжение других систем.

Крайне важным и вместе с тем сравнительно легко наблюдаемым и изучаемым видом межбиогеоценозного обмена является перенос воздухом и водой материалов растительного происхождения — плодов, семян, спор, пыльцы, листьев, стеблей, ветвей и даже целых растений, а также различных растительных метаболитов. Известно, что разнос этих материалов совершается нередко на очень большие расстояния — десятки, сотни и даже тысячи километров в зависимости от парусности или плавучести материала, силы ветров, скорости течений и др. Между соседними же биогеоценозами обмен материалов растительного происхождения носит совершенно закономерный и постоянный характер и достигает большого масштаба. Исследование этого обмена следует проводить на трансектах, пересекающих участки различных биогеоценотических систем, на которых с помощью учетных площадок можно определить дальность и количество переносимого материала из одной системы в другую, его состав, содержание минеральных элементов, количество потенциальной энергии.

Как показывает изучение разноса растительных материалов в биогеоценозах Подмосковья, при нормальных для района ветровых условиях из лесов с древостоем высотой 20—25 *м* на соседние безлесные угодья выносятся: на расстояние 80—100 *м* листья березы, 35—50 *м* листья дуба, ивы козьей, 20—25 *м* мужские сережки дуба, березы, хвоя сосны, до 10 *м* от стены леса кора сосны, тонкие ветки березы, шишки и мелкие охвоенные ветки сосны. Количество таких органических материалов составляет приблизительно $^1/_{20}$—$^1/_{25}$ от массы годового опада соответствующих фракций, фиксируемых опадоуловителями под пологом леса. Из березняков одних листьев выносится около 80—100 *кг* в абсолютно сухом состоянии, из сосновых культур — около 70 *кг* хвои. Обратный поток материалов из лугов и полей в леса при ветрах противоположных румбов, конечно, также имеется, но учитывается труднее, поскольку происходит главным образом в виде раздробленных остатков и пылеватых частиц.

Внутри лесных массивов перенос растительных материалов из одного биогеоценоза в другой, за исключением таких парусных материалов, как пыльца ветроопыляемых пород, крылатые плоды березы, летучки осины, семена хвойных и некоторых других, гораздо более ограничен в пространстве, чем на стыке таких контрастных по высоте и структуре систем, как лес — поле, лес — луг. Так, на трансекте, заложенном на контакте чистых 32-летних культур сосны и ели, оказалось, что полоса взаимного проникновения растительных материалов в этих биогеоценозах ограничивается шириной всего 12 *м*. Причем сосновые материалы проникают в еловую посадку в крайне небольшом количестве — около 12% от общей массы опада, тогда как еловые материалы вносятся в сосновую посадку в количестве свыше 57% от общей массы подстилок. И это несмотря на то, что посадка ели по высоте деревьев ниже культуры сосны на 6 *м*. Следовательно, «проницаемость» биогеоценотических систем для материалов из других систем неодинакова и в приведенном примере еловый биогеоценоз более замкнут, чем сосновый. Проведение такого рода исследований желательно при всех стационарных исследованиях биогеоценологической направленности.

Еще шире материалы растительного происхождения переносятся в биогеосфере из одних биогеоценозов в другие водными потоками. Перенос осуществляется как между водными биогеоценозами, так и между биогеоценозами суши, сопряженными в пространстве направлением поверхностного стока, и между биогеоценозами суши и разного рода водоемами (озера, моря, океаны). Переносимые материалы имеют разное значение для систем, их получающих, и потому требуют раздельно-

го учета. Мертвые растительные остатки выполняют в них чисто энергетическую роль, увеличивая в системах запас свободной энергии, живые же части растений — плоды, семена, обломки корневищ, способные к укоренению ветви или обломки стебля — представляют собой материал информационного характера и при развитии могут существенно преобразовывать внутренний метаболизм получающей системы.

Большую роль в межбиогеоценозных связях, осуществляемых через перемещение растительных материалов, играют различные животные. Особенно существенно широко распространенное в природных системах явление переноса плодов и семян многих растений на значительные расстояния птицами, млекопитающими и некоторыми насекомыми, в желудках при использовании в пищу, прикрепленными к телу специальными приспособлениями или смешанными с прилипшей к животным грязью. Разносятся животными и некоторые вегетативные части растений, хотя и в ограниченных размерах и, видимо, вполне случайно.

С водой и по воздуху от биогеоценоза к биогеоценозу легко переносятся также массы микроорганизмов, многих животных, а также материалов животного происхождения (пух, перо, шерсть, экскреты) и трупов. Фактов этого рода известно очень много, но в биогеоценотическом отношении они еще не исследованы и количественно не оценены. Вопрос имеет программный характер и нуждается в незамедлительной разработке.

Важное значение в межбиогеоценозных связях и обмене имеет и хорошо известное явление активных миграций животных на бо́льшие или меньшие расстояния (перелеты птиц, насекомых, перемещение стад млекопитающих, локальные передвижения животных в поисках пищи, гнездовий и укрытий от врагов и др.). С этими перемещениями естественно связывается перенос значительных масс органических материалов из одних биогеоценозов в другие в форме экскретов (часто с живыми семенами и спорами, а также бактериями, грибами, вирусами), трупов и различных животных тканей. Масштаб этих миграций и по расстояниям и по массе перемещаемых веществ, как известно, может быть грандиозным и может связывать системы различных континентов (перелет гигантских туч саранчи, птичьих стай, стад кочевых млекопитающих и других). Особенно большое значение такая миграция имеет для биогеоценозов тундры, служащих пастбищем огромным стаям перелетных птиц.

Закономерный характер в межбиогеоценозных связях носит также пространственный перенос различных твердых минеральных частиц, выдуваемых или смываемых с почв одних биогеоценозов, и перемещение их в другие. В системах с хорошо развитым растительным покровом и при спокойном рельефе этот процесс довольно ограничен и в больших масштабах наблюдается только в биогеоценозах пойм, получающих при разливах значительную массу минеральных и органических веществ, смытых или вымытых с прилегающих водоразделов. Но в районах с несомкнутой или разреженной растительностью и развевание, и размывание почв, и перенос твердых частиц почвы по воздуху и с водными потоками из одних биогеоценозов в другие приобретают постоянный характер и большой масштаб (черные бури, смерчи, сели др.). Принос такого рода материалов для многих систем может иметь важное биогеоценотическое значение. Например, по данным исследований Н. И. Пьявченко и З. А. Сибиревой (1959), оседающая на поверхность верхового болота атмосферная пыль обогащает болотную почву таким количеством азота и зольных элементов, что исключает возможность чрезмерного истощения запасов питательных веществ при нарастании торфяников и обусловливает как направление развития болота, так и технические качества образующихся торфяных залежей.

Очевидны, хотя в деталях и недостаточно исследованы, миграции

растворов с метаболитами из одного биогеоценоза в другой с током воды в разного рода водоёмах или с верховодкой в биогеоценозах суши. Масштаб этих миграций очень велик и может иметь весьма существенное значение в метаболизме получающих и теряющих систем. Так, по сводке О. А. Алекина и Л. В. Бражниковой (1964), вынос веществ с территории СССР с ионным стоком достигает местами 40—50 *т/км*^{2} и более в год, а общее количество растворенных веществ, поступающих в океаны со всей суши земного шара, оценивается гигантской величиной в 3300 млн. *т*. Одних растворенных органических веществ биогеоценозы суши при этом теряют в год около 720 млн. *т*. Естественно, что элементы, вымытые из почв сухопутных биогеоценозов, становятся ресурсами других, в данном случае водных, систем Мирового океана.

Изучение всех форм материально-энергетического обмена между биогеоценозами Земли с определением источников, направлений и количественной оценкой значения каждой из них в конкретных исследуемых системах должно представлять особую крупную задачу биогеоценологии, не менее важную, чем анализ внутренней структурно-функциональной организации биогеоценотических систем, который привлек сейчас главное внимание исследователей. Если не ограничиваться простым перечислением наблюдаемых потоков веществ между изучаемыми биогеоценозами, а стремиться каждому из них дать достаточно точную количественную оценку, решение вопросов межбиогеоценозного обмена в природных условиях представляется сложной и методически трудной задачей. Явно недостаточно одних наблюдений, хотя бы многократно повторенных. Необходимы значительная экспериментальная работа и моделирование отдельных потоков веществ, подобно, например, той, которая была осуществлена Н. В. Тимофеевым-Ресовским (1957) при изучении латеральных миграций веществ в водных и почвенных системах с применением радиоизотопов в специально смоделированных экспериментах. В природных условиях многие вопросы межбиогеоценозных связей могут успешно решаться с помощью методов, разработанных в геохимии ландшафта для изучения миграций химических элементов в пространственно сопряженных рядах природных систем (Полынов, 1956; Глазовская, 1964).

ЛИТЕРАТУРА

Абатуров Б. Д. 1963. О влиянии степных пеструшек на почвы.— Почвоведение, № 2.

Абатуров Б. Д. 1964. Влияние деятельности степной пеструшки на почвенный и растительный покров сухих степей Казахстана.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 19, вып. 6.

Абатуров Б. Д. 1966. Влияние роющей деятельности крота на круговорот веществ в широколиственном лесу.— Докл. АН СССР, т. 168, № 4.

Абатуров Б. Д., Бязрова Е. А. 1967. Роющая деятельность крота в широколиственном лесу.— Лесоведение, № 3.

Абатуров Б. Д., Карпачевский Л. О. 1965. О влиянии крота на почву в лесу.— Почвоведение, № 6.

Абатуров Б. Д., Карпачевский Л. О. 1967. Влияние кротов на водно-физические свойства дерново-подзолистых почв.— Почвоведение, № 12.

Абрамова А. Л., Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. 1961. Определитель листостебельных мхов Арктики СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Абрамова М. М., Судницын И. И., Цельникер Ю. Л. 1966. Влагопотребление и водный режим вяза мелколистного на мелиорированном солончаковом солонце в условиях полупустыни.— Почвоведение, № 6.

Агрохимические методы исследования почв. 1964. М., Изд-во АН СССР.

Агрохимические методы исследования почв. 1965. Под ред. Д. Л. Аскинази, В. А. Соколова и др. М., «Наука».

Азимова Н. Д., Зарубин Е. В., Качурин Л. Г. 1968. Определение структурных и градиентных характеристик приземного слоя атмосферы внутри растительного покрова.— Труды Гос. геофиз. обсерватории (ГГО), вып. 229.

Айзеншгат Б. А. 1969. Тепловой баланс и микроклимат основных ландшафтов Средней Азии и некоторые вопросы биоклиматологии. Автореф. докт. дисс. Л.

Акопян А. Г. 1953. Судьба трупов сусликов в степи.— Зоол. журн., т. 31, вып. 4.

Акулова Е. А., Малкина И. С., Хазанов В. С. и др. 1966. О методике изучения светового режима в лесу. 1966.— Бот. журн., т. LI, № 5.

Алекин О. А., Бражникова Л. В. 1964. Сток растворенных веществ с территории СССР. М., «Наука».

Александрова В. Д. 1958. Опыт определения надземной и подземной массы растительности в арктической тундре.— Бот. журн., т. XIII, № 12.

Александрова В. Д. 1961. Растительное сообщество в свете некоторых идей кибернетики.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 66, вып. 3.

Александрова В. Д. 1970. Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон тундры. В кн. «Биологические основы использования природы Севера». Сыктывкар.

Алексеев В. А. 1963. Некоторые вопросы оптических свойств леса. В сб. «Проблемы экологии и физиологии лесных растений». Л., Изд-во ЛТА.

Алексеенко Л. Н. 1965. Весовой метод определения листовой поверхности луговых растений и луговых сообществ.— Бот. журн., т. L, № 2.

Алехин В. В., Доктуровский В. С., Жадовский А. Е., Ильинский А. П., 1926. Методика геоботанических исследований. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Ананьева Л. М. 1970. Тепловой баланс как фактор фитоклимата некоторых типов травянистой растительности. Автореф. канд. дисс. М. (ротапринт).

Андреев В. Н. 1936. Гидролактолиты (булгуняхи) в западносибирских тундрах.— Изв. Гос. геогр. о-ва, т. 68, вып. 2.

Андреев В. Н. 1955. Дешифрирование по аэрофотосъемкам раличных типов тундр и их аэровизуальная характеристика по морозной трещиноватости. Географический сборник, т. VII. М.— Л.

Андрианов Б. В., Базилевич Н. И., Родин Л. Е. 1957. Из истории земель древнего орошения Хорезма.— Изв. ВГО, т. 89, вып. 6.

Андрушко А. М. 1939. Деятельность грызунов на сухих пастбищах Средней Азии. Л., Изд-во ЛГУ.

Андрушко А. М. 1948. О роющей деятельности некоторых грызунов как почвообразовательном факторе в Казахской складчатой стране.— Вестн. ЛГУ, вып. 9.

Антонова К. Г. 1968. Продуктивность надземной массы растительности пустыни Центральные Каракумы в связи с метеорологическими условиями. Автореф. канд. дисс. Ашхабад, Ин-т пустынь Тадж. ССР.

Антонова К. Г. 1970. Развитие растительности под влиянием метеорологических факторов. В кн. «Растительность Центральных Каракумов и ее продуктивность». Ашхабад, изд-во «Илым».

Антонова К. Г. 1971. Годичные колебания продуктивности надземной массы различных биоморф растений песчаной и глинистой пустынь. В кн. «Биокомплек-

сы пустынь и повышение их продуктивности». Ашхабад, изд-во «Илым».
Анучин Н. П. 1960. Лесная таксация. Изд. 3. М., «Лесная промышленность».
Арефьева З. Н., Колесников Б. П. 1964. Динамика аммиачного и нитратного азота в лесных почвах Зауралья при высоких и низких температурах.— Почвоведение, № 3.
Аринушкина Е. В. 1970. Руководство по химическому анализу почв. М., Изд-во МГУ.
Аристовская Т. В. 1958. О разложении фульвокислот микроорганизмами.— Почвоведение, № 11.
Аристовская Т. В. 1963. Изучение микробных пейзажей почвы методом капиллярной микроскопии. В сб. «Микроорганизмы в сельском хозяйстве». М., Изд-во МГУ.
Аристовская Т. В. 1965. Микробиология подзолистых почв. М., «Наука».
Аристовская Т. В. 1967. Микрофлора как важнейший компонент биогеоценоза.— Лесоведение, № 4.
Аристовская Т. В., Паринкина О. М. 1961. Новые методические приемы изучения почвенных микроорганизмов.— Почвоведение, № 1.
Аристовская Т. В. и др. 1962. Большой практикум по микробиологии. М., «Высшая школа».
Арктическая флора СССР. 1960—1971. Т. 1—6. Л., «Наука».
Артыков К. 1971. Водный режим почвы под кустарниковой растительностью на предгорных пастбищах Туркменистана.— Проблемы освоения пустынь, № 3.
Ахромейко А. И. 1936. О выделении корнями растений минеральных веществ.— Изв. АН СССР, № 1.
Бабаев А. Г. 1953. Кучевые пески на древнедельтовой равнине Амударьи.— Изв. АН Туркм. ССР, № 4.
Бабушкин Л. Н. 1964. Агроклиматическое районирование Средней Азии.— Научн. труды Ташкентск. гос. ун-та, вып. 236. «Вопросы агроклиматического районирования Средней Азии».
Бабьева И. П., Агре Н. С. 1971. Практическое руководство по биологии почв. М., Изд-во МГУ.
Бажанова Н. В., Маслова Т. Г., Попова И. А. и др. 1964. Пигменты пластид зеленых растений и методика их исследования. М.— Л., «Наука».
Базилевич Н. И. 1955. Особенности круговорота зольных элементов и азота в некоторых почвенно-растительных зонах СССР.— Почвоведение, № 4.
Базилевич Н. И. 1962. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземных каштановых почвах и солонцах. В сб. «Проблемы почвоведения». М., Изд-во АН СССР.
Базилевич Н. И. 1965. Геохимия почв содового засоления. М., «Наука».
Базилевич Н. И. 1967. Продуктивность и биологический круговорот в моховых болотах Южного Васюганья.— Растительные ресурсы, т. III, вып. 4.
Базилевич Н. И., Голербах М. М., Литвинов М. А. и др. 1953. О роли биологических факторов в образовании такыров на трассе Главного Туркменского канала.— Бот. журн., т. XXXVIII, № 1.
Базилевич Н. И., Родин Л. Е. 1956. О роли растительности в формировании и эволюции такыров Мешед-Мессерианской аллювиально-дельтовой равнины. В кн. «Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения». М., Изд-во АН СССР.
Базилевич Н. И., Родин Л. Е., Розов Н. Н. 1970. Географические аспекты изучения биологической продуктивности. Материалы V съезда ВГО. Л. Изд. ВГО.
Барановская А. В. 1954. О накоплении корневых масс в почвах. Докл. на совещ. по стационарным геобот. исслед. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Баславская С. С., Трубецкова О. М. 1964. Практикум по физиологии растений. М., Изд-во МГУ.
Башенина Н. В. 1967. Опыт количественной оценки энергетических затрат у мелких грызунов. В сб. «Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши». М., Изд-во МГУ.
Башкирова Е. Я. 1953. Фауна клещей орибатид в районе полезащитных лесонасаждений северной части степной зоны.— Зоол. журн., т. 32, вып. 6.
Бейдеман М. Л. 1954. Развитие растительности и почв в низменности восточного Закавказья. В сб. «Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР». М.— Л. Изд-во АН СССР.
Белозерский А. Н., Проскуряков Н. И. 1951. Практическое руководство по биохимии растений. М., «Сов. наука».
Беручашвили Н. Л. 1972. О вертикальном строении биогеоценозов горных лесов с преобладанием бука.— Лесоведение, № 2.
Беспалов Д. П. 1963. Методика измерения потоков тепла и температуры в почве.— Труды Всесоюзн. научного метеорол. совещания.
Беспалова З. Г. 1965. О жизненной форме «полукустарничек». В кн. «Проблемы современной ботаники», 2. М.— Л., «Наука».
Беспалова З. Г., Борисова И. В. 1960. Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению биологии степных и пустынных растений и возрастного состава их популяций. В кн. «Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана». М.— Л., Изд-во АН СССР.
Биофизические методы исследования. 1956. Под ред. Ф. Юбера. М., ИЛ.
Бирюков Н. С. 1959. Методика изучения зоны аэрации и грунтовых вод при гидрологических исследованиях. М., Изд-во АН СССР.
Благовещенский Э. Н. 1940. Новые данные по внутрипочвенной конденсации.— Метеорология и гидрология, № 3.

Благовещенский Э. Н. 1954. О конденсационной влаге в почвах пустынь. В сб. «Пустыни СССР и их освоение», 2. М.—Л., «Наука».

Близняк Е. В. 1952. Водные исследования. М., Изд-во Министерства речного флота СССР.

Богданов В. В. 1950. Повторное увлажнение такыров и роль ветра в их формировании.— Изв. Туркм. фил. АН СССР, № 2.

Богдановская-Гиенэф И. Д. 1946. О некоторых основных вопросах болотоведения.— Бот. журн., т. XXX, № 2.

Большев Н. Н. 1952. Происхождение и эволюция почв такыров.— Почвоведение, № 5.

Борискина Е. М. 1959. Взаимодействие корневых систем дуба и сосны с почвой.— Труды Воронежск. гос. заповедника, вып. VIII.

Борисова И. В. 1961. Биология и основные жизненные формы двудольных многолетних травянистых растений степных фитоценозов Северного Казахстана.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия III. «Геоботаника», вып. 13.

Боханова Н. С. 1969. Сравнительная оценка методов определения листовой поверхности древесных пород.— Лесоведение, № 4.

Браун Д. 1957. Методы исследования и учета растительности. М., ИЛ.

Бродский А. Л. 1935. Protozoa почвы и их роль в почвенных процессах.— Бюлл. Среднеазиатск. гос. ун-та, № 3, вып. 20.

Бродский А. Л. 1935а. Современное состояние вопроса о роли простейших в почве.— Природа, № 1.

Бродский А. Л. 1937. Достижения в области изучения почвенных животных в Узбекистане.— Соц. наука и техника, № 10—11.

Будаговский А. И., Карпушкин Л. Т. 1969. Основы аэродинамического метода определения углекислотного газообмена в растительном покрове. В кн. «Общие теоретические проблемы биологической продуктивности». М.— Л., «Наука».

Бурачек А. Р. 1930. Некоторые наблюдения над землероями Усть-Урта и прилегающей к нему части Киргизских степей.— Материалы КЭИ АН СССР, серия Казахст., вып. 26. Л., Изд-во АН СССР.

Бурова Л. Г. (Тихомирова), 1968а. Макромицеты парцелл елово-широколиственных лесов Подмосковья (на примере липо-ельника зеленчуково-волосистоосокового).—Микология и фитопатология, т. 2, вып. 5.

Бурова Л. Г. 1968б. О программе и методике изучения макромицетов в елово-широколиственных и широколиственных лесах Подмосковья в связи с их парцеллярной структурой.— Материалы 3-й Закавказской конференции по споровым растениям. Тбилиси. Изд. Ин-та ботаники АН Груз. ССР.

Бурова Л. Г. 1971а. Экология и фенология видов Мусепа.— Микология и фитопатология, т. 5, вып. 3.

Бурова Л. Г. 1971б. Фенология и динамика биомассы макромицетов в дубово-липовом лесу Подмосковья. В сб. «Биогеоценологические исследования в хвойно-широколиственных лесах». М., «Наука».

Бурова Л. Г. 1973. Формирование группировок макромицетов в сосновых культурах различного возраста.— Лесоведение, № 1.

Бурыгин В. А. 1955. О некоторых экологических особенностях полыни и кейрсука в связи с их использованием в культуре.—Труды Ин-та ботаники АН Узб. ССР, № 3.

Бурыгин В. А. 1956. Останцовые возвышенности, подгорные раковины и адыр южного Кызылкума как арена жизни растений.— Труды Ин-та ботаники АН УзбССР, № 4.

Бурыгин В. А., Маркова Л. Е. 1970. Зимневегетирующая растительность пустынных и предгорных областей Узбекистана.— Бот. журн., т. LV, № 4.

Бутков А. Н., Хамидов Г. 1963. Анхуза итальянская.— Пчеловодство, № 7.

Бызова Ю. Б. 1965. Зависимость потребления кислорода от образа жизни и размера тела на примере дождевых червей.— Журн. общ. биол., т. 26, № 5.

Бызов А. Л., Бызова Ю. Б., Геодакян В. А. и др. 1967. Автоматический микроспирометр для продолжительного измерения потребления кислорода.— Зоол. журн., т. 46, вып. 12.

Бызова Ю. Б. 1971. Методика измерения газообмена у наземных беспозвоночных.— Зоол. журн., т. 50, вып. 8.

Быков Б. А. 1957. Геоботаника. Изд. 2. Алма-Ата. Изд-во АН КазССР.

Быкова Л. Н., Зырин Н. Г. 1960. Значение корней травянистой растительности в круговороте азота и зольных элементов.— Вестн. МГУ, № 3, серия биол. и почв.

Вязров Л. Г., Дылис Н. В., Жукова В. М. и др. 1972. Основные типы широколиственно-еловых лесов и их производных Малинского лесничества Краснопахорского лесхоза. В сб. «Биогеоценологические исследования в широколиственно-еловых лесах». М., «Наука».

Бяллович Ю. П. 1960. Биогеоценотические горизонты.— Труды МОИП, т. 3.

Бяллович Ю. П. 1963. Введение в культурфитоценологию.— Сов. ботаника, № 2.

Вагина Т. А., Шатохина Н. Г. 1971. Особенности накопления фитомассы в разных типах растительности Барабинской низменности. В сб. «Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири». Новосибирск, Изд-во СО АН СССР.

Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. 1961. Методы исследования физических свойств почв и грунтов. М., «Высшая школа».

Вальтер О. А., Пиневич Л. М., Варасова Н. Н. 1957. Практикум по физиологии растений с основами биохимии. М., Сельхозгиз.

Василевич В.И. 1969. Статистические методы в геоботанике. Л., «Наука».

Васильева Л. Н. 1955. О шляпочных грибах Приморья и их значении в природе и хозяйстве края.— Комаровские чтения Дальневост. филиала АН СССР, 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Васильева Л. Н. 1959. Изучение макроскопических грибов (макромицетов) как компонентов растительных сообществ. Полевая геоботаника, т. I. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Васильева Л. Н. 1965. Методика изучения макромицетов в лесных фитоценозах. В сб. «Проблемы изучения грибов и лишайников». Тар'

Васильева Л. Н., Назарова М. М. 1967. Грибы макромицеты как компоненты лесных фитоценозов юга Приморского края. В сб. «Комплексные стационарные исследования лесов Приморья». Л., «Наука».

Васильков В. П. 1938. Опыт изучения грибов при геоботанических исследованиях.— Сов. ботаника, № 4—5.

Васильков В. П. 1966. Ксилофильные грибы восточноевропейской и западноевропейской лесотундры.— Бот. журн., т. LI, № 5.

Васильков В. П. 1967. Итоги исследований по флоре и систематике грибов в СССР за 50 лет.—Микология и фитопатология, т. 1, вып. 5.

Васильков В. П. 1968. Методы учета съедобных грибов в лесах СССР. Л., «Наука».

Ватковский О. С. 1968. Методы определения фитомассы ствола и кроны дуба.— Лесоведение, № 6.

Викторов С. В., Востокова Е. А., Воронкова Л. Ф. 1955. Использование геоботанических признаков для обнаружения тектонических нарушений. В кн. «Геоботанические методы при геологических исследованиях». М., Госгеолтехиздат.

Виноградов В. С. 1948. Приспособления животных к жизни в пустыне. В кн. «Животный мир СССР», т. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Виноградов Б. В. 1961. Опыт крупномасштабного ландшафтного дешифрирования и картирования ключевых участков в аридных и субаридных зонах Средней Азии и Казахстана. В сб. «Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях». М.— Л., Изд-во АН СССР.

Виноградский С. Н. 1952. Микробиология почв. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Вознесенский В. Л. 1967. Кондуктометрический прибор для измерения фотосинтеза и дыхания растений в полевых условиях. М., «Наука».

Вознесенский В. Л., Заленский О. В., Семихатова О. А. 1965. Методы исследования фотосинтеза и дыхания растений. М., «Наука».

Воейков А. И. 1904. Кругооборот тепла в оболочке земного шара. Сборник статей по физике «Памяти проф. Ф. Ф. Петрушевского». СПб.

Волобуев В. Р. 1958. Некоторые вопросы энергетики почвообразования.— Почвоведение, № 7.

Вопросы радиационного режима растительного покрова. 1965. Под ред. Ю. К. Росса. Тарту.

Воробьев П. Н. 1965. Исследование физических характеристик деятельного горизонта неосушенных болот.— Труды ГГИ, вып. 126. Л.

Воронихин Н. Н., Шляпина Е. В. 1949. Водоросли. В кн. «Жизнь пресных вод», т. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Воронов А. Г. 1936. О влиянии деятельности серого суслика на размывание склонов.— Землеведение, т. 38, вып. 2.

Воронов А. Г. 1955. О методах полевого изучения кормового рациона мелких грызунов.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 54, вып. 5.

Воронов А. Г. 1964. Изучение влияния наземных позвоночных животных на растительный покров. В кн. «Полевая геоботаника», т. III. М.— Л., «Наука».

Воронцов А. И., Иерусалимов Е. Н., Мозолевская Е. Г. 1966. Роль листогрызущих насекомых в лесных биогеоценозах.— Журн. общ. биологии, т. 27, № 6.

Востров И. С. 1960. Измерение микробиологических показателей и биологической активности почвы.— Труды Ин-та микробиол. АН СССР, вып. VII.

Врублевский К. И. 1912. Теоретическая дифференцировка некоторых жвачных на древесноядных и травоядных и ее практическое значение.— Арх. вет. наук, т. 8.

Высоцкий А. В., Золотокрылин А. И. 1972. Применение конденсационного гигрометра в экспериментальных исследованиях.— Лесоведение, № 4.

Высоцкий Г. Н. 1930. Учение о лесной пертиненции. Л., Гослесбумиздат.

Высоцкий Г. Н. 1938. О гидрологическом и метеорологическом влиянии лесов. М., Гостехиздат.

Высоцкий Г. Н. 1950. Учение о влиянии леса на изменение среды его произрастания и на окружающее пространство. М., Гослесбумиздат.

Галстян А. Ш. 1968. Некоторые вопросы почвенной ферментологии. Докл. симпозиума по ферментам. Минск, Изд-во АН БССР.

Гальцов А. П. 1955. Климат. В кн. «Очерки природы Каракумов». М., Изд-во АН СССР.

Гельцер Ю. Г. 1960. О новой методике изучения почвенных простейших.— Вестн. МГУ, № 6.

Гельцер Ю. Г. 1961. О взаимоотношениях почвенных простейших с ризосферой некоторых сельскохозяйственных растений.— Зоол. журн., т. 40, вып. 9.

Гельцер Ю. Г. 1962. Protozoa почвы и методы их обнаружения.— Усп. соврем. биол., т. 53, вып. 2.

Гельцер Ю. Г. 1967. Почвенные простейшие как тест для изучения биологически активных веществ.— Вестн. МГУ, № 2.

Гельцер Ю. Г. 1970. Простейшие почв поймы р. Клязьмы и методы их идентификации и количественного учета. В сб. «Микроорганизмы в сельском хозяйстве». М., Изд-во МГУ.

География наземных животных и методы ее изучения. 1959. М., Изд-во АН СССР.
Герасименко Г. Л. 1971. Агрометеорологические условия семенного возобновления пастбищных растений в песках Малые Барсуки. В кн. «Биокомплексы пустынь и повышение их продуктивности». Ашхабад, изд-во «Илым».
Герасимов И. П. 1954. Черты сходства и различия в природе пустынь.— Природа, № 2.
Гиляров М. С. 1949. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Гиляров М. С. 1955. Почвенные раковинные амебы Testacea и их значение для диагностики болотных почв.— Почвоведение, № 10.
Гиляров М. С. 1965. Исследование почвенной фауны и некоторые наблюдения над насекомыми при геоботанических исследованиях. В кн. «Полевая геоботаника», т. 1. М., «Наука».
Гиляров М. С. 1969. Индекс разнообразия и экологическая сукцессия.— Журн. общ. биологии, т. 36, № 6.
Гиляров М. С., Правдин Ф. Н. 1943. Экология опыления кок-сагыза.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6.
Гиршович Ю. Е. 1967. Исследование оптико-акустического газоанализатора при измерении малых разностей CO_2.— Приборы и системы управления, № 12.
Гиршович Ю. Е. 1968. Методика исследования углекислотного газообмена растительных сообществ.— Труды ГГО, вып. 229.
Гиршович Ю. Е. 1970. Разработка методики и аппаратуры для исследования углекислого газообмена в системе почва — растение — приземный слой атмосферы. Автореф. канд. дисс. Л.
Глазовская М. А. 1964. Геохимические основы типологии и методики исследования природных ландшафтов. М., Изд-во МГУ.
Годнев Т. Н. 1952. Строение хлорофилла и методы его количественного определения. Минск, Изд-во АН БССР.
Гойман Э. 1954. Инфекционные болезни растений. М., Изд-во иностр. литературы.
Голлербах М. М. 1962. Почвенные водоросли. В кн. «Большой практикум по микробиологии». Под ред. Р. Л. Селибера. М., «Высшая школа».
Голлербах М. М., Полянский В. И. 1951. Пресноводные водоросли и их изучение. В кн. «Определитель пресноводных водорослей СССР», вып. 1. Общая часть. М., изд-во «Сов. наука».
Голлербах М. М., Зауер Л. М. 1959. Методы изучения водорослей в растительных сообществах. В сб. «Полевая геоботаника», т. I. М., Изд-во АН СССР.
Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И. 1953. Синезеленые водоросли. В кн. «Определитель пресноводных водорослей СССР», вып. 2. М., «Сов. наука».
Голлербах М. М., Штина Э. А. 1969. Почвенные водоросли. М., «Наука».
Головин П. Н. 1944. Закономерности распределения микологической флоры на Памире.— Изв. Тадж. фил. АН СССР, № 8.
Головянко З. С. 1927. Парадихлорбензол в борьбе с личинками мраморного хрущa на виноградниках нижнеднепровских песков. Киев, Изд-во Народн. Комиссариата земледелия.
Голубев А. В. 1964. Измерение и регистрация температуры в грунтах с помощью термоэлементов. М., «Наука».
Голубев В. Н. 1963. К методике определения абсолютной продуктивности надземной части травяного покрова луговой степи.— Бот. журн., т. XLVIII, № 3.
Голубев В. Н., Махаева Л. В. 1970. К методике определения чистой первичной продукции наземной части растительности травяных сообществ.— Бот. журн., т. LV, № 8.
Городков Б. Н. 1935. Растительность тундровой зоны СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Городков Б. Н. 1938. Методика исследования растительности Арктики и Крайнего Севера. В сб. «Методика полевых геоботанических исследований». М.— Л., «Наука».
Городков Б. Н. 1950. Морозная трещиноватость грунтов на Севере.— Изв. ВГО, т. 82, вып. 5.
Горский Н. Н. 1935. Вода — чудо природы. М., Изд-во АН СССР.
Гранитов И. И. 1967. Растительный покров Юго-Западных Кызылкумов. Ташкент, «Наука», УзбССР.
Грегори Ф. 1964. Микробиология атмосферы. М., «Мир».
Грингоф И. Г., Алимжанов А. Г. 1962. Методика полевого определения урожая осоки, вздутой на пастбищах.— Бот. журн., т. XLIII, № 8.
Грингоф И. Г., Каюмов А. К. 1965. Методика определения урожая растительной массы полыни на пастбищах Кызылкума.— Труды Среднеазиатск. научно-исслед. гидромет. ин-та, т. 24, № 30. «Агрометеорология хлопчатника и пустынно-пастбищной растительности и вопросы климатологии».
Гришина Л. А., Самойлова Е. М. 1971. Учет биомассы и химический анализ растений. М., Изд-во МГУ.
Гродзинский А. М., Гродзинский Д. М. 1964. Краткий справочник по физиологии растений. Киев, «Наукова думка».
Гродзинский А. М. 1965. Аллелопатия в жизни растений и их сообществ. Киев, «Наукова думка».
Громов Б. В. 1956. Наблюдения над водорослями примитивных почв некоторых районов СССР.— Уч. зап. ЛГУ, № 216, серия биол. наук, вып. 41.
Губарева В. А. 1962. Взаимосвязь круговорота воды с ее химическим составом, корневыми и листовыми выделениями и ростом дуба.— Сообщ. Лабор. лесоведения, вып. 7.
Гудочкин М. В. 1955. Таблицы запасов и элементы таксации саксаульников юго-

восточного Казахстана.— Изв. АН КазССР, серия биол., № 10.
Гулидова И. В. 1959. Определение поверхности хвои у ели.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 11.
Гуляев Б. И. 1965. О методике измерения фотосинтетически активной радиации. Фотосинтез и продуктивность растений. Киев, «Наукова думка».
Гуляев Б. И., Мануильский В. Д., Оканенко А. С. 1970. Влияние света на дыхание растений в различных условиях.— Физиология и биохимия культурных растений, т. 2, вып. 6. Киев, «Наукова думка».
Гурвич А. С., Копров Б. М., Цванг Л. Р., Яглом А. М. 1967. Эмпирические данные о мелкомасштабной структуре атмосферной турбулентности. В сб. «Атмосферная турбулентность и распространение радиоволн». М., «Наука».
Гусев В. И., Римский-Корсаков М. Н. 1951. Определитель повреждений лесных и декоративных деревьев и кустарников Европейской части СССР. Изд. 3. М.— Л., Гослесбумиздат.
Дальман Р. 1968. Корневая продукция и углеродный обмен в системе корни—почва в экосистеме высокозлаковых прерий. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л., «Наука».
Данилов Д. Н. 1937. Урожай семян ели и его использование белкой, клестами и большим пестрым дятлом.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 10, вып. 5.
Данилов Д. Н. 1941. Методика оценки урожаев кормов белки при прогнозировании ее численности.— Труды Центр. лабор. биологии и охотничьего промысла, вып. 5.
Данилов Д. Н. 1944. Кормовые ресурсы елового леса и использование их белкой.— Труды Центр. лабор. биологии и охотничьего промысла, вып. 6.
Дедов А. А., Самбук Ф. В., Сочава В. Б. при участии Андреева В. Н. и Лескова А. И. 1932. Программа для геоботанического изучения тундры. В сб. «Программы для геоботанических исследований». Л., Изд-во АН СССР.
Дедусенко-Щеголева Н. Т., Голлербах М. М. 1962. Желтозеленые водоросли — Xanthophyta. В кн. «Определитель пресноводных водорослей СССР», вып. 5. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Дедусенко-Щеголева Н. Т., Матвиенко А. М., Шкорбатов Л. А. 1959. Зеленые водоросли. Класс вольвоксовые — Chlorophyta : Volvocineae. В кн. «Определитель пресноводных водорослей СССР», вып. 8. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Демин А. П. 1970. Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 75, вып. 6.
Димо Н. А. 1914. Почвенные исследования в бассейне р. Аму-Дарьи.— Ежегодн. отд. зем. улучшения за 1913 г., ч. II, год V, Пг.
Димо Н. А. 1916. Роль и значение термитов в жизни почв и грунтов Туркестана. Почв. экспед. в бассейне рек Сыр-Дарьи и Аму-Дарьи, ч. II. Пг.
Динесман Л. Г. 1961. Влияние диких млекопитающих на формирование древостоев. М., Изд-во АН СССР.
Динесман Л. Г. 1964. Позвоночные в лесных биогеоценозах. В кн. «Основы лесной биогеоценологии». Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., «Наука».
Динесман Л. Г., Шмальгаузен В. И. 1961. Роль лосей в круговороте и превращении веществ в лесном биогеоценозе.— Сообщ. Лабор. лесоведения, вып. 5.
Динесман Л. Г., Шмальгаузен В. И. 1967. Роль лосей в формировании первичной продукции леса. В сб. «Биология и промысел лося». М., Россельхозиздат.
Длусский Г. М. 1965. Методы количественного учета почвообитающих муравьев.— Зоол. журн., т. 44, вып. 5.
Дмитриев Б. А., Каганов М. А., Песчанский Ю. А., Яккер М. Н. 1970. Комплексная установка для измерения испарения в полевых условиях.— Сборник Трудов по агрофизике, вып. 25. Л., Гидрометеоиздат.
Догель В., Раммельмейер Е., Стрелков А. 1927. К методике наблюдений над почвенными Protozoa.— Труды Отд. с.-х. микробиол., т. 2. Л.
Домбровская А. В. 1970. Лишайники Хибин. Л., «Наука».
Домбровская А. В., Шляков Р. Н. 1967. Лишайники и мхи Севера Европейской части СССР. Л., «Наука».
Донауров С. С., Попов В. К., Хонякина З. П. 1938. Соня-полчек в районе Кавказского заповедника.— Труды Кавказского заповедника, вып. I.
Доспехов Б. А. 1965. Методика полевого опыта. М., «Колос».
Дружинина Н. П. 1963. О достоверности повидового учета продуктивности травяного покрова степных физико-географических фаций.— Докл. Ин-та географии Сибири и Дальнего Востока, вып. 3. Иркутск.
Дубровский Ю. А. 1965. Слепушонка Иссык-Кульской котловины и влияние ее деятельности на растительность и почвы. В сб. «Фауна и экология грызунов», вып. 7.
Дылис Н. В. 1964. Принципы построения классификации лесных биогеоценозов. В кн. «Основы лесной биогеоценологии». Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., «Наука».
Дылис Н. В. 1969. Структура лесного биогеоценоза.— Комаровские чтения, 21.
Дылис Н. В., Виппер П. Б. 1953. Леса восточного склона Среднего Сихотэ-Алиня. М., Изд-во АН СССР.
Дылис Н. В., Уткин А. И., Успенская И. М. 1964. О горизонтальной структуре лесных биогеоценозов.— Бюлл. МОИП, Отд. биол., т. 30, вып. 4.
Дылис Н. В., Цельникер Ю. Л., Карпов В. Г. 1964. Фитоценоз как компонент лесного биогеоценоза. В кн. «Основы лесной биогеоценологии». Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В Дылиса. М., «Наука».

Егоров Н. С. 1965. Микробы-антагонисты и биологические методы определения антибиотической активности. М., «Высшая школа».

Егорова С. А., Еникеева М. Г., Большакова В. С. 1964. Микроорганизмы как компонент лесного биогеоценоза. В кн. «Основы лесной биогеоценологии». Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., «Наука».

Елагин И. Н., Матвеева А. А., Зворыкина К. В. 1952. Различия в развитии растительности в древостоях из ранней и поздней форм дуба.— Докл. АН СССР, новая серия, т. 83, № 1.

Еленкин А. А. 1949. Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть, вып. 1—2. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Елпатьевский М. П. 1970. Методическое руководство по учету эффективности лесоосушения. Л., Изд-во ЛенНИИЛХ.

Емельянов В. А. 1962. Гамма-лучи и нейтроны в полевых почвенно-мелиоративных исследованиях. М., Госатомиздат.

Жадин В. И. 1960. Методы гидробиологического исследования. М., «Высшая школа».

Жилкин Б. Д. 1965. Классификация деревьев по продуктивности. М., «Лесная промышленность».

Жукова А. И. 1962. Методы микробиологического исследования воздуха.— Микробиология, т. 31, вып. 4.

Журбицкий З. И. 1968. Теория и практика вегетационного метода. М., «Наука».

Журбицкий З. И. 1969. Электроклимат и растение.— Изв. АН СССР, серия биол., № 1.

Забелина М. М., Киселев И. А., Прошкина-Лавренко А. И., Шешукова В. С. 1951. Диатомовые водоросли. В кн. «Определитель пресноводных водорослей СССР», вып. 4. М., «Сов. наука».

Заболоцкая Л. В. 1957. Питание и естественные корма зубров.— Труды Приокско-Террасного заповедника, вып. 1.

Зайцев Б. Д. 1962. О числе повторностей при определении запасов и содержания гумуса и обменного кальция в лесных подзолистых почвах.— Почвоведение, № 4.

Зайцева М. Г. 1951. О способах расчета опытных данных при проведении физиологических исследований.— Бот. журн., т. XXXVI, № 3.

Заленский О. В., Семихатова В. Л., Вознесенский В. Л. 1955. Методы применения радиоактивного углерода C^{14} для изучения фотосинтеза. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Зворыкина К. В., Елагин И. Н. 1965. Приуроченность ранней и поздней форм дуба к элементам рельефа.— Изв. ВГО, т. 97, вып. 3.

Звягинцев Д. Г. 1959. Об активности бактерий, адсорбированных почвенными частицами.— Микробиология, т. 28, вып. 4.

Звягинцев Д. Г. 1962. Изучение микрофлоры ризосферы с помощью флуоресцентной микроскопии в отраженном свете.— Микробиология, т. 31, вып. 1.

Звягинцев Д. Г. 1963. Применение тушителей при изучении почвенных микроорганизмов с помощью флуоресцентной микроскопии.— Микробиология, т. 32, вып. 4.

Звягинцев Д. Г. 1966. Изучение микроорганизмов как компонента биогеоценоза. В кн. «Программа и методика биогеоценологических исследований». М., «Наука».

Звягинцев Д. Г. 1969. Методы подготовки почвы к количественному учету микроорганизмов.— Биол. науки, № 3.

Зенкевич Л. А. 1970. Программа и методика изучения биогеоценозов водной среды. В кн. «Биогеоценозы морей и океанов». М., «Наука».

Зилитинкевич С. С. 1970. Динамика пограничного слоя атмосферы. Л., Гидрометеоиздат.

Зимина Р. П., Погодина Г. С., Урушадзе Т. Ф. 1970. Ландшафтообразующая роль сурков в аридных высокогорьях Тянь-Шаня и Памира. В сб. «Фауна и экология грызунов», вып. 9. М., Изд-во МГУ.

Злотин Р. И. 1969. Роль беспозвоночных животных в минерализации растительного опада. Материалы III Всесоюзн. совещ. «Проблемы почвенной зоологии». М., «Наука».

Злотин Р. И., Каландадзе Н. И., Карецкая Л. Б., Пузаченко Ю. Г. 1970. Биологическая активность лесных почв. Тезисы докл. IV Всесоюзн. делегатского съезда почвоведов, кн. 3. Алма-Ата.

Злотин Р. И., Ходашова К. С. 1972а. Разрушение зоогенного опада почвенными беспозвоночными сапрофагами в лесостепных экосистемах. Материалы III Всесоюзн. совещ. «Проблемы почвенной зоологии». М., «Наука».

Злотин Р. И., Ходашова К. С. 1972б. Участие животного населения в аутотрофном цикле биологического круговорота (на примере лесостепных биогеоценозов). В сб. «Проблемы биогеоценологии». М., «Наука».

Зонн С. В. 1959. Почвенная влага и лесные насаждения. М., Изд-во АН СССР.

Зонн С. В. 1960. О взаимодействиях лесной растительности с почвами в свете новых биогеоценотических исследований.— Труды МОИП, т. 3.

Зонн С. В. 1963. Краткая программа стационарных почвенных и гидрологических исследований в лесных биогеоценозах.— Почвоведение, № 6.

Зонн С. В. 1964. Почва как компонент лесного биогеоценоза. В кн. «Основы лесной биогеоценологии». Под ред. В. Н. Сукачева, Н. В. Дылиса. М., «Наука».

Зонн С. В., Карпачевский Л. О., Стефин В. В. 1964. Сравнительно-генетическая характеристика подзола, дерново-подзолистой и серой лесной почв. В кн. «Новое в теории оподзоливания и осолодения почв». М., «Наука».

Зонн С. В., Леонтьев В. Л. 1942. О почвообразовательном значении саксаула на песках пустыни Кара-Кум.— Почвоведение, № 8.

Зубарева С. П. 1930. Статистическая оценка количественного энтомологического кошения.— Изв. Биол. научно-исслед. ин-та и биол. станции при Пермском гос. ун-те, т. 7, вып. 2.

Зубковский С. Л. 1967. Экспериментальные исследования характеристик турбулентности в приземном и в приводном слоях атмосферы. Автореф. канд. дисс. М.

Иванов К. Е. 1953. Гидрология болот. Л., Гидрометеоиздат.

Иванов К. Е. 1957. Основы гидрологии болот лесной зоны и расчеты водного режима болотных массивов. Л., Гидрометеоиздат.

Иванов К. Е. 1960. Вопросы движения воды в осушенных торфяных залежах и причины их переувлажнения.— Труды Гос. гидрол. ин-та (ГГИ), вып. 89.

Иванов К. Е. 1965. Основы теории морфологии болот и гидроморфологические зависимости.— Труды ГГИ, вып. 126. Л.

Иванов Л. А. 1941. Фотосинтез и урожай. Сборник работ по физиологии растений, посвященный памяти К. А. Тимирязева. М., Изд-во АН СССР.

Иванов Л. А., Коссович Н. Л. 1930, 1932. О работе ассимиляционного аппарата различных древесных пород, ч. I.— Журн. Русск. бот. о-ва, 1930, т. 15, № 3; ч. II, 1932, т. 17, № 1.

Иванов Л. А., Коссович Н. Л. 1946. Полевой метод определения фотосинтеза в ассимиляционной колбе.— Бот. журн., т. XXXI, № 5.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л. 1950. О методе быстрого взвешивания для определения транспирации в естественных условиях.—Бот. журн., т. XXXII, № 2.

Иванов Л. А., Силина А. А., Цельникер Ю. Л., Жмур Д. Г. 1951. Об определении транспирационного расхода древостоев леса.—Бот. журн., т. XXXVI, № 1.

Ильинский А. И. 1948. Определитель яйцекладок личинок и куколок насекомых, вредных в лесном хозяйстве. М.— Л., Гос. лесотехн. изд-во.

Ильинский А. И. 1965. Надзор, учет и прогноз массовых размножений хвое- и листогрызущих насекомых. М., «Лесная промышленность».

Ильинский В. И. 1922. Опыт введения таксации в луговодство. М., «Новая деревня».

Исаев А. С., Гирс Г. И. 1965. Физиологические показатели устойчивости лиственницы к нападению стволовых вредителей. Материалы научной конференции по изучению лесов Сибири и Дальнего Востока. Красноярск.

Исаев А. С., Петренко Е. С. 1968. Биогеоценотические особенности динамики численности стволовых вредителей.— Лесоведение, № 3.

Каламеес К. А. 1960. О значении и методике исследования грибов в фитоценозах.— Изв. АН ЭССР, т. 9, сер. биол., № 4.

Каламеес К. А. 1965. Основные проблемы и методика микоценологических исследований. В сб. «Проблемы изучения грибов и лишайников». Тарту.

Калужская В. М. 1959. Руководство по зольному анализу растений. М., Изд-во АН СССР.

Камлюк Л. В. 1967. Применение закрытого электрода для полярографических исследований газообмена.— Биол. науки, № 10.

Карманова И. В. 1970. Влияние факторов внешней среды на рост и продуктивность подроста некоторых древесных пород. В сб. «Естественное возобновление древесных пород и количественный анализ их роста». М., «Наука».

Карпачевский Л. О., Киселева Н. К., Леонова Т. Г., Попова С. И. 1971. Пестрота почвенного покрова и ее связь с парцеллярной структурой биогеоценоза. В сб. «Биогеоценологические исследования широколиственно-еловых лесов». М., «Наука».

Карпачевский Л. О., Киселева Н. К., Попова С. И. 1968. Пестрота почвенного покрова.— Почвоведение, № 1.

Карпов А. Н. 1951. Необычная мгла над Сталинградом.— Природа, № 10.

Карпов В. Г. 1960. Опыт экспериментального решения некоторых вопросов фитоценологии елового леса.— Докл. АН СССР, т. 132, № 3.

Карпов В. Г. 1964а. Опыт экспериментального изучения механизма сукцессий лесных биогеоценозов в таежной зоне.— Докл. АН СССР, т. 156, № 1.

Карпов В. Г. 1964б. Взаимоотношения между растениями и их значение в жизни лесных биогеоценозов. В кн. «Основы лесной биогеоценологии». Л., «Наука».

Карпов В. Г. 1969. Экспериментальная фитоценология темнохвойной тайги. Л., «Наука».

Карпушкин Л. Т. 1966. Определение вертикального углекислотного профиля в посевах. В сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности». М., «Наука».

Карпушкин Л. Т. 1971. Применение инфракрасного газоанализатора для изучения CO_2 в газообмене растений. В сб. «Биофизические методы в физиологии растений». М., «Наука».

Кауричев И. С., Ноздрунова Е. М. 1960. Учет миграции некоторых соединений в почве с помощью лизиметрических хроматографических колонок.— Почвоведение, № 12.

Качинский Н. А. 1965. Физика почвы. М., «Высшая школа».

Кашкаров Д. Н., Коровин Е. П. 1936. Жизнь пустыни. М.— Л., Биомедгиз.

Кашкаров Д. Н., Курбатов В. П. 1929. Экологический обзор фауны позвоночных Центральных Каракумов.— Труды Среднеазиатского ун-та, серия XII-А, 7.

Келлер Т. А. 1914. По долинам и горам Алтая. Ботанико-географические исследования, т. I.— Труды О-ва естество-

испыт. природы при Казанском ун-те, т. XLVI, № 1.
Кильдюшевский И. Д. 1957. К методике сбора мхов в тундровых условиях.— Бот. журн., т. XLII, № 7.
Кипенварлиц А. Ф. 1961. Изменение почвенной фауны низинных болот под влиянием мелиорации и сельскохозяйственного освоения. Минск, Сельхозгиз БССР.
Киселев И. А. 1956. Методы исследования планктона. «Жизнь пресных вод СССР», т. 4. М., Изд-во АН СССР.
Киселевский-Бабинин Р. Г. 1971. Оценка ветровальности древесных пород и пути повышения ветроустойчивости лесов Карпат.— В сб. «Повышение продуктивности горных лесов и защитной роли их в борьбе с ветровой и водной эрозией почв». (Тезисы докладов на совещании в Тбилиси.) М., Изд-во МОИП.
Киселевский-Бабинин Р. Г. 1972. Устойчивость к ветровалу основных лесообразующих пород Украинских Карпат. «Лесоводство и агролесомелиорация», вып.31.
Кирица К. Д. 1965. Методы исследований влажности и трофности почв лесных биогеоценозов и лесных местообитаний Румынии.— Почвоведение, № 12.
Китредж Дж. 1951. Влияние леса на климат, почвы и водный режим. М., Изд-во иностр. литературы.
Кнорре Е. П. 1959. Сезонные особенности в кормовом режиме лосей Печорской тайги.— Сообщ. Ин-та леса АН СССР, вып. 13.
Кобак К. И. 1964. Некоторые вопросы снабжения углекислотой лесных биогеоценозов. В сб. «Проблемы физиологии и экологии лесных растений», т. 2. Л., Изд-во ЛТА.
Кобак К. И. 1965. Режим углекислоты некоторых насаждений северо-запада таежной зоны СССР. Автореф. канд. дисс. Л.
Кобранов Н. П. 1919. Ожеледь по наблюдениям в Мариупольском опытном лесничестве Екатеринославской губернии.— Труды по лесному опытному делу в России, вып. 62. Пг.
Кожанчиков И. В. 1961. Методы исследования экологии насекомых. М., «Высшая школа».
Козлов К. А. 1966. Биологическая активность почв.— Изв. АН СССР, серия биол., № 5.
Козлова А. В. 1961. О накоплении микратов в термитниках Туркмении.— Почвоведение, № 10.
Козловская Л. С. 1965. Влияние беспозвоночных животных на активизацию азота, фосфора и калия в торфяных почвах. В кн. «Особенности болотообразования в некоторых лесных и предгорных районах Сибири и Дальнего Востока». М., «Наука».
Козловская Л. С. 1967. Роль экскрементов беспозвоночных животных в активизации микрофлоры торфяно-болотных почв. В кн. «Взаимоотношения леса и болота». М., «Наука».
Козловская Л. С. 1970. Приспособление древесных растений к различным условиям питания на болотах. Тезисы Всесоюзн. совещ. по вопросам адаптации растений к экстремальным условиям среды в северных районах СССР. Петрозаводск.
Козловская Л. С., Жданникова Е. Н. 1961. Совместная деятельность дождевых червей и микрофлоры в лесных почвах.— Докл. АН СССР, т. 139, № 2.
Козловская Л. С., Жданникова Е. Н. 1963. Взаимодействие дождевых червей и почвенной микрофлоры. В кн. «Заболоченные леса и болота Сибири». М., Изд-во АН СССР.
Козырев Б. П. 1967. Широкоугольный инфракрасный (ИКТЭРЛ-2) радиометр для неконтактного измерения поверхности температур.— Изв. Ленингр. Электро-техн. ин-та, вып. 66.
Козырев Б. П. 1968а. Высокочувствительный неселективный пиранометр с черной приемной поверхностью и ксеноновым заполнением. В сб. «Актинометрия и оптика атмосферы». Таллин, «Валгус».
Козырев Б. П. 1968б. Термоэлектрический фитопиранометр с полусферическими фильтрами из стекол БС-8 и КС-19. В кн. «Актинометрическая и атмосферная оптика». Таллин, «Валгус».
Козырев Б. П. 1970. Термоэлектрические фитопиранометры для абсолютных измерений фотосинтетически активной радиации (ФАР).— Физиология растений, т. 17, вып. 4.
Кондратьева Н. В. 1968. Синьо-зелені водорості — Cyanophyta, ч. 2. Клас гормогоніеві — Hormogoniophyceae. В кн.: «Визначник прісноводних водоростей Української РСР», т. I. Київ, «Наукова думка».
Конокотина А. Г. 1936. Биологический характер изменчивости клубеньковых бактерий.— Арх. биол. наук, т. 43, вып. 2—3.
Константинов А. Р., Федоров С. Ф. 1960. Опыт применения градиентных мачт для определения теплообмена и испарения в лесу.— Труды ГГИ, вып. 81.
Корецкая Л. Б. 1970. Особенности вертикально-фракционного распределения зольных элементов у липы мелколистной.— Лесоведение, № 5.
Кормовая характеристика растений Крайнего Севера, 1964. Под ред. В. Д. Александровой. М.— Л., «Наука».
Корнас-Медвеска А. 1970. Методы учета накопления подстилки наземными макрофитами.— Бот. журн., т. LV, № 2.
Коровин Е. П. 1934. Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Москва — Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР.
Коровин Е. П. 1939. Первые опыты сельскохозяйственного освоения пустынь Узбекской ССР. В сб. «Освоение пустынь, полупустынь и высокогорий». М., Изд. Всесоюзн. Акад. с.-х. наук им. В. И. Ленина.
Коровин Е. П., Д. П. Кашкаров. 1934. Типы пустынь Туркестана.— Труды Бот. ин-та АН СССР, серия 3. Геоботаника, т. 1.
Королькова Г. Е. 1963. Влияние птиц на численность вредных насекомых. М.,

Изд-во АН СССР.
Корчагин А. А. 1960. Определение возраста и длительности жизни мхов и печеночников. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Корчагин А. А. 1964а. Видовой (флористический) состав растительных сообществ и методы его изучения. В кн. «Полевая геоботаника». т. III. Л., «Наука».
Корчагин А. А. 1964б. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы их изучения. В кн. «Полевая геоботаника», т. III. Л., «Нау- «Наука».
Коршіков О. А. 1953. Подклас протококові (Protococcineae). В кн. «Визначник прісноводних водоростей Української РСР», V. Київ, Вид-во АН УРСР.
Косинская Е. К. 1952. Мезотениевые и гонатозиговые водоросли. В кн. «Флора споровых растений СССР», т. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Косинская Е. К. 1960. Десмидиевые водоросли, вып. 1. В кн. «Флора споровых растений СССР», т. 5. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Котт С. А. 1947. Биологические особенности сорных растений и борьба с засоренностью почвы. М., Сельхозгиз.
Котт С. А. 1961. Сорные растения и борьба с ними. М.— Л., Сельхозгиз.
Кощеев А. Д. 1962. Влияние корневых систем соснового древостоя на возобновление подроста под пологом леса и на вырубке по болоту.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. 53.
Красильников Н. А. 1958. Микроорганизмы почвы и высшие растения. М., Изд-во АН СССР.
Красильников П. К. 1960. Методика изучения подземных органов деревьев, кустарников и лесных сообществ при полевых геоботанических исследованиях. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Крупенников И. А., Степаницкая С. М. 1943. О влиянии сурка на почву в связи с некоторыми вопросами его экологии.— Зоол. журн., т. 22, вып. 6.
Кузнецов С. И., Романенко В. И. 1963. Микробиологическое изучение внутренних водоемов. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Купревич В. Ф., Щербакова Т. А. 1966. Почвенная энзимология. Минск.
Купченко Г. С. 1968. Некоторые биометрические характеристики озимых культур.— Труды ГГО, вып. 228.
Курсанов Л. И., Забелина М. М., Мейер К. И. и др. 1953. Определитель низших растений. Т. I. Водоросли. М., Сов. наука».
Курсанов Л. И., Шкляр Т. Н. 1938. Сравнительное изучение микрофлоры московских и батумских почв.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. VII, вып. 3.
Курчева Г. Ф. 1960. Роль почвенных животных в разложении дубового опада.— Почвоведение, № 4.
Кучерук В. В. 1952. Количественный учет важнейших видов вредных грызунов и землероек. В сб. «Методы учета численности и географического распределения наземных животных». М., Изд-во АН СССР.
Кучерук В. В., Тупикова Н. В., Елисеева В. С., Заклинская В. А. 1963. Опыт количественного анализа методики количественного учета грызунов и насекомоядных при помощи ловушколиний. В сб. «Организация и методы учета птиц и вредных грызунов». М., Изд-во АН СССР.
Лавренко Е. М. 1955. Об изучении продуктивности наземного растительного покрова.— Бот. журн., т. XI, № 3.
Лавренко Е. М. 1959. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения. В кн. «Полевая геоботаника», т. I. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Лавренко Е. М., Дылис Н. В. 1968. Успехи и очередные задачи в изучении биогеоценозов суши в СССР.— Бот. журн., т. LIII, № 2.
Лавренко Е. М., Понятовская В. М. 1967. Основные вопросы изучения биологической продуктивности наземных растений и их сообществ.— Бот. журн., т. LII, № 11.
Лайск А. 1969. Фотосинтез листа с учетом адаптации устьиц по CO_2. В сб. «Вопросы эффективности фотосинтеза». Тарту.
Лайск А., Молдау Х., Нильсон Т. и др. 1971. О моделировании продукционного процесса растительного покрова.— Бот. журн., т. LVI, № 6.
Лайхтман Д. Л. 1961. Физика пограничного слоя атмосферы. Л., Гидрометеоиздат.
Лайхтман Д. Л., Огнева Т. А. 1953. Экспериментальные данные о влиянии орошения на изменение турбулентного обмена в нижнем слое воздуха.— Труды ГГО, вып. 39.
Лайхтман Д. Л., Пономарева С. М. 1969. Об отношении коэффициентов турбулентного обмена для тепла и количества движения в приземном слое атмосферы.— Изв. АН СССР, серия «Физика атмосферы и океана», т. V, № 12.
Лайхтман Д. Л., Чудновский А. Ф. 1949. Физика приземного слоя атмосферы. Л.— М., Гос. изд-во технико-теорет. литературы.
Ламли Дж., Пановский Г. 1966. Структура атмосферной турбулентности. М., «Мир».
Ланина Л. Б. 1963. Опыт изучения пастбищ лося в Печоро-Илычском заповеднике.— Труды Печоро-Илычского гос. заповедника, вып. 7.
Лащак Т. А. 1954. Мокрицы подрода Hemilepistus как почвообразователи.— Уч. зап. Туркм. гос. ун-та, № 1.
Лебединский А. В. 1972. Определение пространственных параметров крон растущих деревьев.— Лесоведение, № 6.
Литвинов М. А. 1954. О путях формирования и расселения почвенной микроскопической флоры грибов на такырах.— Труды БИН АН СССР, серия 2. «Споровые растения», т. 9.
Литвинов М. А. 1956. Биоценозы почвен-

ных микроскопических грибов на такырах. В кн. «Такыры Западной Туркмении и пути их сельскохозяйственного освоения». М., Изд-во АН СССР.
Литвинов М. А. 1969. Методы изучения почвенных микроскопических грибов. Л., «Наука».
Лозина-Лозинский Л. К., Мартынов П. Ф. 1930. Изучение активности и скорости распространения Protozoa и бактерий в почвах.— Изв. научн. мелиорат. ин-та, вып. 20.
Ляпунов А. А., Титлянова А. А. 1971. Системный подход к изучению круговорота веществ и потока энергии в биогеоценозах. В сб. «Кибернетические вопросы биологии». Новосибирск, «Наука».
Мавродиани П. А. 1925. К методике исследований почвенной микрофауны.— Зап. Белорусск. гос. ин-та сельского и лесного хозяйства, вып. 9.
Мазинг В. В. 1966. Консорции как элементы функциональной структуры биогеоценозов.— Труды МОИП, т. 27.
Макаров Б. Н. 1959. Определение содержания CO_2 и O_2 в почвенном воздухе.— Почвоведение, № 1.
Макаров Б. Н., Мацкевич В. Б. 1966. Методы определения состава почвенного воздуха и интенсивности газообмена между почвой и атмосферой. В сб. «Физико-химические методы исследования почв». М., «Наука».
Максимов Н. А. 1952. Избранные труды, т. II. М., Изд-во АН СССР.
Максимов В. Н., Федоров В. Д. 1969. Применение методов математического планирования эксперимента. М., Изд-во МГУ.
Макфедьен Э. 1965. Экология животных. М., «Мир».
Малевский С. П. 1967. Методика радиационных измерений температуры водной поверхности.— Труды ГГО, вып. 206.
Малкина И. С. 1965. Фотосинтез древесного подроста под пологом леса.— Бот. журн., т. L, № 5.
Малкина И. С., Цельникер Ю. Л., Якшина А. М. 1970. Фотосинтез и дыхание подроста. М., «Наука».
Мальцев А. И. 1962. Сорная растительность СССР и меры борьбы с ней. М.— Л., Сельхозгиз.
Мальчевский А. С., Кадочников Н. П. 1953. Методика прижизненного изучения питания гнездовых птенцов насекомоядных птиц.— Зоол. журн., т. 32, вып. 2.
Мамаев Б. М. 1960. Зоологическая оценка стадий естественного разрушения древесины.— Изв. АН СССР, серия биол., № 4.
Мамаев Б. М. 1961. Деятельность крупных беспозвоночных — один из основных факторов естественного разрушения древесины.— Pedobiologia, v. 4, № 1.
Марков М. В. 1962. Общая геоботаника. М., «Высшая школа».
Марков М. В. 1965. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями в растительном сообществе. В сб. «Экспериментальная геоботаника». Казань.
Марков М. В. 1972. Агрофитоценология. Казань, Изд-во Казанск. ун-та.
Маркова Л. Е. 1966. Об эфемерах Средней Азии.— Бот. журн., т. LI, № 6.
Матвеев Л. Т. 1965. Основы общей метеорологии. Физика атмосферы. Л., Гидрометеоиздат.
Материалы Первого межвузовского научного совещания по вопросам агрофитоценологии. Казань, Изд-во Казанск. ун-та, 1969.
Менжулин Г. В. 1973. Теория стационарного метеорологического режима растительного покрова. Л., — Труды ГГО, вып. 297.
Мейнелл Дж., Мейнелл Э. 1967. Экспериментальная микробиология. М., «Мир».
Методика опытных работ на сенокосах и пастбищах. М., Сельхозгиз.
Методика полевых геоботанических исследований, 1938. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Методические указания по учету и контролю важнейших показателей процессов фотосинтетической деятельности растений в посевах. 1969. М., «Наука».
Методы изучения почвенных микроорганизмов и их метаболитов. 1966. М., Изд-во МГУ.
Методы комплексного изучения фотосинтеза. Методический сборник 1969. Под ред. О. В. Быкова. Л., «Наука».
Методы учета численности и географического распределения наземных позвоночных, 1952. М., Изд-во АН СССР.
Мешкова Н. П., Северин С. Е. 1950. Практикум по биохимии животных. М., «Сов. наука».
Мильтроп Ф. 1964. Природа и анализ конкуренции между растениями разных видов. В кн. «Биологические механизмы конкуренции». М.— Л., «Мир».
Мина В. Н. 1955. Круговорот азота и зольных элементов в дубравах лесостепи.— Почвоведение, № 6.
Мина В. Н. 1962. Опыт сравнительной оценки определения интенсивности дыхания почв.— Почвоведение, № 10.
Мина В. Н. 1965. Выщелачивание некоторых веществ атмосферными осадками из древесных растений и его значение в биологическом круговороте.— Почвоведение, № 6.
Мина В. Н., Макаров Б. Н., Мацкевич В. Б., Штатнов В. Н. 1963. Методы изучения воздушного режима почв при стационарных исследованиях.— Почвоведение, № 6.
Минервин В. Н. 1954. Поведение амфибий в безводной пустыне.— Изв. АН Туркм. ССР, № 5.
Минервин В. П. 1955. Пастбищно-водопойный режим овец в пустыне. Ашхабад, Изд-во АН Узб. ССР.
Мирошниченко Ю. М. 1971. В кн. *Новичкова-Иванова Л. Н.* Работы по Международной биологической программе на песчано-пустынном стационаре в Юго-Восточных Каракумах.— Бот. журн., т. LVI, № 5.
Михайлов И. Ф., Дьяков С. И. 1961. Люминесцентная микроскопия. М., Медгиз.

Мишустин Е. Н. 1947. Эколого-географическая изменчивость почвенных бактерий. М., Изд-во АН СССР.
Мишустин Е. Н., Перцовская М. И. 1954. Микроорганизмы и самоочищение почвы. М., Изд-во АН СССР.
Молдау Х., Росс Ю., Тооминг Х., Уилда И. 1963. Географическое распределение фотосинтетической радиации на территории Европейской части СССР. В сб. «Фотосинтез и вопросы продуктивности растений». М., «Наука».
Молчанов А. А. 1947. Быстрота разложения соснового и елового отпада.— Докл. АН СССР, т. 56, № 8.
Молчанов А. А. 1950. Водный режим в сосновых борах на песчаных почвах.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. 3.
Молчанов А. А. 1952. Гидрологическая роль сосновых лесов на песчаных почвах. М., Изд-во АН СССР.
Молчанов А. А. 1961. Гидрологическая роль лесов. М., Изд-во АН СССР.
Молчанов А. А. 1962. Гидрологическая роль полезащитных полос и методика их изучения. М., Изд-во АН СССР.
Молчанов А. А. 1964. Научные основы ведения хозяйств в дубравах лесостепи. М., «Наука».
Молчанов А. А. 1966. Оптимальная лесистость. М., «Наука».
Молчанов А. А. 1970а. Гидрологическая роль леса в различных природных зонах. В сб. «Гидрологические исследования в лесу». М., «Наука».
Молчанов А. А. 1970б. Комплексные исследования в дубравах лесостепи. В сб. «Взаимоотношение компонентов биогеоценоза в лиственных молодняках». М., «Наука».
Молчанов А. А. 1971. Продуктивность органической массы в лесах различных зон. М., «Наука».
Молчанов А. А., Смирнов В. В. 1967. Методика изучения прироста древесных растений. М., «Наука».
Монин А. С., Обухов А. М. 1954. Основные закономерности турбулентного перемешивания в приземном слое атмосферы.— Труды Геофиз. ин-та АН СССР, № 24.
Монин А. С., Яглом А. М. 1965. Статистическая гидромеханика, ч. 1. М., «Наука».
Мошковский Ш. Д., Бабокина В. Г., Кутукова К. С. 1934. Пути микробиологического изучения кожевенного сырья.— Микробиология, № 3.
Мчедишвили Г. И. 1963. Эвкалипт — щедрый медонос.— Пчеловодство, № 7.
Насимович А. А. 1955. Роль режима снежного покрова в жизни животных на территории СССР. М., Изд-во АН СССР.
Наставление по производству градиентных измерений и расчету составляющих теплового баланса. 1964. М.— Л., Гидрометеоиздат.
Наумов Н. А. 1937. Методы микологических и фитопатологических исследований. М., Сельхозгиз.
Наумов Н. А. 1939. Ржавчина хлебных злаков в СССР. М., Сельхозгиз.
Наумов Н. П. 1951. Новый метод изучения экологии мелких лесных грызунов. В сб. «Фауна и экология грызунов», вып. 4. М., Изд-во МОИП.
Нездойминого Э. Л. 1968. Влияние экологических факторов на распределение грибов макромицетов по растительным сообществам северо-восточного побережья Байкала.— Микология и фитопатология, т. 2, вып. 4.
Нестеренко И. М. 1971. Методы исследования промерзающих торфяных и минеральных почвогрунтов Карельской АССР.— Метеорология и гидрология, № 3.
Нечаева Н. Т. 1945. О выживаемости всходов пастбищных растений в Каракумах в различные по метеорологическим условиям годы.— Изв. Туркм. фил. АН СССР, № 5—6.
Нечаева Н. Т. 1952. Пастбища в районе Главного Туркменского канала и перспективы их улучшения.— Труды выездной (второй) сессии АН Туркм. ССР в г. Куня-Ургенче 18—20. IX 1951. Ашхабад, Изд-во АН Туркм. ССР.
Нечаева Н. Т. 1954. Влияние выпаса на пастбища Каракумов как основа пастбищеоборота. В сб. «Пустыни СССР и их освоение». Изд. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Нечаева Н. Т. 1957а. Методика учета запаса кормов на пустынных пастбищах. Ашхабад, Изд-во АН Туркм. ССР.
Нечаева Н. Т. 1957б. Использование фенологических наблюдений в пастбищном хозяйстве пустынной зоны.— Труды фенологическ. совещ. Л., Гидрометеоиздат.
Нечаева Н. Т. 1957в. Ритм развития однолетников-эфемеров в пустынях Туркменистана.— Бюлл. МОИП, т. 62, вып. 1.
Нечаева Н. Т. 1958. Динамика пастбищной растительности Каракумов под влиянием метеорологических условий. Ашхабад, Изд-во Туркм. АН ССР.
Нечаева Н. Т. 1968. Методы изучения корневых систем растений и подземных частей сообществ песчаных пустынь (морфология, биология и продуктивность). Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л., «Наука».
Нечаева Н. Т., Антонова К. Г. 1970. Биологическая продуктивность надземной растительной массы основных формаций. В кн. «Растительность Центральных Каракумов и ее продуктивность». Ашхабад, изд-во «Илым».
Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. 1969. Экологическая классификация однолетних растений Каракумов.— Бот. журн., т. LIV, № 11.
Нечаева Н. Т., Василевская В. К., Антонова К. Г. 1970. Признаки для экологической классификации древесных и полудревесных растений Каракумов.— Проблемы освоения пустынь, № 4.
Нечаева Н. Т., Ищенко Г. Е. 1966. Биология корневой системы илака (Carex physodes м. в.).—Изв. АН Туркм.ССР, № 1.

Нечаева Н. Т., Ищенко Г. Е. 1969. Продуктивность эфемерово-илаковой (Carex physodes—Ephemerae) микроассоциации в Каракумах.— Бот. журн., т. LIV, № 8.
Нечаева Н. Т., Панфилов Д. В. 1971. К программе изучения биогеоценозов пустынь.— Проблемы освоения пустынь, № 3.
Нечаева Н. Т., Приходько С. Я., Шуравин К. Ф. 1971. Формирование урожаев на мятликово-осоковых пастбищах предгорий Средней Азии (на примере Бадхыза Туркменской ССР). В кн. «Биокомплексы пустынь и повышение их продуктивности». Ашхабад, изд-во «Илым».
Никитин В. В., Полковниченко А. Я. 1955. Об экологической лабильности эфемеров.— Изв. АН Туркм. ССР, № 5.
Никитин Д. И., Васильева Л. В., Лохмачева Р. А. 1966. Новые и редкие формы почвенных микроорганизмов. М., «Наука».
Никитин Д. И., Макарьева Е. Д. 1970 г. Применение электронной микроскопии для количественного учета микроорганизмов в суспензиях почв.— Почвоведение, № 10.
Никитина Н. А. 1961. Абсолютный учет грызунов с помощью мечения и сравнение его результатов с данными относительного учета. Тезисы Совещания по вопросам организации и методам учета ресурсов фауны наземных позвоночных. М., Изд-во МОИП.
Никифоров Л. Н. Опыт абсолютного учета численности мелких млекопитающих в лесу. В сб. «Организация и методы учета численности птиц и вредных грызунов». М., Изд-во АН СССР.
Николюк В. Ф. 1956. Почвенные простейшие и их роль в культурных почвах Узбекистана. Ташкент, Изд-во АН Узб. ССР.
Николюк В. Ф. 1965. Протисты (Protozoa) почв Узбекистана. Ташкент, «Наука».
Николюк В. Ф., Гельцер Ю. Г. 1972. Почвенные простейшие СССР. Ташкент, изд-во «Фан».
Николюк В. Ф., Тапильская Н. В. 1968. О природе биологически активных веществ.—Докл. АН Узб. ССР, № 2.
Ничипорович А. А., Строганова Л. Е., Чмора С. Н., Власова М. П. 1961. Фотосинтетическая деятельность растений в посевах. М., Изд-во АН СССР.
Новиков Г. А. 1953. Полевые исследования по экологии наземных позвоночных. М., «Сов. наука».
Новиков С. М. 1963. Расчет водного режима и водного баланса низинных болот и рямов южной зоны Западно-Сибирской низменности.— Труды ГГИ, вып. 105.
Новиков С. М. 1964. Расчет уровенного режима неосушенных верховых болот по метеорологическим данным.— Труды ГГИ, вып. 112.
Новичкова-Иванова Л. Н. 1971. Работы по международной биологической программе на песчано-пустынном стационаре в юго-восточных Каракумах.— Бот. журн., т. LVI, № 5.
Новичкова-Иванова Л. Н., Сдобникова Н. В. 1968а. Современное состояние проблемы количественной оценки почвенных водорослей. Материалы III Закавказской конф. по споровым растениям. Тбилиси.
Новичкова-Иванова Л. Н., Сдобникова Н. В. 1968б. Опыт картирования почвенных альгосинузий при биокомплексных исследованиях. Материалы III Закавказской конф. по споровым растениям. Тбилиси.
Новогрудский Д. М. 1948. Новый метод исследования почвенной микрофлоры.— Изв. АН СССР, серия биол., № 6.
Новогрудский Д. М. 1956. Почвенная микробиология. Алма-Ата, Изд-во АН Каз. ССР.
Норрис К. К. 1965. К вопросу о телеизмерении температуры тела крупных пресмыкающихся. В сб. «Биотелеметрия». М., «Мир».
Носова Л. М., Дылис Н. В. 1972. Опыт определения сравнительной скорости разложения органических веществ в лесных биогеоценозах.— Лесоведение, № 4.
Обухов А. М. 1960. О структуре температурного поля и поля скоростей в условиях свободной конвекции.—Изв. АН СССР, серия геогр., № 9.
Овингтон Дж. Д., Маррей Г. 1968. Сезонная периодичность роста корневой системы березы. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л.
Огнева Т. А. 1965. О погрешностях определения затрат тепла на испарение и турбулентного потока тепла по данным наблюдений на сети станций.— Труды ГГО, вып. 174.
Одум Е. 1968. Экология. М., «Просвещение».
Олсон Дж. С. 1968. Распределение корней и перемещение в них радиоцезия в мезофильном лесу в Теннеси. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л.
Омелянский В. Л. 1940. Практическое руководство по микробиологии. М., Изд-во АН СССР.
Определитель высших растений Коми АССР. 1962. М.— Л., «Наука».
Определитель насекомых по повреждениям культурных растений. 1960. Под ред. Н. Н. Троицкого и В. Н. Щеголева. М.— Л., Сельхозгиз.
Определитель пресноводных водорослей СССР. 1951. Под ред. М. М. Голлербаха, В. И. Полянского и В. П. Савич. М., «Сов. наука».
Организация и методы учета птиц и вредных грызунов. 1963. М., Изд-во АН СССР.
Орлов А. Я. 1958. К методике количественного учета сосущих корней древесных пород.— Бюлл. МОИП, отд. биол., вып. 3.
Орлов А. Я. 1962. Рост и отмирание корней сосны, березы и ели при периодическом затоплении почвенно-грунтовыми

водами.— Сообщ. лаборатории лесоведения АН СССР, вып. 6.
Орлов А. Я. 1966. Значение отмирающих сосущих корней деревьев в круговороте веществ в лесу.— Журн. общ. биологии, № 1.
Орлов А. Я., Извеков А. А. 1960. Изменение лесорастительных свойств торфянисто-перегнойных почв при их осушении.— Почвоведение, № 2.
Орлов А. Я., Кошельков С. И. 1965. Об оценке плодородия лесных почв.— Почвоведение, № 3.
Орлов А. Я., Кошельков С. П. 1971. Почвенная экология сосны. М., «Наука».
Орлов Е. И., Лозингер Г. К. 1937. К методике количественного учета лесных Mieromammalia — Уч. зап. Саратовск. гос. ун-та, т. 1 (4), серия биол., вып. 1.
Орлов Е. И., Лысенко С. Е., Лозингер Г. К. 1939. К методике изучения численности и размещения лесных Mieromammalia на изолированных площадках.— Вопросы экологии, № 5—6.
Основы лесной биогеоценологии. 1964. Под ред. В. Н. Сукачева и Н. В. Дылиса. М., «Наука».
Оя В. 1969. Аппаратура для исследования диффузионных сопротивлений амфистоматических листьев. В сб. «Вопросы эффективности фотосинтеза». Тарту.
Павлова А. В. 1965. Теплообмен промерзающих и протаивающих грунтов с атмосферой. М., «Наука».
Павловский Е. Н., Жадин В. И. 1959 Жизнь пресных вод СССР, т. IV, ч. 2 М.— Л., Изд-во АН СССР.
Панкратова Е. М. 1973. Фиксация атмосферного азота синезелеными водорослями в природных условиях.— Бот. журн., том LVIII, № 3.
Панчев С. 1967. Случайные функции и турбулентность. Л., Гидрометеоиздат.
Паринкина О. М. 1968. Диагностическое значение микробного пейзажа в почвенной микробиологии. Автореф. канд. дисс. М.
Паринкина О. М. 1971. К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. В кн. «Биогеоценозы таймырской тундры и их продуктивность». Л., «Наука».
Парфенов Е. И., Ярилова Е. А. 1962. Минералогические исследования в почвоведении. М., Изд-во АН СССР.
Перель Т. С., Карпачевский Л. О., Егорова С. В. 1966. Роль дождевых червей в формировании подстилки и гумусового горизонта лесных почв.— Pedobiologia, № 6.
Перельман А. И. 1966. Геохимия ландшафта. М., «Высшая школа».
Перфильев Б. В., Габе Д. Р. 1961. Капиллярные методы изучения микроорганизмов. Л., Изд-во АН СССР.
Першаков А. А. 1934. Условия борьбы с мышами в нагорных дубравах Чувашско-Марийского Поволжья.— Изв. Поволжск. лесотехн. ин-та, вып. 4. Йошкар-Ола.
Петербургский А. В. 1968. Практикум по агрономической химии. М., «Колос».
Петров М. П. 1933. Корневые системы растений песчаной пустыни Каракумы, их распределение и взаимоотношение в связи с экологическими условиями.— Труды по прикл. бот., ген. и сел., серия 1. «Систематика, география и экология растений», № 1.
Петров М. П. 1935. Экологический очерк растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в Юго-Восточных Каракумах.— Проблемы растениеводческого освоения пустынь, № 3. Л.
Петегни А. А. 1910. Материалы к микологической флоре Курской и Харьковской губерний. Харьков.
Петербургский А. В. 1959. Практикум по агрономической химии. М., «Колос».
Петрусевич К. 1967. Основные понятия в исследованиях вторичной продукции.— Журн. общ. биологии, т. 28, № 1.
Пименова М. Н., Гречушкина Н. Н., Азова Л. Г. 1971. Руководство к практическим занятиям по микробиологии. Л., Изд-во МГУ.
Плешков Б. П. 1968. Практикум по биохимии растений. М.; «Наука».
Подземный лед. 1965, 1967. Сборник, вып. I, II; 1967, вып. III. М.
Поздняков Л. К. 1968. Методы учета фитомассы лесов при их комплексном освоении.— Изв. СО АН СССР, серия биол.-мед. наук, № 5, вып. 1.
Поздняков Л. К., Протопопов В. В., Горбатенко В. М. 1969. Биологическая продуктивность лесов Средней Сибири и Якутии. Красноярск., Кн. изд.
Полевая геоботаника. 1959, 1960, 1964. Под ред. Е. М. Лавренко и А. А. Корчагина. 1959, т. I; 1960, т. II; 1964, т. III. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Полынов Б. Б. 1948. К вопросу о роли элементов биосферы в эволюции организмов.— Почвоведение, № 10.
Полынов Б. Б. 1956. Избранные труды. М., Изд-во АН СССР.
Помелова Г. И. 1969. Применение люминисцентной микроскопии для исследования почвенных водорослей.— Бот. журн., т. LIV, № 11.
Пономарева С. И. 1950. Роль дождевых червей в создании прочной структуры в травопольных севооборотах.— Почвоведение, № 8.
Понятовская В. М. 1964. Учет обилия и характер размещения растений в сообществах. В кн. «Полевая геоботаника», т. III. М.— Л., «Наука».
Попов А. И. 1967. Мерзлотные явления в земной коре (криолитология). М., Изд-во МГУ.
Попова Т. Г. 1953. Эвгленовые водоросли. В кн. «Определитель пресноводных водорослей СССР», вып. 7. М., «Сов. наука».
Попова Н. Н. 1962. Влияние роющей деятельности мелких млекопитающих на распределение влаги в почве под хвойно-широколиственным лесом.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 28, вып. 5.
Пособие для работников агрохимических лабораторий. 1961. Под ред. А. В. Петербургского. М., Сельхозгиз.

Пособие по проведению анализов почв и составлению агрохимических картограмм. 1965. М., Россельхозиздат.
Потебня А. А. 1910. Материалы к микологической флоре Курской и Харьковской губерний. Харьков.
Пошон Ж., Де Баржак Г. 1960. Почвенная микробиология. М., Изд-во иностр. литературы.
Правдин И. Ф. 1939. Руководство по изучению рыб. Л., Изд-во ЛГУ.
Программа и методика биогеоценологических исследований. 1966. М., «Наука».
Программа-минимум по определению первичной биологической продуктивности наземных растительных сообществ. 1967.—Растительные ресурсы, т. 3, вып. 4.
Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрального Казахстана. 1958. Л., Изд-во АН СССР.
Прозоровский А. В. 1940. Изучение биоценотических взаимоотношений между травянистыми растениями мезофитного и ксерофитного типов.— Сов. ботаника, № 5—6.
Пынько Р. Г. 1968. О судьбе трупов грызунов в степях Юго-Восточного Забайкалья.— Изв. Иркутск. научно-исслед. противочумного ин-та Сибири и Дальнего Востока, вып. 27.
Пьявченко Н. И. 1959. Бугристые торфяники. М., Изд-во АН СССР.
Пьявченко Н. И. 1960а. Биологический круговорот азота и зольных веществ в болотных лесах.— Почвоведение, № 6.
Пьявченко Н. И. 1960б. О взаимоотношении материнского древостоя и подроста в сосняке кустарничково-сфагновом.— Труды МОИП, т. 3.
Пьявченко Н. И. 1963а. Лесное болотоведение. М., Изд-во АН СССР.
Пьявченко Н. И. 1963б. Степень разложения торфа и методы ее определения. Красноярск.
Пьявченко Н. И. 1967а. Некоторые итоги стационарного изучения взаимоотношений леса и болота в Западной Сибири. В кн. «Вазимоотношения леса и болота», М., «Наука».
Пьявченко Н. И. 1967б. О продуктивности болот Западной Сибири.— Растительные ресурсы, т. III, вып. 4.
Пьявченко Н. И., Сибирева З. А. 1959. О роли атмосферной пыли в питании болот.— Докл. АН СССР, т. 124, № 2.
Пьявченко Н. И., Сибирева З. А. 1962. Некоторые результаты стационарного изучения взаимовлияний леса и болота в подзоне средней тайги.— Труды Ин-та леса и древесины АН СССР, т. 53.
Работнов Т. А. 1946. Возрастной состав популяций некоторых пустынных растений.— Усп. соврем. биол., т. 22, вып. 6.
Работнов Т. А. 1950а. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии. В сб. «Проблемы ботаники», т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Работнов Т. А. 1950б. Некоторые вопросы изучения структуры луговых травостоев.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 55, вып. 2.
Работнов Т. А. 1958. Изменение состава травостоя пойменного луга при внедрении борщевика сибирского (Heracleum sibiricum).— Докл. АН СССР, т. 121, № 4.
Работнов Т. А. 1960а. Методы изучения семенного разложения травянистых растений в сообществах. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Работнов Т. А. 1960б. Методы определения продуктивности пастбищ. Сельское хозяйство за рубежом.— Животноводство, № 7.
Работнов Т. А. 1963. К методике проведения опытов на лугах.— Вестн. сельхоз. науки, № 6.
Работнов Т. А. 1964а. Определение возрастного состава популяций видов в сообществе. В. кн. «Полевая геоботаника», т. III. М.— Л., «Наука».
Работнов Т. А. 1964б. Работы по методике изучения растительности.—Бюлл. МОИП, отб. биол., т. 59, вып. 2.
Работнов Т. А. 1965. Экспериментальное изучение продуктивности и состава травянистых ценозов. В сб. «Экспериментальная геоботаника». Казань, Изд-во Каз. ун-та.
Работнов Т. А. 1966. Изучение травяных биогеоценозов. В кн. «Программа и методика биогеоценологических исследований». М., «Наука».
Работнов Т. А. 1969. О консорциях.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 74, вып. 4.
Работнов Т. А. 1971. К методике экспериментального изучения луговой растительности.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 76, вып. 2.
Разведка торфяных месторождений (методическое руководство). 1966. М., «Недра».
Раздорский В. Ф. 1955. Архитектоника растений. М., «Сов. наука».
Разумовская З. Г., Чижик Г. Я., Громов Б. В. 1960. Лабораторные занятия по почвенной микробиологии. М., Изд-во МГУ.
Раменский Л. Г. 1937. Учет и описание растительности. М., Изд-во ВАСХНИЛ.
Раменский Л. Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М., Сельхозгиз.
Раменский Л. Г. 1966. Прямые и комбинированные методы количественного учета растительного покрова.— Труды МОИП, т. 27.
Распопов М. П. 1954. Вопросы влагооборота в почво-грунтах северо-западной части Прикаспийской низменности.— Изв. ВГО, т. 86, № 2.
Рассел Э., 1955. Почвенные условия и рост растений. М., Изд-во иностр. литературы.
Растительность Центральных Каракумов и ее продуктивность. 1970, Под ред. Н. Т. Нечаевой. Ашхабад, Изд-во «Илым».
Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. 1969. Под ред. Л. В. Арнольди и А. А. Юнатова. Л., «Наука».

Раунер Ю. Л. 1962. К методике определения составляющих теплового баланса леса. В сб. «Тепловой баланс леса и поля». М., Изд-во АН СССР.
Раунер Ю. Л. 1965. К методике экспериментальных исследований теплового баланса лесных и безлесных ландшафтов. В кн. «Тепловой и радиационный баланс естественной растительности и сельскохозяйственных полей». М., «Наука».
Раунер Ю. Л. 1966. Изучение атмосферы как компонента биогеоценоза. В кн. «Программа и методика биогеоценологических исследований». М., «Наука».
Раунер Ю. Л. 1968. Биометрические показатели лесной растительности в связи с изучением ее радиационного режима. В сб. «Актинометрия и оптика атмосферы». Таллин, «Валгус».
Раунер Ю. Л. 1971. Некоторые аспекты физической фитоклиматологии. Тезисы докл. Междунар. симпозиума по физической и динамической климатологии (ротапринт).
Раунер Ю. Л. 1972. Тепловой баланс растительного покрова. Л., Гидрометеоиздат.
Раунер Ю. Л., Ананьев И. П. 1971. Характеристика атмосферной турбулентности в условиях леса.— Изв. АН СССР, серия геогр., № 2.
Раунер Ю. Л., Тооминг Х. Г. 1970. О физических факторах фотосинтеза и продуктивности растительного покрова.— Изв. АН СССР, серия геогр., № 4.
Рафес П. М., Динесман Л. Г., Перель Т. С. 1964. Животный мир как компонент лесного биогеоценоза. В кн. «Основы лесной биогеоценологии». М., «Наука».
Рахтеенко И. Н. 1958. О сезонном цикле поглощения и выделения минеральных питательных веществ корнями древесных пород.— Физиология растений, т. 5, № 5.
Ремезов Н. П. 1955. Биологический круговорот элементов и почвообразовательный процесс. Тезисы докл. биол.-почв. ф-та юбил. сессии к 200-летию МГУ. М., Изд-во АН СССР.
Ремезов Н. П. 1956. Роль биологического круговорота элементов в почвообразовании под пологом леса.— Почвоведение, № 7.
Ремезов Н. П. 1959. О методике изучения биологического круговорота элементов в лесу.— Почвоведение, № 1.
Ремезов Н. П. 1960. Ближайшие задачи изучения биологического круговорота и его роли в почвообразовании.— Вестн. МГУ, № 3.
Ремезов Н. П. 1961. Разложение лесной подстилки и круговорот элементов в дубовом лесу.— Почвоведение, № 7.
Ремезов Н. П. 1962. Динамика взаимодействия широколиственного леса с почвой. В сб. «Проблемы почвоведения». М., Изд-во АН СССР.
Ремезов Н. П., Быкова Л. Н., Смирнова К. М. 1959. Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах Европейской части СССР. М., Изд-во МГУ.
Ремезов Н. П., Родин Л. Е., Базилевич Н. И. 1963. Методические указания к изучению биологического круговорота зольных веществ и азота наземных растительных сообществ в основных природных зонах умеренного пояса.— Бот. журн., т. XLVIII, № 6.
Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет. 1963. М., Изд-во АН СССР.
Рийспере А., Рийспире У. 1970. О минеральном питании сосны обыкновенной (Pinus silvestris L.) на маломощных перегнойно-карбонатных почвах и о некоторых методологических вопросах изучения минерального питания лесонасаждений.— Изв. АН Эст.ССР, т. 19. «Биология», № 3.
Рихтер Г. Д. 1946. Значение снежного покрова в природе и хозяйстве и задачи его изучения.— Природа, № 4.
Роде А. А. 1960. Методы изучения водного режима почв. М., Изд-во АН СССР.
Роде А. А. 1963. Водный режим почв и его регулирование. М., Изд-во АН СССР.
Роде А. А. 1969. Основы учения о почвенной влаге, т. II. Л., Гидрометеоиздат.
Роджерс У. С., Хед Г. К. 1968. Исследования корней плодовых деревьев с помощью панелей для наблюдения и периодического фотографирования. Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Международный симпозиум. Л.
Розанова И. М. 1960. Круговорот зольных веществ и изменение физико-химических свойств выщелоченных черноземов под хвойными и широколиственными насаждениями.— Труды Лабор. лесоведения АН СССР, т. 1.
Родин Л. Е. 1948. Материалы к изучению растительности Северных и Заунгузских Каракумов.— Труды БИН АН СССР, серия 3. «Геоботаника».
Родин Л. Е. 1954. Роль растительности в образовании такыров и их комплексов. В сб. «Пустыни СССР и их освоение», т. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Родин Л. Е. 1961. Динамика растительности пустынь. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Родин Л. Е., Базилевич Н. И. 1965. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. 1968. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л., «Наука».
Романов В. В. 1961. Гидрофизика болот. Л., Гидрометеоиздат.
Романов В. В. 1962. Испарение с болот Европейской территории СССР. Л., Гидрометеоиздат.
Романова Е. А. 1961. Геоботанические основы гидрологического изучения верховых болот. Л., Гидрометеоиздат.
Ромашев П. И. 1937. К теории удобрения луговых травостоев. В сб. «Новое в удобрении», вып. 2. М., Сельхозгиз.
Росс Ю. 1967а. Система уравнений для ко-

личественного роста растений. В сб. «Фитоактинометрические исследования растительного покрова». Таллин, «Валгус».
Росс Ю. 1967а. Система уравнений для костовой поверхности. Таллин, «Валгус».
Росс Ю. 1972. Теория пропускания прямой солнечной радиации в горизонтально однородном растительном покрове. В сб. «Солнечная радиация и продуктивность растительного покрова». Тарту.
Росс Ю., Бихеле З. 1969. Расчет фотосинтеза растительного покрова. II. В сб. «Фотосинтетическая продуктивность растительного покрова». Тарту.
Росс Ю., Нильсон Т. 1966. Вертикальные распределения биомассы в посевах. В сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности». М., «Наука».
Росс Ю., Нильсон Т. 1968. Пространственная ориентация листьев в посевах и методика ее определения. В сб. «Фотосинтезирующие системы высокой продуктивности». М., «Наука».
Ротшильд Е. В. 1957. Группировки растительности как показатель относительного возраста поселений большой песчанки. Тезисы докл. Межинститутской научн. конф. Саратов.
Ротшильд Е. В. 1960. Мозаичность растительного покрова пустыни, возникающая под влиянием деревьев и кустарников.— Бот. журн., т. XI, V, № 2.
Ротшильд Е. В. 1962. Методы определения возраста колоний больших песчанок.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 67, вып. 2.
Ротшильд Е. В. 1968. Азотолюбивая растительность пустыни и животные. М., Изд-во МГУ.
Руднев Н. И. 1970. Радиационный режим некоторых типов леса на Европейской территории СССР. Автореф. канд. дисс. М.
Русанов Ф. Н. 1937. Снеговал как фактор, ограничивающий распространение пустынной растительности.— Бюлл. САГУ, т. 22, вып. 43.
Рустамов И. Г. 1963. Количественная характеристика подземной части осоково-эфемеровых полынников Красноводского плато.— Изв. АН Туркм. ССР, № 1.
Рустамов И. Г. 1965. Соотношение надземной и подземной масс растительности в некоторых пустынных сообществах.— Бот. журн., т. L, № 5.
Рустамов И. Г. 1968. Методика учета продуктивности корневых систем в пустынных сообществах.— Проблемы освоения пустынь, № 6.
Рустамов И. Г. 1969. Распределение массы, поверхности и длины корней в осоково-эфемерных боялычниках Красноводского плато.— Изв. АН Туркм. ССР, серия биол. наук, № 1.
Рустамов И. Г. 1971. Определение размеров поверхности и суммарной длины корневых систем расчетным способом.— Уч. зап. Туркм. гос. ун-та, серия биолого-хим., № 2.
Рыбалкина А. В., Кононенко Е. В. 1957. Микрофлора почв Европейской части СССР. М., Изд-во АН СССР.
Савич Л. И., Ладыженская К. И. 1936. Определитель печеночных мхов севера Европейской части СССР. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Савич-Любицкая Л. И., Смирнова З. Н. 1970. Определитель листостебельных мхов СССР. Л., «Наука».
Самойлова Е. М. 1961. Динамика разложения опада лиственных пород.— Труды Воронежск. гос. заповедника, вып. 13.
Санадзе Г. А. 1963. Применение титрометрического газоанализатора для определения фотосинтеза и дыхания.— Бот. журн., т. XLVIII, № 12.
Сапегин А. А. 1936. Вариационная статистика. М., Огиз.
Сапожникова С. А. 1951. Некоторые особенности климата оазисов в условиях Средней Азии.—Труды ГГО, вып. 30(92).
Сахаров Д. И. 1948. Импульверизация солей в Волго-Ахтубинском районе.— Почвоведение, № 9.
Свешникова В. М. 1959. Изучение транспирации растений в естественных условиях произрастания. В кн. «Полевая геоботаника», т. I. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Свиридова И. К. 1960. Результаты изучения вымывания азота и зольных элементов дождевыми осадками из крон древесных пород.— Докл. АН СССР, т. 133, № 3.
Семихатова О. А. 1959. Обзор методов и основные принципы экологического изучения дыхания наземных растений. В кн. «Полевая геоботаника», т. I. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Серебряков И. Г. 1954. О морфогенезе жизненной формы дерева у лесных пород Европейской части СССР.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 70, вып. 1.
Серебряков И. Г. 1962. Экологическая морфология растений. Жизненные формы покрытосеменных и хвойных. М., «Высшая школа».
Серебряков И. Г. 1964. Жизненные формы высших растений и их изучение. В кн. «Полевая геоботаника», т. III. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Серебрякова Т. И. 1956. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов средней Оки.— Уч. зап. МГПИ, № 3.
Серебрякова Т. И. 1971. Морфогенез побегов и эволюция жизненных форм злаков. М., «Наука».
Сизова Т. Н., Супрун Т. Н. 1958. Обзор основных методов почвенной микрофлоры.— Научн. докл. высш. школы, вып. 1.
Сильвестров М. С., Лисиген Е. И., Миронов Е. А., Стулина Н. М. 1965. Районирование территории СССР по основным факторам эрозии. М., «Наука».
Симакова Т. Л. 1931. Методика бактериологического и биохимического анализа почв. М.— Л., Сельхозгиз.
Синковский Л. П. 1951. О взаимоотношении Artemisia uzbekistanica Krasch. et *Kudr.* с эфемероидами глинистых пустынь Средней Азии.— Бот. журн., т. XXXVI, № 1.
Скалон И. С., Новичкова-Иванова Л. Н.

1971. Работы по Международной биологической программе на песчано-пустынном стационаре в Юго-Восточных Каракумах.— Бот. журн., т. LVI, № 6.
Скворцов А. А., Скворцов Ю. А. 1927. Искусственное орошение, климат и почва оазисов. Л.
Скворцов Ю. А. 1929. Центральные Каракумы. —Труды САГУ, серия XII. «География», № 4.
Скворцова А. А., Хренов И. И. 1961. Техника исследования кровообращения, газоэнергетического обмена и легочного дыхания у сельскохозяйственных животных. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Скробов В. Д. 1969. Охотничьи угодья тундры СССР, их состав и продуктивность. В сб. «Производительность и продуктивность охотничьих угодий СССР», т. 1. Киров.
Скрынникова И. Н. 1961. Почвенные процессы в окультуренных торфяных почвах. М., Изд-во АН СССР.
Словарь терминов микробиологии (около 1250 терминов). 1971. Рига, «Зинатне».
Слудский А. А. 1963. Джуты в европейских степях и пустынях.— Труды Ин-та зоологии АН Каз.ССР. вып. 20.
Смелов С. П. 1947. Биологические основы луговодства. М., Сельхозгиз.
Смирнов В. В. 1964. Сезонный рост главнейших древесных пород. М., «Наука».
Смирнова З. Н. 1962. Кормовые лишайники Крайнего Севера СССР. (краткий определитель). Л., «Наука».
Снедекор Дж. У. 1961. Статистические методы в применении к исследованиям в сельском хозяйстве и биологии. М., Сельхозгиз.
Соболев Л. Н. 1963. Особенности распределения растительности и почв в парковых ельниках Тянь-Шаня.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 18, вып. 3.
Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей СССР. 1967. Сборник статей. Киров.
Соколов А. А. 1956. Значение дождевых червей в почвообразовании. Алма-Ата, Изд-во АН Каз.ССР.
Солоневич Н. Г. 1971. К методике определения биологической продуктивности болотных растительных сообществ.— Бот. журн. т. LVI, № 4.
Сочава В. Б. 1926. Опыт фитоценологического анализа взаимодействий между индивидами некоторых луговых растений.— Журн. Русск. бот. о-ва, т. 11, № 1—2.
Сочава В. Б., Липатова В. В., Горшкова А. А. 1962. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова.— Бот. журн., т. XLVII, № 4.
Стернзат М. С., Сапожников А. А. 1959. Метеорологические приборы, наблюдения и их обработка. Л., Гидрометеоиздат.
Стешенко А. П. 1956. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Памира.— Труды Ин-та ботаники АН Тадж. ССР, т. 50.
Стешенко А. П. 1960. О методах определения возраста и длительности жизни пустынных полукустарничков. В кн. «Полевая геоботаника». т. II. М.— Л., Изд-во АН СССР.
Стешенко А. П. 1971. Особенности роста и ветвления побегов у злака Aristida karelinii (Trin. et Rupr.).—Бот. журн., т. LVI, № 5.
Судницын И. И. 1964. Закономерности передвижения почвенной влаги. М.— Л., «Наука».
Судницын И. И. 1966. Новые методы оценки водно-физических свойств почвы и влагообеспеченности леса. М., «Наука».
Судницын И. И. 1971. Психрометрический метод определения давления (потенциала) влаги в почве и растениях.— Почвоведение, № 4.
Сукачев В. Н. 1925. Экспериментальная фитосоциология и ее задачи.— Уч. зап. Ленинградск. с.-х. ин-та, II.
Сукачев В. Н. 1931. Руководство к исследованию типов леса. Изд. 3. М.— Л., Сельхозгиз.
Сукачев В. Н. 1953. О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений.— Бот. журн., т. XXXVIII, № 1
Сукачев В. Н. 1955. О лесной биогеоценологии и ее основных задачах.— Бот. журн., т. XL, № 3.
Сукачев В. Н. 1956. О некоторых проблемах современного изучения растительного покрова.— Бот. журн., т. XVI, № 4.
Сукачев В. Н. 1959. Новые данные по экспериментальному изучению взаимных отношений между растениями.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 64, вып. 4.
Сукачев В. Н. 1960. О соотношении понятий биогеоценоз, экосистема и фация.— Почвоведение, № 6.
Сукачев В. Н. 1961. Общие принципы и программы изучения типов леса. В кн.: *В. Н. Сукачев, С. В. Зонн.* Методические указания к изучению типов леса. М., Изд-во АН СССР.
Сукачев В. Н. 1964. Основные понятия лесной биогеоценологии.— В кн. «Основы лесной биогеоценологии». М., «Наука».
Сукачев В. Н. 1965. Основные современные проблемы биогеоценологии.— Журн. общ. биологии, т. 16, № 3.
Сукачев В. Н. 1966. Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения.— В кн. «Программа и методика биогеоценологических исследований». М., «Наука».
Сукачев В. Н., Зонн С. В. 1961. Методические указания к изучению типов леса. М., Изд-во АН СССР.
Сукачев В. Н., Лавренко Е. М. 1952. Краткое руководство для геоботанических исследований. Под ред. И. В. Ларина, М., Изд-во АН СССР.
Сукачев В. Н., Савенкова А. И., Наливкина В. В. 1916. Княжедворский луговой стационарный пункт в 1914 и 1915 гг.— Материалы по организации и культуре кормовой площади, вып. 14. Пг.
Тимофеев-Ресовский Н. В., Порядкова Н. А., Сокурова Е. Н., Тимофеева-Ресовская Е. А. 1957. Работы по экспериментальной биогеоценологии. Сборник работ Лаборатории биофизики Уральского фил. Ин-та биологии АН СССР, вып. 9.

Тимошенко Г. Л. 1970. Фитометрическая характеристика растительного покрова озимой пшеницы.— Труды Укр. НИГМИ, вып. 90.

Титлянова А. А. 1971. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах. Новосибирск (ротапринт).

Тихомиров Б. А. 1955. Современное состояние растительного покрова Крайнего Севера СССР и очередные проблемы его изучения.— Бот. журн., т. XL, № 5.

Тихомиров Б. А. 1956. Некоторые особенности снежного покрова тундр и его влияние на существование растительности. В сб. «Снег и талые воды». М., Изд-во АН СССР.

Тихомиров Б. А. 1958. Некоторые вопросы динамики поверхности образований Арктики в связи с генезисом бугров-байджарахов. В сб. «Вопросы физической географии. К 75-летию со дня рождения академика А. А. Григорьева». М., Изд-во АН СССР.

Тихомиров Б. А. 1959. Взаимосвязи животного мира и растительного покрова тундры. М.— Л., Изд-во *АН СССР*.

Тихомиров Б. А. 1962. Главнейшие теоретические задачи и проблемы изучения растительного покрова Крайнего Севера СССР на современном этапе.—Бот. журн. т. XLVII, № 5.

Тихомиров Б. А., 1963. Очерки по биологии растений Арктики. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Тихомиров Б. А. 1966. Изучение тундровых биогеоценозов. В кн. «Программа и методика биогеоценологических исследований». М., «Наука».

Тихомиров Б. А. 1970. Особенности зоокомпонента биогеоценозов тундры.— Труды МОИП, т. 37, Отд. биол.

Тихомиров Б. А. 1971а. Особенности биосферы Крайнего Севера СССР.— Природа, № 11.

Тихомиров Б. А. 1971б. Основные проблемы и задачи биогеоценологического изучения тундры. В сб. «Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность». Л., «Наука».

Тогызаев Р., Мирошниченко Ю. М. 1960а. Круглогодичная динамика опада черного саксаула в Юго-Восточных Каракумах.— Проблемы освоения пустынь, № 2.

Тогызаев Р., Мирошниченко Ю. М. 1969б. Опад побегов белого саксаула в Юго-Восточных Каракумах.— Проблемы освоения пустынь, № 5.

Токин Б. П. 1948. Фитонциды. Очерки об антисептиках растительного происхождения. М., Изд-во АМН СССР.

Толмачев А. И. 1940. О некоторых закономерностях распределения растительных сообществ в Арктике.— Бот. журн., т. XXIV, 5—6.

Томилин Б. А. 1962. Грибы некоторых типичных фитоценозов амурской подтайги.— Бот. журн. т. XLVII, № 8.

Томилин Б. А. 1964. Факторы внешней среды, влияющие на распределение грибов в растительных сообществах.—Бот. журн., т. XLIX, № 2.

Томилин Б. А. 1969. Грибы некоторых типичных фитоценозов подзоны широколиственно-хвойных лесов Амуро-Зейского междуречья: В сб. «Амурская тайга (комплексные ботанические исследования)». Л., «Наука».

Томилин Б. А. 1971. Некоторые сведения о географическом распространении и экологии грибов Таймырского стационара. В сб. «Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность». Л., «Наука».

Томилин Б. А. 1959. Ржавчинные грибы (Uredinales) Курской области.— Бот. журн., т. XLIV, № 10.

Томмэ М. Ф. 1956. Методика определения калорийности кормов и веществ. М., Сельхозгиз.

Тооминг Х. Г. 1965 Приближенный метод определения ослабления и отражения ФАР в ближней инфракрасной радиации в посеве по изменениям интегральной радиации. Фотосинтетические системы высокой продуктивности. М., «Наука».

Тооминг Х. Г. 1969. О факторах, определяющих радиацию приспособления у растений. В сб. «Вопросы эффективности фотосинтеза». Тарту.

Тооминг Х. Г., Гуляев Б. Н. 1967. Методика измерения физиологически активной радиации. М., «Наука».

Травникова Л. С. 1961. О неоднородности почвенного покрова и методике взятия образцов почв в лесу для химического анализа.— Труды Воронежск. гос. заповедника, вып. XIII.

Третьяков Н. В., Горский П. В., Самойлович Г. Г. 1965. Справочник таксатора. М., «Лесная промышленность».

Трулевич Н. В. 1962. Сравнительная характеристика изменения растительного покрова и динамика популяций основных видов сухостепных пастбищ Иссык-Кульской и Нарынской котловин.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 67, № 4.

Тюлин А. Ф. 1954. К методике изучения обмена минеральных веществ между растением и почвой в лесу.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. 23.

Тюрин А. В. 1945. Таксация леса. Изд. 2. М., Гослестехиздат.

Тюрина М. М. 1957а. Определение водоудерживающей способности растительных тканей путем измерения величины их сосущей силы при различном содержании воды.— Физиология растений, т. 4, вып. 4.

Тюрина М. М. 1957б. Значение отрицательного тургорного давления в водоудерживающей способности листьев.—Бот. журн., т. XLII, № 7.

Указатель возбудителей болезней сельскохозяйственных растений, вып. 1 (по зерновым культурам). 1966. Л., Сельхозгиз.

Умбрейт В. В., Буррис Р. Х., Штауффер Дж. Ф. 1951. Манометрические методы изучения тканевого обмена. М., Изд-во иностр. литературы.

Уорсинг А. Дж., Геффнер. 1953. Методы обработки экспериментальных данных. М., Изд-во иностр. литературы.

Урбах В. Ю. 1963. Математическая стати-

стика для биологов и медиков. М., Изд-во АН СССР.
Урбах В. Ю. 1964. Биометрические методы. М., «Наука».
Урываев В. А. 1957. Экспериментальные гидрологические исследования на Валдае. Л., Гидрометеоиздат.
Успенская Л. И. 1926. Материалы по экспериментальному изучению борьбы за существование между растениями.— Уч. зап. Ленингр. с.-х. ин-та, т. 3.
Успенская Л. И. 1929. К вопросу о влиянии интенсивности жизненного состязания между растениями на их развитие.— Уч. зап. Ленингр. с.-х. ин-та, т. 5.
Устинов Ол. 1928. Екологічне кількісне вивченя наземної фавни.— Вісн. природознавства, № 2.
Утенкова А. П. 1956. Процесс минерализации листьев дуба и сопутствующих ему пород.— Труды Воронежск. ун-та, т. 36.
Уткин А. И. 1967. Лесная наука и исследования по Международной биологической программе (МБП).— Растительные ресурсы, т. 3, вып. 4.
Уткин А. И. 1969. Исследования по первичной биологической продуктивности лесов в СССР.— Лесоведение, № 3.
Уткин А. И. 1970. Актуальные вопросы лесной биогеоценологии.—Труды МОИП, т. 38.
Уткин А. И., Бязров Л. Г., Дылис Н. В., Солнцева О. Н. 1969. Вертикально-фракционное распределение фитомассы и принципы выделения биогеогоризонтов в лесных биогеоценозах.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 74, вып. 1.
Уткин А. И., Дылис Н. В. 1966. Изучение вертикального распределения фитомассы в лесных фитоценозах.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 71, вып. 6.
Фарапонова Г. П. 1968. Исследование радиационных термоэлементов, предназначенных для измерения радиационных потоков в атмосфере. В сб. «Актинометрия и оптика атмосферы». Таллин, «Валгус».
Фасулати К. К. 1961. Полевое изучение наземных беспозвоночных. М., «Высшая школа».
Федоров М. В. 1948. Биологическая фиксация азота атмосферы. М., Сельхозгиз.
Федоров М. В. 1954. Почвенная микробиология. М., «Сов. наука».
Федоров М. В. 1957. Руководство к практическим занятиям по микробиологии. М., Сельхозгиз.
Федоров С. Ф. 1965. Испарение с леса и поля в различные по увлажненности годы.— Труды ГГИ, вып. 123.
Федоров С. Ф., Ральцевич Н. Д. 1969. Результаты исследования характеристик турбулентного обмена в лесу.— Труды ГГИ, вып. 165.
Федорова И. Т. 1968. О зависимости роста и развития надземной и подземной частей песчаной акации Ammodendron conollyi Bge ex Boiss.—Бот. журн., т. LIII, № 10.
Федорова И. Т. 1969. Рост корней и основные этапы формирования корневых систем некоторых древесных и кустарниковых псаммофитов пустыни Каракум. Автореф. кандидат. дисс., Л.
Флора Мурманской области. 1953—1966, т. 1—5. М.— Л., «Наука».
Формозов А. Н. 1956. Биологические формы животных в аридных и полуаридных областях Средней и Центральной Азии. Вопросы географии. Сборник статей для XVIII Междунар. географ. конгресса. М., Изд-во АН СССР.
Формозов А. Н., Воронов А. Г. 1939. Деятельность грызунов на пастбищах и сенокосных угодьях Западного Казахстана и ее хозяйственное значение.— Уч. зап. МГУ, вып. 20. «Зоология».
Формозов А. Н., Ходашева К. С., Голов Б. А. 1954. Влияние грызунов на растительность пастбищ и сенокосов глинистых полупустынь междуречья Волга — Урал. В сб. «Вопросы улучшения кормовой базы в степной, полупустынной и пустынной зонах СССР». М.— Л., Изд-во АН СССР.
Франциссон Р. А., Савичов Н. И. 1928. Основные черты почвенного покрова Гос. заповедника «Аскания-Нова». В кн. «Степной заповедник Чапли — Аскания-Нова». М.— Л., Гос. изд-во.
Харин Н. Г. 1962. Новые методы дешифрирования растительности по аэрофотоснимкам. В сб. «Принципы и методы геоботанического картирования». М., Изд-во АН СССР.
Харин Н. Г. 1969. Фенологическая интерпретация аэроснимков и геоботанических карт.— Бот. журн., т. LIV, № 2.
Харпер Дж. 1964. Некоторые подходы к изучению конкуренции у растений. В кн. «Биологические механизмы конкуренции». М., «Мир».
Хильми Г. Ф. 1957. Теоретическая биогеофизика леса. М., Изд-во АН СССР.
Ходашева К. С. 1953. Жизненные формы грызунов равнинного Казахстана и некоторые закономерности их географического распространения.— Труды Ин-та географии АН СССР, вып. 54.
Ходашева К. С. 1960. Природная среда и животный мир глинистых полупустынь Заволжья. М., Изд-во АН СССР.
Ходашева К. С. 1966. О географических особенностях структуры населения наземных позвоночных животных. В сб. «Зональные особенности населения животных». М., «Наука».
Ходашева К. С. 1967. Слепыш в биогеоценозах лесостепи. В сб. «Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши». М., Изд-во МОИП.
Ходашева К. С. 1970а. Воздействие позвоночных-фитофагов на биологическую продуктивность и круговорот веществ в лесостепных ландшафтах. В сб. «Средообразующая деятельность животных». М., Изд-во МГУ.
Ходашева К. С. 1970б. Влияние массовых зеленоядных грызунов на минерализацию растительного опада луговых степей. В сб. «Средообразующая деятельность животных». М., Изд-во МГУ.
Ходашева К. С., Динесман Л. Г. 1961. Роль малых сусликов в формировании ком-

плексного почвенного покрова в глинистой полупустыне Заволжья.— Почвоведение, № 1.

Ходашева К. С., Елисеева В. И. 1967. Влияние лосей на продуктивность дубовых молодняков в лесостепных дубравах. В сб. «Структура и функционально-биогеоценотическая роль животного населения суши». М., Изд-во МГУ.

Ходашева К. С., Елисеева В. И. 1970. Роль позвоночных животных — потребителей веточных кормов в круговороте зольных элементов. В сб. «Средообразующая деятельность животных». М., Изд-во МГУ.

Холодный Н. Г. 1936. Исследование микрофлоры почвы путем проращивания почвенной пыли.— Микробиология, № 5.

Хренов И. И. 1965. Новая методика определения общей перевариваемости рациона, коэффициента полезного действия корма и распределения энергии в организме сельскохозяйственных животных. В сб. «Обмен веществ и продуктивность сельскохозяйственных животных». М., «Наука».

Цельникер Ю. Л. 1955. Скорость потери воды изолированными листьями древесных пород и устойчивость их к обезвоживанию.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. 27.

Цельникер Ю. Л. 1958. О показателях водного режима листьев древесных пород степной зоны.— Труды Ин-та леса АН СССР, т. 41.

Цельникер Ю. Л. 1969. Радиационный режим под пологом леса. М., «Наука».

Цельникер Ю. Л., Выгодская Н. Н. 1971. Коэффициент экстинкции для потоков ФАР в пологе лесных и травяных фитоценозов.— Лесоведение, № 6.

Частухин В. Я. 1932. Биологическое значение плодовых тел шляпочных грибов.— Бот. журн., т. XVII, № 2.

Частухин В. Я. 1962. Разложение лесного опада чистыми культурами базидиальных грибов.— Уч. зап. ЛГУ, серия биол., т. 49. «Низшие растения».

Частухин В. Я., Николаевская М. А. 1948. Биология почвы. I. Исследования по распаду растительных остатков в хвойных лесах. М., Изд. Совета Министров РСФСР. Главное упр. по заповедникам.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. 1969. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л., «Наука».

Черемисинов Н. А. 1971. Ржавчинные грибы Теллермановского леса.— Микология и фитопатология, т. 5, вып. 2.

Чернов Ю. И. 1960. К изучению структуры животного населения тундровых ландшафтов. Материалы конференции по вопросам зоогеографии суши. Алма-Ата. Изд-во АН Каз. ССР.

Чернов Ю. И. 1964. Зависимость состава животного населения почвы и дернины от характера растительности в некоторых типах тундр. В кн. «Проблемы Севера». М., Изд-во АН СССР.

Чернов Ю. И. 1971. О некоторых индексах, используемых при анализе структуры животного населения суши.— Зоол. журн., т. 50, вып. 7.

Чернов Ю. И. 1972. Принципы и методы биогеоценологического изучения беспозвоночных тундровой зоны. В кн. «Изучение биогеоценозов тундры и лесотундры». М., «Наука».

Чернов Ю. И., Руденская Л. В. 1970. Об использовании энтомологического кошения как метода количественного учета беспозвоночных — обитателей травяного покрова.— Зоол. журн., т. 49, вып. 1.

Чечкин С. А. 1970. Водно-тепловой режим неосушенных болот и его расчет. Л., Гидрометеоиздат.

Чудновский А. Ф., Шлимович Б. М. 1966. Полупроводники, радиоэлектроника и кибернетика в агрометеорологии. Л., Гидрометеоиздат.

Чудновский А. Ф., Шлимович Б. М. 1970. Полупроводниковые приборы в сельском хозяйстве. Л., «Наука».

Шалыт М. С. 1960. Методика изучения морфологии и экологии подземной части отдельных растений и растительных сообществ. В кн. «Полевая геоботаника», т. II. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Шамурин В. Ф. 1966. Арктические пустыни и тундровая зона. В кн. «Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях». М.— Л., «Наука».

Шатунов И. А., Янишевский Ю. Д. 1966. К вопросу об измерении фотосинтетически активной радиации.— Труды ГГО, вып. 184.

Шафиров Ю. Б. 1968. Обменная клетка для опытов с крысами.— Лабораторное дело, № 11.

Шварц С. С. 1960. Принципы и методы современной экологии животных.— Труды Ин-та биологии Уральского фил. АН СССР, вып. 21.

Шенников А. П. 1921. Фитосоциология и опытные питомники.— Журн. Петроградск. Агроном. ин-та, № 3—4.

Шенников А. П. 1926. Опыт количественного определения степени задернения луговых почв.— Материалы Вологодск. с.-х. опытн. станции, вып. 2.

Шенников А. П. 1939. Экспериментальное изучение взаимоотношений между растениями. Юбилейный сборник, посвящ. президенту АН СССР В. Л. Комарову. М.— Л., Изд-во АН СССР.

Шенников А. П. 1943. О фитоценологических исследованиях шляпочных грибов.— Сов. ботаника, № 2.

Шенников А. П. 1964. Введение в геоботанику. Л., Изд-во ЛГУ.

Шеталова М. В. 1972. Взаимоотношения почвенных амеб (Amoeba albida) с клубеньковыми бактериями (Rhizobium meliloti). Автореф. канд. дисс. Ташкент.

Шиврина А. Н. 1965. Биологически активные вещества высших грибов. М.— Л., «Наука».

Шингарева Е. А. 1940. Растительность и кормовые ресурсы низменных Каракумов. В сб. «Природные ресурсы Каракумов», вып. 2. М., Изд-во АН СССР.

Шмальгаузен И. И. 1958. Контроль и регуляция в эволюции.— Бюлл. МОИП, отд. биол., т. 63, вып. 5.

Шмальгаузен И. И. 1960. Основы эволюционного прогресса в свете идей кибернетики.— Пробл. кибернетики, вып. 4.
Штатнов В. И. 1952. К методике определения биологической активности почвы.— Докл. ВАСХНИЛ, вып. 6.
Штейнберг Д. М. 1935. Возможность размножения лугового мотылька в целинных степях Калмыцкой автономной ССР.— Труды по защите растений, серия 1, вып. 13.
Штина Э. А. 1959. Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение.— Бот. журн., т. XLIV, № 9.
Штина Э. А. 1960. Методы учета почвенных водорослей как составной части почвенной микрофлоры.— Почвоведение, № 5.
Штина Э. А., Голлербах М. М. 1970. Основные проблемы почвенной альгологии на современном этапе. В сб. «Микроорганизмы в сельском хозяйстве». М., Изд-во МГУ.
Шульгин И. А. 1962. Лучистая энергия и методы ее измерения в светофизиологии растений. М., Изд-во МГУ.
Шульгина О. Г. 1926. Микроорганизмы почвы и ее плодородие. М.— Л., Гос. изд-во.
Шульгина О. Г. 1927. К вопросу о микроскопическом изучении микроскопического населения почвы.— Труды Гос. ун-та опытной агрономии, отд. с.-х. микробиол., т. 2.
Щербаков А. П. 1940. Новый ультрамикрометод измерения газообмена.— Усп. соврем. биол., т. 12, вып. 1.
Эльяссен Э. 1965. Телеметрическая регистрация физиологических параметров у находящихся в полете птиц. В сб. «Биотелеметрия». М., «Мир».
Юнатов А. А. 1964. Типы и содержание геоботанических исследований, выбор пробных площадей и заложение экологических профилей. В кн. «Полевая геоботаника», т. III. М.— Л., «Наука».
Юргенсон П. Б. 1961. Учет лосей и оценка их зимней деятельности в лесах средней полосы методом весеннего учета числа дефикаций.— Труды Приокско-террасного заповедника, вып. 3.
Юргенсон П. Б. 1963. Учет зимнего пребывания лосей в лесных угодьях средней полосы. В сб. «Ресурсы фауны промысловых зверей в СССР и их учет». М., Изд-во АН СССР.
Яворский Б. М., Пинский А. А. 1969. Основы физики, т. I. М., «Наука».
Яккер М. Н. 1970. Вопросы методики и техники пульсационных измерений метеоэлементов для определения испарения в естественных условиях. Автореф. канд. дисс. Л.
Якшина А. М. 1966. К методике определения интенсивности дыхания у лесного подроста.— Бот. журн., т. LI, № 1.
Якшина А. М. 1967. Структура кроны дуба в связи с расходом органического вещества на дыхание. В кн. «Световой режим, фотосинтез и продуктивность леса». М., «Наука».
Якушев Б. И. 1941. К вопросу о роли почвенной фауны в смене растительности на суходольном лугу.— Почвоведение, № 5.
Якушев Б. И. 1971. Определение интенсивности транспирации растений при помощи электрохимического гигрометра.— Докл. АН БССР, т. 15, № 1.
Яншиевский Ю. Д. 1957. Актинометрические приборы. Л., Гидрометеоиздат.
Ярошенко П. Д. 1953. Основы учения о растительном покрове. М., Географгиз.
Ярошенко П. Д. 1961. Геоботаника, М.— Л., Изд-во АН СССР.
Ainsworth G. V., Sussman A. S. 1965. The fungi in advanced treates, v. II.
Akai T., Furuno T. 1971. Amounts of litterfall and grazing in young loblolly pine forests.— Bull. Kyoto Univ. Forests, N 42.
Alderfer R. G., Gates D. M. 1971. Energy exchange in plant canopies.— Ecology, v. 52, N 5.
Allen L. H. 1968. Turbulence and wind speed spectra within Japanese larch plantation.— Japan. J. Appl. Meteorol., v. 7, N 1.
Andersen J. 1950. Harer og Frugttrager.— Dansk. jagttidende, 67.
Andreev V. N., Galaktionova T. F., Zacharova V. I., Neustroeva A. I. 1972. Methods of estimation of seasonal changes in above phytomass of herbs. In: Tundra biome.— Proc. IV Internat. meeting on Biological Productivity of Tundra. Leningrad, Stockholm, 1971.
Assmann E. 1961. Waldertragskunde. Munchen — Bonn — Wien, BLV. Verlagsgesellschaft.
Badoux E. 1939. De l'influence de divers models et degrés d'éclaircie dans les Hetraies pures.— Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, Bd. 21, H. 1.
Badoux E. 1945. Relations entre le développment de la cime et l'croissement chez le pin sylvestre.— Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, Bd. 24, H. 3.
Balogh J. 1958. Lebensgemeinschaften der Landtiere. Budapest — Berlin.
Bartos E. 1954. Korenonozce radu Testacea. Bratislava, Vyd. Slovenskej Akad. vied.
Basic problems and techniques in range research. Washington, 1962.
Baumgartner A. 1956. Untersuchungen über den Wärme- und Wasserhaushalt eines jungen Waldes.— Ber. Dtsch. Wetterdienst., Bd. 5, N 28.
Baumgartner A. 1965. The heat water and carbon dioxide budget of plant cover: methods and measurements.— Proc. Montpellier Sympos. In: «Methodology of plant ecophysiology». Paris, UNESCO.
Baumgartner A. 1967. Energie- und Stoffhaushalt im Walde.— Wiss. Z. Techn. Univ. Dresden, Bd. 16, H. 2.
Baumgartner A. 1969. Meteorological approach to the exchange of CO_2 between the atmosphere and vegetation, particularly forest stands.— Photosynthetica, v. 3, N 2.
Biczok F. 1955. A Papakovasci-ret rizoszfera-protozoanok Vizsgalata.— Allatsoni kozlemenyok, t. XLV, N 1.
Biczok F. 1956. Contribution to the Proto-

zoa of the rhizosphere of wheat.— Acta zool. Acad. sci. hung., v. II. fasc. 1—3.
Birch H. F., Friend M. F. 1956. Humus decomposition in East African soils.— Nature, v. 178.
Bisbi G. R., Ainsworth G. C. 1943. The numbers of fungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., v. 26, N 1—2.
Bjorkman E. 1945. On the influence of light on the height growth of pine plants on pine-heath in Norrland.— Medd. Fran Statens Skogsforsoksanstalt, H. 34.
Bliss L. C. 1966. Plant productivity in alpine microenvironments on Mt. Washington, New Hampshire.— Ecol. Monogr., v. 36.
Bohus G., Babos M. 1960. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behaviour in Hungary.— Bot. Jahrb. Syst. Pflanzengesch. und Pflanzengeogr., Bd. 80, N 1.
Bonnet L., Thomas R. 1958. Une technique d'isolement des thécamoebiens (Rhizopoda testacea) du sol et ses résultats.— C. r. Acad. sci., N 21.
Bonnet L., Thomas R. 1960. Thecamoebiens du sol. Paris, Ed. Hermann.
Botkin D. B., Woodwell G. M., Tempel N. 1970. Forest productivity estimated from carbon dioxide uptake.— Ecology, v. 51, N 6.
Boysen-Jensen P. 1932. Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
Braun-Blanquet J. 1951. Stoffproduktion der Pflanzen. Jena.
Braun-Blanquet J. 1951. Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde. 2-te Aufl. Wien, Springer Verlag.
Buckuer C. H. 1967. The estimation of energy flow through the populations of birds. In: «Secondary productivity of terrestrial ecosystems». K. Petrusewiz (Ed.). Warszawa — Krakow.
Burger H. 1939a. Kronenaufbau gleichaltriger Nadelholzbeständen.— Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, Bd. 21, H. 1.
Burger H. 1939b. Baumkrone und Zuwachs in zwei hiebsreifen Fichtenbeständen.— Mitt. Schweiz. Anstalt forstl. Versuchswesen, Bd. 21, H. 1.
Bunf F. S., Tchan V. T. 1955. Estimation of protozoan populations in soils by direct microscopy.— Proc. Linnean Soc. Wales, N. S., v. 80.
Byzova Ju. B. 1967. Respiratory metabolism in some millipedes.— Rev. Ecol. Biol. Sol., v. 4, N 4.
Cernusca A. 1968. Der Einsatz automatischer Datenerfassungssysteme für klimaökologische Untersuchungen im Rahmen der Produktivitätsforschung.— Photosynthetica, v. 2, N 4.
Cernusca A. 1971. Ökophysik: Neue Wege zur quantitativen Ökologie.— Umschau, Bd. 71, H. 18.
Cernusca A., Moser W. 1969. Die automatische Registrierung produktionsanalytischer Messdaten bei Freilandversuchen auf Lochstreifen.— Photosynthetica, v. 3, N 1.
Chemical ecology. 1970. E. Sondheimer and J. B. Simeone. (Eds). London — N. Y., Acad. Press.
Chesters C. G. 1940. A method of isolating soil fungi.— Trans. Brit. Mykol. Soc., v. 24.
Chudkov N. N. [*Худяков Н. Н.*]. 1926. Über die Absorption bakterien durch den Boden und den Einfluss derselben auf mikrobiologische Bodenprozessen. Z. Bacteriol. Abt. II, Bd. 68.
Clements F., Weaver J. E. 1924. The relation of climaxes to climates. Washington, Carnegie Inst. Publ.
Clements F. E., Weaver J. E., Hanson H. C. 1929. Plant competitions Washington, Carnegie Inst.
Mc Crady M. H. 1918. Table for rapid interpretation on fermentation tube results.— Canad. Publ. Hith. J., 9.
Crow T. R. 1971. Estimation of biomass in an evenaged stand — regression and «mean tree» techniques. In: «Forest biomass Study». Orono, Univ. Maine Press.
Crunp L. M. 1950. The influence of the bacterial environment of the existment of amoebae from soil.— J. gen. Microbiol., v. IV.
Cunningham A. 1915. Studies on soil Protozoa.— J. Agric. Sci., v. VII.
Cutler D. W. 1920. A method for estimating the number of active Protozoa in the soil.— J. Agric. Sci., v. X.
Cutler D. W., Crump L. N. 1935. Problems in soil microbiology. London, Rothamsted Monogr. Agric. Sci.
Dahl F. 1968. Die Tierwelt Deutschlands, Bd. 56. Jena.
Dahlman R. C., Kucera C. L. 1965. Root productivity and turnover in native prairie.— Ecology, v. 46, N 1, 2.
Denmead O. T. 1969. Comparative micrometeorology of a wheat field and a forest of Pinus radiata.— J. agr. Meteorol., N 6.
Desjardins R. L., Sinclair T. R. 1969. Microclimate investigation. In: «Annual progress report». N. Y., Bradfield Hall. U. S. Dept. Agric.
De Witt C. T. 1960. On competition. Versl. Landbouw Onderz. Hague, v. 66, N 3.
De Witt C. T. 1964. Space relationships populations on one or more species. In: «Mechanisms in biological competition». London.
Dickscheit R., Janke A. 1969. Handbuch der microbiologischen Laboratoriumstechnik. Dresden.
Dinesman L. G. [*Динесман Л. Г.*]. 1967. Influence of vertebrates on primary production of terrestrial communities. In: «Secondary productivity of terrestrial ecosystems». Warszawa — Krakow.
Donald C. M. 1963. Competition among crop and pasture plants.— Advances Agron., v. 15.
Durbin R. D. 1961. Techniques for the observation and isolation of soil microorganisms.— Bot. Rev., v. 27, N 4.
Duvigneaud P., Denayer-DeSmit S. 1970. Biological cycling of minerals in temperate deciduous forests. In: «Analysis of temperate forest ecosystems». («Ecol. stud.»,

v. 1). Berlin — Heidelberg — N. Y.
Dylis N. [*Дылис Н. В.*]. 1971. Primary production of mixed forests. In: «Proc. Brussels Sympos. on Productivity of forest ecosystems». Paris, UNESCO.
Egnér H., Brodin G., Johannsson O. 1956. Sampling, technique and chemical examination of air and precipitation. I—IV.— Kgl. lantbrukshogsk. ann., v. 22.
Eidmann F. E. 1943. Untersuchungen über die Wurzelatmung und Transpiration unserer Hauptholzarten.—Schriftenreihe Akad. Dtsch. Forstwiss., Bd. 5.
Ellenberg H. 1950. Landwirtschaftliche Pflanzensoziologie. Bd. 1. Unkrautgemeinschaften als Zeiger für Klima und Boden. Stuttgart — Ludwigsburg.
Fellers C. R., Allison F. E. 1920. The protozoan fauna of soils of New Jersey.— Soil Sci., v. IX, N 1.
Fielder H. J., Nebe W. 1963. Über Beurteilung der Dungebedürftigkeit von Mittelgebirgsstandorten durch Bodenanalysen.— Arch. Forstwes., Bd. 12, H. 9.
Fischer R. A., Jates F. 1943. Statistical tables for biological, agricultural and medical research. 4 ed. London, Oliver and Boyl.
Fogg G. E. 1967. Some problems presented by the blue-green algae.— Microscopy, v. 30, N 11.
Foster M. 1953. Geochimica et cosmochimica.— Acta, v. 3.
Friedrich K. 1954. Untersuchungen zur Aspektfolge der hoheren Pilze.— Sydowia, Bd. 8, H. 1.
Gebezynska Z. 1969—1970. Some parameters on Microtus oeconomus energetics. In: «Energy flow through small mammal populations». K. Petrusewicz, L. Ryszkowski (Eds). Warszawa, PWN.
Geurten J. 1950. Untersuchungen über den Gaswechsel von Baumrinden.— Forstwiss. Zbl. Bd., 69.
Gisin H. 1955. Recherches sur la relation entre la faune endogée de Collemboles et les qualités agrologiques de sols viticoles.— Rev. Suisse zool., t. 62.
Golley F. B. 1961. Energy values of ecological materials.— Ecology, v. 42, N 3.
Goodey T. 1916. Observations on the cytology of Flagellates and Amoebae from old stored soil.— Proc. Zool. Soc. London, v. XXI.
Greig-Smith P. 1963. Quantitative plant ecology. London, Butterworth.
Gruia L. 1966. Sur la repartition quantitative des algues dans les sols du Massif de Bucegi.— Ann. Inst. Pasteur, t. 111, N 2.
Haas H. 1953. Pilzkunde und Pflanzensoziologie.— Z. Pilzkunde, Bd. 13.
Hansson L. 1971. Estimates of the productivity of small mammals in a South Swedish spruce plantation.— Ann. Zool. Fenn., N 8.
Heath G. W., Edwards C. A., Arnold M. K. 1964. Some methods for assesing the activity of soil animals in the breakdown of leaves.— Pedobiologia, Bd. 4, H. 1/2.
Hervey R. J., Greaves J. E. 1941. Nitrogen fuxation by A. chroococcum in the presence of soil Protozoa.— Soil Sci., v. LI, N 2.
Hino I. 1926. Summary notes on the effect of soil Protozoa upen plant growth.— Miyazaki Koto Norin gakko, v. 1.
Hofler K. 1954. Über Pilzaspekte.— Vegetatio, Bd. 5, H. 5/6.
Hofler K. 1955. Über Pilzsoziologie.— Verhandl. zool.-bot. Ges., Wien, Bd. 95.
Hofriehter G., Liehm H. D. 1968. Einfacher Kolig zur getreuter Gewinnung von Harn und Kot bei Ratten.— Z. Versuchtierkunde, Bd. 10, N 4.
Horak E. 1963. Pilzökologische Untersuchungen in der subalpinen Stufe der Ratischen Alpen.— Mitt. memores memorie, v. 39, N 1.
Hunter R. F. 1958. Hill sheep and their pasture a study of sheep grosing in S. E. Scotland.— J. Ecol., v. 50.
Hüser R. 1971. Stickstoffeinahmen von Waldökosystemen durch Niederschlage.— Z. Pflanzenernähr. und Bodenkunde, Bd. 127, H. 1.
Inoue E., Uchijima Z., Saito T., Iosbe S., Uemura K. 1969. An instrument «Assimitron» newly devised for measuring CO_2 flux in the surface air layer.— Proc. Internat. Sympos. In: «Productivity of Photosynthetic Systems», Pt 1. Třebon.
Iosbe S. 1972. A spectral analysis of turbulence in a corn canopy.— Meteorology, 13, Tokyo.
Jacobs W. B. 1957. Dictionary of microbiology. N. Y.
Jacobs M. G., Gerstein M. J. 1960. Handbook of microbiology. Princeton.
Jakimoff M. L., Zeren S. [*Якимов М. Л. Зерен С.*]. 1926. Contribution a l'étude des protozaries des sols de Russia. 2-me commun. Zbl.— Bacteriol., Abt. II, Bd. 67.
Jarvis P. G. 1964. The adaptability to light intensity of seedling of Quercus petraea. Zbl.— J. Ecol., v. 52, N 3.
Jordan P. A., Borkin D. B., Wolfe M. L. 1971. Biomass dynamics in a moose population.— Ecology, v. 52, N 1.
Kahl A. 1930—1935. Wimperstiere oder Ciliata (Infusoria). Die Tierwelt Deutschlands. Begrundet von E. Dahl. Bd. 18, 21, 25, 30. Hamburg, Jena.
Kern K.-G. 1966. Wachstum und Umweltfaktoren im Schlag- und Plenterwald.— Schriftenreiche forstl. Abt. Univ. Freiburg, Bd. 5.
Kinerson R., Fritschen L. J. 1971. Modelling a coniferous forest canopy.— Agric. Meteorol., v. 8, N 6.
Kira T., Shinozaki K., Hozumi K. 1969. Structure of forest canopies as related to their primary productivity.— Plant and Cell Physiol., v. 10, N 1.
Kirby H. 1950. Materials and methods in the study of Protozoa. Univ. California Press.
Kitazawa Y., Kimura M., Fezuka Y., Kurasawa H., Sakomoto M., Yoshina M. 1959. Plant ecology of the southern part of Osumi peninsula.— Misc. Repts Res. Inst. Nat. Resources, N 49.
Kittredge J. 1944. Estimation of the amount of foliage of trees and stands.— J. Forestry, v. 42, N 11.

Knapp R. 1954. Experimentelle Soziologie des hoherer Pflanzen. Stuttgart.
Koffman M. 1934. Die Microfauna des Bodens, ihr Verhaltnis zu anderen Mikroorganismen und ihre Rolle in den mikrobiologischen Vorgangen im Boden.— Arch. Mikrobiol., Bd. 5, H. 2.
Kopeloff N. L., Goleman D. A. 1916. A review of investigations in soil Protozoa and soil sterilisation.— Zbl. Bakteriol., Abt. II, Bd. 46.
Korsmo E. 1930. Unkrauter im Ackerbau der Neuzeit. Berlin.
Krogerus R. 1960. Ökologische Studien über nordischen Moorarthropoden.— Comment. biol., Soc. scient. fennica, Bd. XXI, N 3.
Kubiena W. K. 1938. Micropedology. Jowa, Collegiate Press, Inc.
Kufeld Roland C. 1968. Use of paint marking deer pellet groups.— J. Wildlife, Manag., v. 32, N 3.
Kuroiwa S. 1954. Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. III. Intraspecific competition and structural development of the Abies forest.— Bot. Mag. Tokyo, v. 72.
Kuroiwa S. 1968. A new calculation method for total photosynthesis of a plant community under illumination consisting of direct and diffused light. Proc. Copenhagen Sympos. In: «Functioning of terrestrial ecosystems of the primary production level».
Kuroiwa S., Monsi M. 1963. Theoretical analysis of light factor and photosynthesis in plant communities (I).— J. Agric. Meteorol., v. 18.
Lange M. 1948. The agarics of Maglemose. Study in the ecology of the agarics.— Dansk bot. arkiv., v. 13, N 1.
La Touche C. G. 1948. Slide-traps for soil fungi.— Trans. Brit. Mycol. Soc., v. 31.
Lemon E. R. 1968. The measurement of height distribution of plant community activity using the energy and momentum balance approaches.— Proc. Copenhagen Sympos. In: «Functioning of terrestrial ecosystems at the primary production level». Paris, UNESCO.
Le Febre E. A. 1964. The use of D^{180} for measuring energy metabolism in Columbia livia at rest and in flight.— Auk., v. 81.
Lepsi J. 1960. Fauna Republici Populare Romine.— Protozoa, v. 1. Rhizopoda. F. 2. Euamoebidae. Acad. R. P. R.
Lewis J. W., Rentmore G. 1968. A method for collectivity faecal samples from small mammals over a continuous period.— J. Zool., v. 156, N 4.
Lieth H. 1968. The measurement of calorific values of biological material and the determination of ecological efficiency.— Proc. Copenhagen, Sympos. In: «Functioning of terrestrial ecosystems of the primary production». Paris, UNESCO.
Longhorst W. 1957. A history of squirrel burrow Gully formation in relation to garing.— J. Range Manag., v. 10, N 4.
Lossaint P. 1959. Étude expérimental de la mobilisation du fer des sols.— Ann. agron., ser. A, N 5.
Lützke R. 1966. Vergleichende Energiumsatzmessungen im Walde und auf einer Wiese.— Arch. Forstwesen, Bd. 15, H. 6.
Lützke R. 1969. Wasserbrauch und Energieumsatz eines Kiefernbestandes and einer Wiese.— Arch. Forstwesen, Bd. 18, H. 9/10.
Madgwick H. A. I. 1964. Estimation of surface area of pine needles with special reference to Pinus resinosa.— J. Forestry, v. 62, N 9.
Madgwick H. A. 1968. Seasonal changes in biomass and annual production of an oldfield Pinus virginiana stand.— Ecology, v. 49, N 1.
Madgwick H. A. I. 1971. The accuracy and precision of estimates of the dry matter in stems, branches and foliage in an oldfield Pinus virginiana stand. In: «Forest biomass study». Orono, Univ. Meine Press.
Martell A., Calvin M. 1952. Chemistry of the metalchebate compound. N. Y., Prentice-Hall.
Martin G. H., Lewin K. R. 1914. Some notes on soil Protozoa.— Philos. Trans. Roy. Soc. London, Ser. B, v. 205.
Martin J. P. 1950. Use of acid, rose bendal and streptomycin in the plate of estimating soil fungi.— Soil Sci., v. 1.
Mautz W. W. 1971. Confinement effects on dry matter digestibility coefficiénts displayed by deer.— J. Wildlife Manag., v. 35, N 2.
McBean G. A. 1968. An investigations of turbulence within the forest.— J. appl. Meteorology, v. 7, N 3.
Meiklejohn I. 1930. The relation between the numbers of a soil bacterium and the ammonia produced by it in peptone solution, with some reference to the effect on this process of the presence of Amoebae.— Ann. Aoppl. Biol., v. 17, N 3.
Meiklejohn I. 1932. The effect of Colpidium on ammonica production by soil bacteria.— Ann. Appl. Biol., v. 19, N 4.
Methodology of plant ecophysiology. Proc. Montpellier Symp., 1965. Paris, UNESCO.
Methods for chemical analysis of fresh water. Golterman H. L., Climo R. S. (eds.). 1971.— IBP Handbook, N 8.
Meyer R. 1958. Untersuchungen über Kronengrösse und Zuwachsleisstung der Traubeneiche auf süddeutschen Standorten.— Allgem. Forst- und Jagdzeitung, Bd. 129, H. 9—11.
Miller H., Rüsch J. 1960. Zur Frage der Kohlensäureversorgung des Waldes.— Forstwiss. Zbl., Bd. 79, H. 1/2.
Miller M. W. 1961. The Pfizer Handbook of microbial metabolites. N. Y.
Miller P. C. 1969. Tests of solar radiation models in three forest canopies.— Ecology, v. 50, N 5.
Milner C. A., Hughes R. E. 1968. Methods for the measurement of the primary production of grassland.— IBP, Handbook, N 6.
Milner R. S. 1967. The estimation of energy flow through populations of large herbivorous mammals. In: «Secondary Produc-

tivity of Terrestrial Ecosystems». Warzawa — Krakow.
Mitscherlich G., Künstle E., Lang W. 1967. Ein Beitrag zur Frage der Beleuchtungsstärke im Bestande.— Allgem. Forst- und Jagdzeitung, Bd. 138, H. 10.
Mitscherlich G., Moll W., Künstle E., Maurer P. 1965—1966. Ertragskundlich-ökologische Untersuchungen im Rein- und Mischbestand.— Allgem. Forst- und Jagdzeitung, Bd. 136, H. 10—12; Bd. 137, H. 1—4.
Monsi M., Saeki T. 1953. Über den Lichtfaktor in der Pflanzengesellschaften und seine Bedeutung für die Stoffproduktion.— Japan J. Bot., 4, N 1.
Muller R. E., Durrell Z. W. 1957. Sampling tubes for soil fungi.— Phytopathology, v. 47, N 4.
Myrche A. 1968. Winter food intake in European here in experimental conditions.— Acta Pehriologyca, v. 13.
Nakajima Y., Tsujita A. 1967. The distribution of nutrients in an Akamatsu-tree.— Bull. Ehime Univ. Forest, N 5.
Naumann K. 1963. Bodenatmungsmessungen mit der Warburg-Apparatur.— Zbl. Bakteriol., Parasitenkunde, Infektionskrankh., Hyg., Abt. 2, N 5.
Neff Don J. 1968. The pellet-group count technique for big game treed, consus and distribution — a review.— J. Wildlife Manag., v. 32, N 3.
Newbould P. J. 1967, 1970. Methods for estimating the primary production of forest.— IBP Handbook, N 2. Ed. 1 (1967), ed. 2 (1970).
Niels G., Adams L., Blair R. 1956. Management of whitetailed deer and ponderosa pine.— J. Forestry, v. 54, N 4.
Nomoto N. 1964. Primary productivity of beech forest in Japan.— Japan. J. Bot., v. 18, N 3.
Nye P. H. 1961. Organic material and cycles under moist tropical forest.—Plant and Soil, v. 13, N 4.
Ogawa N., Yoda K., Kira T. 1961. A primary survey on the vegetation of Thailand. In: «Nature and life in southeast Asia», v. 1. Kyoto.
Oohata Sei-ichi, Yamakura T., Saito H., Shidei T. 1971. A study on the vertical distribution of respiratory activity of a 40-years-old stand of Chamaecyparis obtusa.— Bull. Kyoto Univ. Forest, N 42.
Oppenheimer H. R. 1962. Zur Kenntniss kritischer Wassersättigungsdefizit in Blätter und ihrer Bestimmung.— Planta, Bd. 60, H. 1.
Overgaard-Nielsen C. 1942. Studies on soil microfauna.— Natura Jutlandica, N 2.
Ovington J. D. 1962. Quantitative ecology and the woodland ecosystem. concepts. In: «Advance Ecol. Res.», v. 1, N. Y., Acad. Press.
Ovington J. D., Forrest M. G., Armstrong J. E. 1968. Tree biomass estimating. In: «Sympos. on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems». Orono, Univ. Maine Press.
Ovington J. D., Madgwick H. A. I. 1959. Distribution of organic matter and plant nutrients in a plantation of Scots pine.— Forest Sci., v. 5, N 4.
Pascher A., Lemmermann E. 1914. Die Süsswasserflora Deutschlands, Osterreichs und der Schweiz, H. I: Flagellatae. Jena.
Pasture and range research techniques, 1962. N. Y.
Petrusewjcz K., Macfadyen A. 1970. Productivity of terrestrial animals. Principles and methods.— IBP Handbook, N 13. Oxford, Edinburg, Sci. Publ.
Plant photosynthetic production. 1971. Manuel of methods. Hague.
Pringsheim E. G. 1964. Pure cultures of algae: their preparation and maintenance. N. Y.— London.
Pfeffer A. 1958. Mechanicke pusobeni vetru na strom.— Sb. vêdeckých praci Fac. lesn., Sv. 1. Praha.
Phillipson J. 1966. Ecological energetics. London, Arnold.
Pochon J., Tardieux J. 1962. Techniques d'analyse en microbiologie du sol. Paris.
Pussard M. 1967. Les protozoaires du sol.— Ann. epiphitol, t. 18, N 3.
Rafalko J. S. 1946. A modified Feulgen technique for small and diffuse chromation elements.— Stain, Technol., v. 28.
Ricker W. E. 1971. Methods for assessment of fich production in fresh waters.— IBP Handbook, N 3.
Rossi G. 1928. Die directe bacterienmikroskopische Untersuchung des Ackerbodens. Festchrift T. Steklasa.
Russell E. J. 1915. Soil Protozoa and soil bacteria.— Proc. Roy. Soc., v. 89.
Ryszkowski L. 1971. Estimation of small rodent density with the aid of coloured boit.— Ann. Zool. Fennica, v. 8.
Ryszkowski L., Gentry J. B., Smith M. H. 1971. Proposals to test the density estimation techniques for small mammals living in temperate forest. In: «Small mammals new letters». Internat. Inform. Centre of Working Group of Small Mammals, v. 5, N. 1. Warzawa.
Salle A. J. 1961. Fundamental principles of bacteriology. Laboratory manual. 5ed. N. Y.— London.
Sandon H. 1927. The composition and distribution of the Protozoan fauna of the soil. Edinburgh, London, Oliver and Boyd.
Satoo T. 1968. Primary production relations in woodlands of Pinus densiflora. In «Sympos. on Primary Productivity and Mineral Cycling in Natural Ecosystems». Orono, Univ. Meine Press.
Satoo T. 1970. A synthesis of studies by the harvest method: primary production relations in the temperature diciduous forest of Japan. In: «Analysis of temperate forest ecosystems». (Ecol. Stud., v. 1), Berlin — Heidelberg — N. Y.
Schaller F. 1951. Zur Ökologie der Collembolen des Mainzer Sandes.— Zool. Jahrb. Systematik, Bd. 79.
Schafer E. L. 1963. The twig count method for measuring hardwood deer brows.— J. Wildlife Manag., v. 27, N 3.
Schurman J. J., Goedewaagen M. A. J. 1965. Methods for the examination of root systems and root. Wageningen.

Schwoerbel J. 1970. Methods of hydrobiology (freshwater biology). Pergamon Press. London — N. Y.— Toronto.
Shirley H. L. 1945. Reproduction of upland conifers in the Lake States as affected by root competition and light.— Amer. Midland. Naturalist, v. 33.
Sing B. N. 1946. A method of estimating the numbers of soil Protozoa specially amoebae, based on their differential feeding on bacteria.— Ann. Appl. Biol., v. 33, N 1.
Singh B. N. 1950. A culture method for growing small free-living amoebae for the study their nuclear division.— Nature, v. 165.
Smolen F. 1970. Preparation of meteorological measurements in the plant communities of the BAB research site in course of the IBP. Research Project BAB (IBP). Progress Report, 1. Bratislava.
Stepanek M. 1956. Menavky a menavkovite formy bicikovcu zahradnich pud.— Univ. Carolina Biol., v. 2.
Stewert J. B., Oliver S. A. 1970. Evaporation from forests. Aspect of forest climate.— Aberystwyth. Sympos. Agric. Meteorol., 13.
Storzky G., Ryan T. M., Mortenson J. L. 1958. Apparatus for studying biochemical transformations in incubated soils.— Soil Sci. Soc. America, Proc., v. 22.
Stout J. D. 1952. Protozoa and the soil.— J. Biol. Ecol. Victoria Univ. College, v. IV, N 3.
Survey of instruments for micrometeorology. 1971.— IBP Handbook.
Sussman A. S. 1961. Biology through microbes, a laboratory guide. Univ. Michigan guro), N 169.
Welch P. S. 1948. Limnological methods. Philadelphia, Toronto.
Wilkins W. H., Ellis E. M., Harlly J. 1937. The ecology of the larger fungi. I. Constancy and frequency of fungae species in relation to certain vegetation communities particularly oak and beech.— Ann. Press.
Switzenberg D. E., Nelson Th. S., Jenkius B. C. 1955. Effect of deer browsing on quality of hardwood timber in Northern Michiuu.— Forest, Sci., v. 1.
Tadaki Y. 1970. Studies on the production structure of forest. XVII. Vertical change of specific leaf area in forest canapy.— J. Japan. Forest Soc., v. 52, N 9.
Tajchman S. 1967. Energie- und Wasserhaushalt verschiedener Pflanzenbestande bei Munchen.—Wiss. Mitt. Meteorol. Inst. Univ. Munchen, N 12.
Taylor A. R. 1971. Lichting—agent of change in forest ecosystems.— J. Forestry, v. 69, N 8.
Tchan J. T., Bant I. S. 1955. Direct microscopy for study count of soil Protozoa.— Nature, v. 174.
The measurement of grassland productivity. 1959. J. D. Ivins (Ed.). London.
Thornton R. H. 1952. The screened immersion plate.— A method of isolating soil microorganisms.— Research, v. 5.
Tivy Joy. 1957. Influence des facteurs biologiques sur l'erosion dans les southern Uroland Ecossais.— Rev. geomorphol. dynam., t. 8, N 1—2.
Tranquillini W. 1959. Die Stoffproduktion der Zirbe (Pinus cembra) an der Waldgrenze während eines Jahres.— Planta, Bd. 54.
Uchijima Z. 1970. Carbon dioxide environment and flux within a corn canopy.— Prediction and measurement of photosynthetic productivity, Wageningen.
Uchijima Z., Wright J. L. 1964. An experimental study of air flow in a corn plant-air-layer.— Bull. Nat. Agric. Sci., ser. A, II.
Varga L. 1958. Nehany adat a cukorrepa gyokerzonal aban elo protozoonokrol.— Agrokem. estalaj., v. 7, N 4.
Venkataraman G. S. 1969. The cultivation of algae. New Delhi, Indian Council Agric. Res.
Vollenweider R. A. 1969. A manual on methods for measuring primary production in aquatic environments.— IBP Handbook, N 12.
Volz P. 1951. Untersuchungen über die Mikrofauna des Waldbodens.— Zool. Jahrb., Abt. Syst., Bd. 79, H. 5/6.
Vries D. M. 1937. Methods used in scientific plant sociology and in agricultural botanical research.— Herbage Rev., N 5.
Vries D. M., de Boer Th. A. 1929. Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their application.— Herbage Abstrs, v. 29, N 1.
Waggoner P. E., Turnival G. M., Reifsnyder W. E. 1969. Simulation of the microclimate in a forest.— Forest Sci., v. 15, N 1.
Waksman S. A. 1932. Principles of soil microbiology. Baltimore.
Watanabe S., Ozeki Y. 1964. Study of fallen snow on forest trees. II. Experiment on the snow crown of the Japanese cedar.— Bull. Govt. Forest Exptl. Stat. (Me-Appl. Biol., v. 24, N 4.
Will G. M. 1957. Variation in the minerals content of Radiata pine needles with age and position in tree crown.— Commonwealth Forest. Rev., v. 38, N 17.
Witkamp M. 1960. Seasonal fluctuations of the fungus flora in mull and mor of an oak forest.— T. B. O. N. Medd., 46.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие		3
Глава I.	**Основные понятия о биогеоценозах и общее направление их изучения**	5
Глава II.	**Структурно-функциональная организация биогеоценотических систем и ее изучение**	14
Глава III.	**Изучение атмосферы как компонента биогеоценоза**	24
Глава IV.	**Изучение воды как компонента биогеоценоза**	51
Глава V.	**Изучение высшей растительности как компонента биогеоценоза**	68
Глава VI.	**Изучение водорослей как компонента биогеоценоза**	110
Глава VII.	**Изучение грибов как компонента биогеоценоза**	122
Глава VIII.	**Изучение позвоночных животных как компонента биогеоценоза**	132
Глава IX.	**Изучение беспозвоночных животных как компонента биогеоценоза**	146
Глава X.	**Изучение почвенных простейших (Protozoa) как компонента биогеоценоза**	169
Глава XI.	**Изучение микроорганизмов как компонента биогеоценоза**	183
Глава XII.	**Изучение почвы как компонента биогеоценоза**	215
Глава XIII.	**Изучение обменных процессов в биогеоценозах**	233
Глава XIV.	**Изучение тундровых биогеоценозов**	251
Глава XV.	**Изучение болотных биогеоценозов**	267
Глава XVI.	**Изучение лесных биогеоценозов**	281
Глава XVII.	**Изучение луговых биогеоценозов**	318
Глава XVIII.	**Изучение пустынных биогеоценозов**	332
Глава XIX.	**Особенности изучения пресноводных биогеоценозов**	349
Глава XX.	**Изучение агробиогеоценозов**	358
Глава XXI.	**Межбиогеоценозные связи, их механизмы и изучение**	370
Литература		375

CONTENTS

Preface		1
Chapter I.	Fundamental concepts of biogeocoenoses and general trends of their investigation	5
Chapter II.	Structural-functional organization biogeocoenotic systems and its investigation	14
Chapter III.	Investigation of atmosphere as a component of biogeocoenose	24
Chapter IV.	Investigation of water as a component of biogeocoenose	51
Chapter V.	Investigation of higher plants (vegetation) as a component of biogeocoenose	68
Chapter VI.	Investigation of soil algae as a component of biogeocoenose	110
Chapter VII.	Investigation of fungi as a component of biogeocoenose	122
Chapter VIII.	Investigation of vertebrates as a component of biogeocoenose	132
Chapter IX.	Investigation of invertabrates as a component of biogeocoenose	146
Chapter X.	Investigation of Protosoa as a component of biogeocoenose	169
Chapter XI.	Investigation of microorganisms as a component of biogeocoenose	183
Chapter XII.	Investigation of soil as a component of biogeocoenose	215
Chapter XIII.	Investigation of exchange processes in biogeocoenosis	233
Chapter XIV.	Investigation of tundra biogeocoenosis	251
Chapter XV.	Investigation of swamp biogeocoenosis	267
Chapter XVI.	Investigation of forest biogeocoenosis	281
Chapter XVII.	Investigation of grass biogeocoenosis	318
Chapter XVIII.	Investigation of desert biogeocoenosis	332
Chapter XIX.	Peculiarities of freshwater biogeocoenosis	349
Chapter XX.	Investigation of agrobiogeocoenosis	358
Chapter XXI.	Intrabiogeocoenotic relations and their	370
Literature		374

ПРОГРАММА И МЕТОДИКА
БИОГЕОЦЕНОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Утверждено к печати Научным Советом
по проблемам биогеоценологии и охраны природы

Редактор **И. А. Банникова**
Редактор издательства **В. Х. Марусич**
Художник **Г. А. Астафьева**
Художественный редактор **С. А. Литвак**
Технический редактор **С. Г. Тихомирова**

Сдано в набор 1/III 1974 г.
Подписано к печати 21/V 1974 г.
Формат 70×108¹/₁₆ Бумага типографская № 1
Усл. печ. л. 35,35 Уч.-изд. л. 37,2
Тираж 2250 Т-03653 Тип. зак. 4064

Цена 2 р. 93 к.

Издательство «Наука»
103717 ГСП, Москва, К-62, Подсосенский пер., 21

2-я типография издательства «Наука».
121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10