И. Т. Кищенко

ЛЕСОВЕДЕНИЕ

УЧЕБНОЕ ПОСОБИЕ ДЛЯ СПО

Рекомендовано Учебно-методическим отделом среднего профессионального образования в качестве учебного пособия для студентов образовательных учреждений среднего профессионального образования

Книга доступна в электронной библиотечной системе biblio-online.ru

Москва ■ Юрайт ■ 2018

Автор:

Кищенко Иван Тарасович — доктор биологических наук, почетный работник высшей школы Российской Федерации, заслуженный деятель науки Республики Карелия, профессор, член-корреспондент Российской академии естествознания, профессор кафедры ботаники и физиологии растений Института биологии, экологии и агротехнологий Петрозаводского государственного университета.

Рецензенты:

Ананьев В. А. — кандидат сельскохозяйственных наук, доцент, ведущий научный сотрудник Института леса Карельского научного центра Российской академии наук;

Воронова Т. Γ . — кандидат биологических наук, доцент Петрозаводского государственного университета.

Кищенко, И. Т.

К46

Лесоведение: учеб. пособие для СПО / И. Т. Кищенко. — М.: Издательство Юрайт, 2018. — 392 с. — (Серия: Профессиональное образование).

ISBN 978-5-534-08143-5

Пособие раскрывает основные понятия, цели и задачи лесоведения — науки о жизни леса. Обобщен значительный материал, отражающий как классические положения, так и современные научные достижения в области биогеоценологии, лесоведения, лесоводства, геоботаники, почвоведения, зоологии и микробиологии. Приводится краткая история развития лесоведения, освещаются этапы становления, важнейшие достижения и роль этой науки в решении теоретических вопросов и практических задач лесного хозяйства. Дается общее понятие о лесе. Рассматривается компонентный состав лесных биогеоценозов. Описывается роль лесов в преобразовании среды. Обсуждаются вопросы возобновления и формирования леса. Описывается состояние лесов мира и России. Приводятся классификации лесной растительности и типов леса.

В пособии обсуждается биосферная роль и хозяйственное значение лесных биогеоценозов, а также основные мероприятия по их охране и защите, увеличению продуктивности и усилению защитных функций.

Содержание учебника соответствует актуальным требованиям Федерального государственного образовательного стандарта среднего профессионального образования и профессиональным требованиям.

Для студентов образовательных учреждений среднего профессионального образования по специальностям «Экология», «Биология», «Лесное дело», «Ландшафтная архитектура» и «География», а также преподавателей и широкого круга научных работников.

УДК 630*181.351(075.32) ББК 43.4я723



Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.

"
Правовую поддержку издательства обеспечивает юридическая компания «Дельфи».

[©] Кищенко И. Т., 2018

[©] ООО «Издательство Юрайт», 2018

Оглавление

Предисловие	8
Глава 1. Краткая история становления лесоведения и лесно экологии	
экологии 1.1. История лесной науки	
1.1. история лесной науки 1.2. Становление лесной экологии	
1.2. Становление леснои экологии Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
Глава 2. Понятие о лесе и лесном биогеоценозе	
2.1. Определение понятия «лес»	
2.1.1. Характерные черты лесных деревьев	
2.1.2. Возрастные этапы в жизни древостоя	
2.1.3. Дифференциация деревьев в лесу	
2.2. Лесной биогеоценоз	
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
Глава З. Лесной экотоп	
3.1. Климатоп	
3.1.1. Состав атмосферного воздуха	
3.1.2. Солнечная радиация	
3.1.3. Температурный режим воздуха	
3.1.4. Влажность воздуха	
3.1.5. Атмосферные осадки	
3.1.6. Молнии	
3.1.7. Движение воздушных масс	
3.2. Эдафотоп	
3.2.1. Основные почвенные характеристики	
3.2.2. Почва и живые организмы	
3.3. Гидротоп	
3.4. Рельеф	
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
Глава 4. Лесной биоценоз	72
4.1. Фитоценоз	
4.1.1. Органическое вещество лесных фитоценозов	
4.1.2. Основные физиологические процессы растений	

4.1.3. Взаимоотношения между растениями в лесном фитоценозе	84
4.1.4. Взаимоотношения фитоценоза с другими компонентами	
лесного биогеоценоза	
4.2. Зооценоз	
4.2.1. Наземные животные	
4.2.2. Почвенные животные	103
4.3. Микробоценоз	108
4.3.1. Биогеоценотическая роль почвенных микроорганизмов	110
4.3.2. Взаимоотношения микроорганизмов с растениями и животными	114
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
Глава 5. Структурно-функциональная организация лесного	
биоценоза	
5.1. Функциональная организация лесного биоценоза	
5.2. Структурная организация лесного биоценоза	
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	150
Глава 6. Классификация и характеристика лесной	
растительности	151
6.1. Классификация лесов	151
6.2. Классификация лесных биогеоценозов	155
6.3. Леса мира	161
6.3.1. Краткая история развития лесной растительности	163
6.3.2. Леса России	
Вопросы для повторения и самоподготовки	176
Темы рефератов и докладов	178
Глава 7. Вещественно-энергетический обмен в лесных	
биогеоценозах	179
7.1. Общие закономерности круговорота веществ и энергии в лесах	
7.2. Особенности круговорота веществ в таежных лесах	
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	193
Глава 8. Динамика лесных биогеоценозов	194
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	201
Глава 9. Возобновление лесообразующих видов	202
9.1. Семенное возобновление	
9.2. Вегетативное возобновление	210
9.3. Сравнительная характеристика вегетативного и семенного возобновления леса	215
возооновления леса	
Темы рефератов и докладов	
Глава 10. Формирование лесных фитоценозов	
10.1. Формирование чистых и смешанных древостоев	
20.2. 2 Spinispopuliste incidia in cinciliantidia apedoctoed	<u>-</u>

10.2. Формирование простых и сложных древостоев	222
10.3. Возрастные изменения древостоев	222
Вопросы для повторения и самоподготовки	227
Темы рефератов и докладов	227
Глава 11. Преобразование среды лесным биогеоценозом	228
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
Глава 12. Негативное влияние экологических факторов	000
на лесные экосистемы	
12.1. Абиотические факторы	
12.1.1. Нарушения водного режима	
12.1.2. Экстремальные температуры	
12.1.3. Движение воздуха	
12.1.4. Лесные пожары	246
12.2. Биотические факторы	
12.2.1. Болезни леса	
12.2.2. Насекомые-вредители	257
12.2.3. Позвоночные фитофаги	263
12.3. Антропогенные факторы	265
12.3.1. Вырубка леса	265
12.3.2. Химическое загрязнение среды	271
12.3.3. Лесная рекреация	275
12.3.4. Выпас скота	278
12.3.5. Повышение продуктивности лесных фитоценозов	279
12.4. Устойчивость древостоев к факторам среды	
12.5. Служба охраны лесных экосистем и их мониторинг	
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
Глава 13. Причины обеднения растительного мира	200
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
* · · ·	, _
Глава 14. Пути сохранения видового разнообразия	
растительного мира	
14.1. Рациональное использование ресурсов дикорастущих растений	
14.2. Красная книга растений	
14.3. Особо охраняемые природные территории	
14.4. Сохранение биоразнообразия и генофонда лесных биоценозов	
14.4.1. Сохранение биоразнообразия	
14.4.2. Сохранение генетического фонда древесных растений	
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	332
Глава 15. Пути устойчивого развития лесного хозяйства	. 333
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	

Глава 16. Значение лесных биогеоценозов в биосфере	
и народном хозяйстве	337
16.1. Значение лесных экосистем в народном хозяйстве	338
16.2. Биосферные функции леса	339
Вопросы для повторения и самоподготовки	
Темы рефератов и докладов	
Глава 17. Правовые аспекты охраны растительности	347
17.1. Охрана растительных объектов	347
17.2. Эколого-правовая ответственность за нарушение	
природоохранительного законодательства	349
Вопросы для повторения и самоподготовки	350
Темы рефератов и докладов	351
Глава 18. Достижения и перспективы развития лесной науки	352
Рекомендуемая литература и интернет-ресурсы	355
Глоссарий	
Список важнейших понятий, упомянутых в тексте	375
Список русских и латинских названий растений, упомянутых	
в тексте	384
Список русских и латинских названий животных, упомянутых	
в тексте	388
Список латинских названий микроорганизмов, упомянутых	
в тексте	390
Новые издания по смежным дисциплинам	392

Светлой памяти моих родителей — Тараса Ивановича и Татьяны Ивановны посвящается

Предисловие

Берегите эти земли, эти воды, Даже малую былиночку любя. Берегите всех зверей внутри природы. Убивайте лишь зверей внутри себя.

Е. Евтушенко

Лес — это сложнейший природный комплекс, образованный древостоем и множеством организмов вместе с почвами, поверхностными водами и прилежащим слоем атмосферы. Лес представляет собой природную систему, состоящую из взаимодействующих и взаимосвязанных компонентов, которая характеризуется динамическим равновесием, устойчивостью и авторегуляцией, высокой способностью к восстановлению, особым балансом энергии и веществ, динамичностью процессов с тенденциями к их стабильности, географической обусловленностью.

Из всех типов растительности леса планеты занимают самую большую площадь, выполняя многообразные биосферные функции: климатозащитную, почвозащитную, водоохранную и мн. др. Леса поддерживают и биологическое разнообразие биосферы, обеспечивая существование специфических видов растений, животных, грибов и микроорганизмов. В то же время леса играют огромную роль и в хозяйственной деятельности человека, являясь источником древесины и не древесных ресурсов (лекарственных растений, промысловых животных и т. д.).

Между тем в результате хозяйственной деятельности человека состояние лесов постоянно ухудшается, а занятые ими площади быстро сокращаются. Так, ежегодно тропические леса вырубаются на 11—12 млн га, таежные — на 2—3 млн га. Экологические последствия вырубки лесов, как правило, имеют негативный характер. В огромном количестве ведется заготовка и не древесной продукции леса, в результате чего популяции многих видов лекарственных и пищевых видов растений оказались подорванными. «Красные книги» многих регионов Земли продолжают пополняться новыми видами лесных растений и животных.

Для наиболее полного и всестороннего использования полезных свойств леса необходимо знать его природу. Такие важнейшие задачи лесного хозяйства, как рациональное использование лесов, их восстановление, улучшение состава, повышение продуктивности, охрана и защита, могут быть успешно решены также только на основе знания природы леса.

Лесоведение — это комплексная наука, рассматривающая вопросы биологии и экологии леса в целом и составляющих его компонентов, его географию, закономерности в процессах возобновления и формирования леса, изменения характера леса в пространстве и во времени. Значение лесоведения постоянно растет в связи с усиливающимися нарушениями в биосфере и необходимостью охраны окружающей среды. Лесоведение базируется на достижениях целого ряда наук: ботаники, физиологии растений, почвоведения, климатологии, дендрологии, энтомологии, фитопатологии, зоологии, математической статистики, лесной таксации, физики, химии. В настоящее время лесоведение становится биолого-экологической наукой о лесе.

Лесная экология рассматривает все аспекты жизни лесов. Усиливающееся антропогенное загрязнение атмосферы все чаще приводит к массовым заболеваниям и даже гибели лесных растений и животных. Реальную угрозу для лесных экосистем представляют также адвентивные виды растений и животных, нередко вытесняющие аборигенные виды и тем самым изменяющие состав, строение и динамику сообществ. Поэтому изучение экологии лесных экосистем становится все более необходимым.

Результаты изучения лесных экосистем позволят научно обосновать необходимые меры для охраны, защиты и рационального использования лесных богатств, обеспечение их воспроизводства и улучшения окружающей среды. Знание функционирования природных экосистем особенно важно в таежных лесах, занимающих большую часть лесопокрытой площади и играющих исключительно важную роль в экономике России. В проведении таких исследований в первую очередь нуждаются леса на северо-западе страны, которые интенсивно эксплуатировались в последние полвека.

Цель настоящей работы — дать представление о лесе как о совокупности компонентов живой и неживой природы, ознакомить с основными понятиями лесной экологии, а также с теоретическим и практическим значением результатов исследований в этих областях.

В результате изучения дисциплины обучающийся должен освоить: *трудовые действия*

• владения навыками самостоятельной работы, подготовки презентаций, рефератов, составления библиографических списков;

необходимые умения

- определять структуру и строение древостоев, возрастные этапы и типы леса, устанавливать экологические особенности лесных фитоценозов, их биосферную значимость;
- рекомендовать мероприятия по повышению продуктивности древостоев и охране лесных ресурсов;
- давать биосферную и хозяйственную оценку разных лесных фитоценозов;

• характеризовать особенности состава, строения и функционирования лесных экосистем, рекомендовать методы по их охране;

необходимые знания

- строения и структуры лесных фитоценозов, особенностей их возобновления, формирования, лесной типологии, мер по охране лесных ресурсов, биосферного и хозяйственного значения лесов;
- экологических условий лесных экосистем, компонентов лесного биоценоза, их структурно-функциональной организации, сущности вещественно-энергетического обмена и динамику данных экосистем, значения наземных экосистем в биосфере и народном хозяйстве, нарушений в лесных биогеоценозах и пути повышения их продуктивности.

Предлагаемое вниманию учебное пособие «Лесоведение» подготовлено с учетом требований Федерального государственного образовательного стандарта среднего профессионального образования.

Обсуждаемые результаты исследований, а также рисунки и таблицы, помещенные в учебном пособии, являются частью оригинальными, а частью — заимствованы из учебной и научной литературы, список которой приводится в конце учебника.

Для дисциплин «Лесоведение» и «Лесная биогеоценология» созданы дистанционные обучающе-контролирующие программы, которые можно приобрести в Петрозаводском государственном университете.

Глава 1 КРАТКАЯ ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ ЛЕСОВЕДЕНИЯ И ЛЕСНОЙ ЭКОЛОГИИ

1.1. История лесной науки

В жизни русского народа лес всегда играл огромную роль. Дома и крепостные стены сооружались из стволовой древесины. Издавна на Руси было развито смолокурение, углежжение и дегтекурение. Для сельскохозяйственного освоения территории леса вырубались на огромных пространствах.

Первые попытки охраны леса на государственном уровне были предприняты еще в XI в. при Ярославе Мудром, когда поджог и порубка лесов стали строго наказываться. В XIV—XVI вв. начали соблюдать щадящий режим рубок в среднерусских лесах, имевших большое стратегическое значение (Тульские засеки) и сыгравших огромную роль в обороне страны от набегов татар. В целях предотвращения наводнений рубка прибрежных лесов уже тогда была запрещена.

В Соборном уложении царя Алексея Михайловича (1649 г.) собственность на леса была оформлена юридически. Их разделили на вотчинные, поместные, общинные, казенные, монастырские и засечные леса.

С конца XVII в. потребность в древесине стала быстро возрастать в связи с появлением чугунолитейных заводов на Урале. В это же время начинается активная торговля лесом, смолой и поташом с зарубежными странами через Архангельск.

В начале XVIII в. Петр I заложил верфь в устье Северной Двины для постройки кораблей. Возросшие потребности в высококачественной древесине и смоле привели к массовым выборочным рубкам. За годы своего правления Петр I издал более 200 указов, регламентирующих лесопользование. Были описаны леса вдоль рек и разработана инструкция по их управлению, составлены первые планы казенных лесов, создано лесное управление, выполнявшее контрольные функции.

Первоначально выборочные рубки носили приисковый характер, т. е. выбирали лучшие деревья. Горнорудная промышленность, работавшая на древесном угле, требовала огромного количества древесины. Поэтому расширение на Урале горнозаводской промышленности сопровождалось усилением эксплуатации лесов. Вырубка лесов вызы-

вала необходимость их восстановления, создавая предпосылки для возникновения науки о лесе.

В 1732 г. вышел указ о ведении хозяйства в корабельных лесах. Адмиралтейств-коллегии поручалось охранять необходимые для строительства кораблей древостои и осуществлять лесовосстановление (путем посева). Так, на Карельском перешейке была заложена Линдуловская лиственничная роща, сохранившаяся до нашего времени. Сосну сибирскую и некоторые другие виды деревьев стали культивировались на Севере и, в частности, на Соловецких островах.

Созданная Петром I Академия наук начала заниматься, кроме всего прочего, также изучением и растительности, в том числе лесной. Начало этому положил М. В. Ломоносов (1711—1765), уделявший большое внимание проблеме сбережения лесов путем их рационального использования. Кроме того, он первым начал изучать такие важные вопросы, как воздушное питание растений, почвенное плодородие, роль различных растений в образовании гумуса, влияние леса на почву и др.

Известный русский ботаник во время своих изысканий подробно описал границы леса и распространение различных древесных видов на Камчатке.

В конце XVIII в. Академия наук снарядила несколько экспедиций, во главе с П. С. Палласом, И. И. Лепехиным, В. Ф. Зуевым, И. П. Фальком, П. И. Рычковым, С. П. Крашенинниковым на Урал, в Сибирь и на Камчатку. Благодаря этому был собран богатый фактический материал, характеризующий особенности лесной растительности этих регионов.

В конце 70-х гг. XVIII в., в Трудах Вольного Экономического общества было опубликовано сочинение «О рублении, поправлении и заведении лесов» А. Т. Болотова (1738—1833), который считается основоположником отечественного лесоводства. К числу патриархов русского лесоводства следует отнести и академика А. А. Нартова, в работах которого обсуждались вопросы, касающиеся биологии леса, отношения древесных видов к почве, взаимоотношений растений между собой и др.

В 1767 г. вышла работа первого члена-корреспондента Петербургской Академии наук П. И. Рычкова «О сбережении и размножении лесов». В ней был затронут большой круг вопросов, касающихся значения леса, описания древесных видов, качества древесины. Им же были даны рекомендации по рациональному использованию древесины, разведению леса, уходу за ним.

В 1785 г. был составлен проект «Устава о лесах», согласно которому все леса России были разделены на три полосы (северную, среднюю и полуденную); в каждой из них предусматривалось проведение определенных хозяйственных мероприятий.

В 1798 г. вышла в свет «Краткая Российская дендрология или общие правила о российских лесах, в пользу любителей лесоводства изданные». В этой книге в частности приводились рекомендации по разведению в России иноземных видов древесных растений, т. е. были затронуты вопросы интродукции лесных растений.

В 1798 г. по указу Павла I был создан Лесной департамент для управления работой лесных специалистов. В 1802 г. был принят Устав о лесах для более четкой организации управления лесами. Согласно Уставу ширина лесосек сплошной рубки была ограничена 20 саженями (около 40 м) и было указано число оставляемых семенников.

Важным этапом в становлении русского лесоводства было открытие в 1803 г. Царскосельского практического лесного училища, которое вскоре преобразовалось в Санкт-Петербургский лесной институт (ныне Лесотехническая академия). Несколько позже открылась Петровская земледельческая и лесная академия (ныне Московская сельскохозяйственная академия имени К. А. Тимирязева).

В первой половине XIX в. начали издаваться учебники и наставления по лесоводству. Наиболее значительные из них принадлежат перу Е. Ф. Зябловского (Начальные основания лесоводства, 1804 г.), П. Г. Дивова (Краткое руководство к сбережению и поправлению лесов в Российском государстве, 1809 г.), П. А. Перелыгина (Начертание правил лесоводства, 1831 г.) и А. А. Длатовского (Курс лесовозобновления и лесоразведения. Санкт-Петербург, 1843).

В 1832 г. было образовано Общество для поощрения лесного хозяйства, которое стало выпускать «Лесной журнал», издающийся и поныне.

В 1839 г. император Николай I утвердил положение о корпусе лесничих и лесное хозяйство страны было перестроено на военный лад.

Появляется и первый перевод на русский язык иностранного учебника по лесоводству, написанный немецким профессором Г. Коттом «Основания лесоводства». В 1844—1845 гг. были опубликованы четыре тома первого в России «Лесного словаря».

В середине XIX в. выходят труды русского лесовода В. Е. Граффа (1819—1867), доказавшего возможность лесоразведения в трудных условиях открытой степи. На юге России приступили к полезащитным посадкам леса помещики В. В. Ломиковский, В. П. Скаржинский, М. М. Кирьяков, Ф. Х. Майер и др.

В 1850 г. вышел в свет фундаментальный труд русского лесовода А. Р. Варгаса де Бедемара (1816—1902) «Исследование запаса и прироста лесонасаждений С.-Петербургской губернии с 1843 по 1848 год».

В этот же период времени значительный вклад в развитие лесной науки внесли и русские ботаники (С. И. Коржинский, Г. И. Танфильев, А. Я. Гордягин, П. Н. Крылов и С. Я. Медведев), а также представителей смежных отраслей биологии: почвоведения, метеорологии, зоологии и др. (В. В. Докучаев, П. А. Костычев, К. А. Тимирязев и др.).

Патриархом русского лесоводства считается Александр Ефимович Теплоухов (1811—1885). Занимаясь в основном вопросами лесоустройства, он написал «Наставление по лесному хозяйству для лесничих», обосновал необходимость разведения и выделения защитных лесов, изучал смены пород.

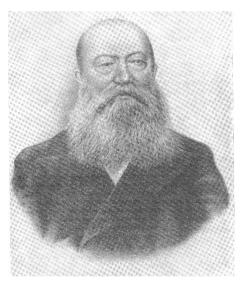
С 1865 г. стал выходить журнал «Сельское хозяйство и лесоводство», просуществовавший до 1918 г. В 1882 г. Лесной институт начал изда-

вать «Научные труды», также сыгравшие положительную роль в развитии отечественного научного лесоводства.

В 1871 г. в Петербурге образовалось Лесное общество. Начали созываться Всероссийские съезды лесовладельцев, сыгравшие положительную роль в развитии отечественного лесоводства. Лесным обществом был опубликован лесохозяйственный статистический атлас России и ряд других изданий.

В 1888 г. вышло Положение о сбережении лесов, были выделены защитные леса: водоохранные, горные и др. В 1892 г. был организован Международный союз лесных исследовательских организаций (International Union of Forest Research Organizations, IUFRO).

Профессор А. Ф. Рудзкий (1838—1901) опубликовал ряд учебных и практических пособий и руководств по лесному хозяйству и лесоводству, в которых уделял большое внимание биологии отдельных древесных видов и их взаимоотношению с внешней средой. Такие крупнейшие лесоводы, как профессора В. Я. Добровлянский (1864—1910) и М. К. Турский (1840—1899) внесли значительный вклад в лесоустройство и подготовку квалифицированных кадров для лесного хозяйства (рис. 1.1). В конце XIX в. Ф. К. Арнольд опубликовал фундаментальный труд «Русский лес».



Puc. 1.1. **Профессор М. К. Турский (1840—1899)**

В начале XX в. талантливые русские таксаторы и лесничие начинают изучать состав и строение девственных лесов Севера. К их числу относятся Н. А. Граков (Архангельская губерния), И. А. Кищенко (Олонецкая губерния) и др. Благодаря самоотверженной работе этих лесоводовэнтузиастов появляются научные сведения о строении лесов Севера, их таксационные характеристики, строятся первые классификации типов лесов.

В средней полосе России лесничие все большее внимание начинают уделять лесовосставновлению. Так, в Нижегородской области до сих пор прекрасно сохранились многочисленные посадки сосны обыкновенной, осуществленные лесничим И. В. Соловьевым.

«Отец русского лесоводства» Георгий Федорович Морозов (1867—1920) (рис. 1.2), развивая идеи В. В. Докучаева о взаимозависимости и взаимообусловленности между всеми природными компонентами, опубликовал капитальный труд «Учение о лесе» (1912 г.).



Puc. 1.2. Профессор Г. Ф. Морозов (1867—1920 гг.)

Профессор Н. С. Нестеров (1860—1926) — автор нескольких учебников и монографий по лесоводству — изучал водный и тепловой режимы леса, а также другие вопросы, связанные с его жизнью.

Профессор В. Д. Огиевский (1861—1921) посвятил всю свою жизнь изучению вопросов лесовосстановления как естественным, так и искусственным путем.

Профессор М. Е. Ткаченко (1878—1950) работал в области лесной таксации, лесной типологии, организации лесного хозяйства, изучал способы рубок, гидрологическую роль леса,

В XX в. большой вклад в развитие лесной науки России внесли такие талантливые ученые, как Н. В. Третьяков, А. В. Тюрин, И. С. Мелехов, Н. Е. Декатов, А. В. Побединский, Т. И. Кищенко и др.

Лесоведение как наука о лесе оформилось в начале XX в. в недрах лесоводства. Основоположником лесоведения по праву считается профессор Г. Ф. Морозов. Характеризуя содержание лесоведения и лесоводства, Г. В. Морозов отмечал: «Лесоводство состоит из двух отделов: из учения о лесе, с одной стороны, и учения о преобразовании этого леса, пользования им без истощения его, или собственно лесоводства, с другой; первое учение знакомит нас с природой леса, второе — с мето-

дами его видоизменения и т. д.; первое знакомит нас с сущим, второе с должным 1 .

Ткаченко считал, что понятие «лесоведение» нельзя ограничивать первой частью лесоводства. По его мнению, лесоведение «представляет собою целую энциклопедию, образующуюся из материалов нескольких лесохозяйственных дисциплин и ряда общих наук, на которые опирается лесоводство». Оно включает дендрологию и физиологию древесных пород, лесную метеорологию и почвоведение, фитопатологию и энтомологию. Следуя этой концепции, в настоящее время сюда следовало бы добавить лесную генетику, биохимию лесных растений, лесную пирологию, лесное ресурсоведение и др.

В настоящее время лесоведение изучает вопросы биологии и экологии леса, географические аспекты леса, изучает закономерности в процессах возобновления и формирования леса, изменения характера леса в пространстве и во времени. Предметом лесоведения становится природа не только девственных, но и сильно нарушенных лесов.

Лесоведение не только развивает определенные направления общей биологии, но имеет важное значение для лесоводственной практики, т. к. позволяет, по словам Г. Ф. Морозова, превратить «законы жизни леса в принципы доброго хозяйства». Лесоведение — ключ к лесоводству которое разрабатывает методы повышения продуктивности леса и пути его улучшения, способы рубок в целях не только использования, но возобновления и улучшения леса. Для успешного решения этих задач совершенно необходимо знание законов жизни леса, которые изучает лесоведение.

1.2. Становление лесной экологии

Идея о взаимообусловленности и взаимосвязи всех явлений природы привела к созданию в России учения о биогеоценозе, а за рубежом — к появлению учения об экосистеме. Основные положения учения об экосистеме изложены в фундаментальных работах А. Тенсли [61], П. Дювиньо и М. Танга [16], Ю. Одума [34] и др. Например, Р. Уиттекер [54] дает следующее определение понятия «экосистема»: «Сообщество и его среда, рассматриваемые совместно как функциональная система, образующая единое целое и характеризуемая присущим ей потоком энергии и круговоротом веществ, называется экосистемой».

Согласно основоположникам этого учения, экосистемы могут быть самых разных размеров и объемов. Например, экосистемой является поваленное в лесу дерево (микроэкосистема), участок соснового леса (мезоэкосистема), лесная растительность планеты (макроэкосистема) и, наконец, вся биосфера (глобальная экосистема).

Понятия «экосистема» и «биогеоценоз» хотя и близки, но не тождественны. Любой биогеоценоз является экосистемой, но не любая

¹ *Морозов Г. Ф.* Учение о лесе. СПб., 1913. С. 564.

экосистема является биогеоценозом. Биогеоценоз всегда имеет определенные границы, которые на суше определяются площадью, занятой фитоценозом. Экосистема — безранговое понятие, приложимое и к крохотному объекту (гниющий лист), и к явлениям планетарного масштаба (биосфера). Любой тип растительности, в том числе и лесная растительность состоит из отдельных сообществ — экосистем, которые получили название «биогеоценоз».

Оформлению биогеоценологии в отдельную науку предшествовали многочисленные исследования в области геоботаники, фитоценологии, лесоведения, почвоведения, географии. В основе этой науки лежит идея о взаимосвязи и взаимообусловленности всех природных явлений. Еще в XIX в. К. Мебиус установил, что в природе существуют особые группировки тесно связанных организмов, которые он назвал биоценозами.

Огромное значение взаимосвязей между живыми организмами и средой обитания в своих работах отмечал и известный ученый-почвовед В. В. Докучаев (1846—1903). Он призывал переходить от изучения отдельных природных явлений к их комплексному исследованию.

Профессор Г. Ф. Морозов своими исследованиями доказывал, что лес является сложным сообществом, образованным не только деревьями и другими видами растений, но и животными. Этот выдающийся лесовод установил, что в лесном сообществе все эти организмы взаимодействуют не только друг с другом, но также и с почвой и атмосферой. В результате этого взаимодействия создается особая лесная среда, оказывающая влияние на жизнедеятельность всех ее обитателях.

Профессор Г. Н. Высоцкий (1865—1940), сочетавший в одном лице лесовода, ботаника, почвоведа, климатолога и гидролога, изучал природные явления не раздельно, а во всех взаимосвязях. Он установил, что лес, испытывая на себе влияние среды, сам способен существенным образом влиять на нее.

Ученик В. В. Докучаева ботаник и почвовед А. Я. Гордягин (1865—1932) в своих работах подчеркивал связь растительности с почвами, их взаимное влияние. Он развил учение о сменах растительности и влиянии деятельности человека на состав, строение и динамику фитоценозов.

Профессор И. К. Пачоский (1864—1942) — талантливый ученый, внесший существенный вклад в фитоценологию — науку о растительных сообществах, в своих работах убедительно доказал, что состав и строение фитоценозов определяются условиями их произрастания.

Профессор В. В. Алехин (1882—1946), один из основоположников отечественной геоботаники, занимался в основном вопросами морфологии фитоценозов. В результате его исследований было установлено, что характер развития растительных группировок обусловливается особенностями размножения растений, их взаимоотношениями, воздействием на среду и экологическими условиями.

Профессор Л. Г. Раменский (1884—1953), один из корифеев фитоценологии, основной задачей этой науки считал выяснение зависимости растительного покрова от условий произрастания. Эту зависимость, как

он показал, можно представить в виде системы координат. Раменский впервые высказал мысль об экологической индивидуальности видов растений и развил учение о непрерывности растительного покрова. Большое внимание в своих исследованиях он уделял изучению влияния отдельных почвенных факторов на состав и строение фитоценозов. Раменским разработаны геоботанические методы, позволяющие быстро и точно охарактеризовать особенности растительного сообщества. Результаты его исследований внесли существенный вклад в развитие представлений о структурной и функциональной организации фитоценозов.

Основоположником лесной биогеоценологии (экологии) по праву считается выдающийся ученый академик Вдадимир Николаевич Сукачев (1880—1967) (рис. 1.3). Окончив Лесной институт, он на протяжении всей своей жизни оставался преданным делу изучения лесов нашей страны. В становлении научных взглядов Сукачева огромную роль сыграл его учитель Г. Ф. Морозов, а также работы В. И. Вернадского [6], посвященные проблеме взаимодействия различных природных явлений в планетарном масштабе.



Puc. 1.3. **Академик В. Н. Сукачев (1880—1967)**

Разрабатывая общую теорию фитоценологии и методику фитоценологических исследований, Сукачев в 1940-х гг. пришел к представлению о биогеоценозе — взаимообусловленном природном комплексе живых и косных компонентов, связанных между собой обменом веществ и энергии. В этом комплексе фитоценоз является одним из важнейших компонентов. Так было положено начало новой дисциплине — биогеоценологии. Основная идея Сукачева заключалась в том, что растения, животные, грибы, бактерии, почва и другие природные явления являются составляющими элементами сложных биокосных открытых

систем, испытывающих воздействия внешних по отношению к ним факторов. Сукачев дал биогеоценозу развернутое определение, обратив особое внимание на обмен веществ и энергии между всеми его компонентами, который он назвал биогеоценотическим процессом. По Сукачеву, биогеоценозы в совокупности образуют биогеоценотический покров Земли, соответствующий «пленке жизни» Вернадского.

Сукачев [51] отмечал, что наряду со свойством непрерывности (континуума) растительному покрову присуще и свойство дискретности, проявляющееся в способности к формированию качественно различных, относительно самостоятельных и пространственно обособленных элементарных биокосных систем — биогеоценозов.. Сукачев установил тот факт, что именно биогеоценоз является элементарной единицей биосферы. Сукачев собрал и обобщил обширный материал о распределении лесной растительности по территории России в зависимости от климатических и почвенных условий. Им были получены ценные данные и о влиянии растительности на климат и почву. Сукачев установил факторы, влияющие на функционирование лесных биогеоценозов, и предложил классификацию типов леса. Особое внимание в своих исследованиях он уделял динамике лесных биогеоценозов, для которой разработал подробную классификацию.

Сукачев объездил с экспедициями все растительные зоны нашей страны, уделяя особое внимание организации постоянных лесобиологических стационаров. Капитальный труд ученого «Основы лесной типологии и биогеоценологии» (1972 г.) не утратил своего научного значения до сих пор, являясь неоценимым вкладом в развитие лесной науки.

Биогеоценотические представления о природе леса в дальнейшем были успешно продолжены целым рядом талантливых исследователей: В. Б. Сочавой, Н. В. Дылисом, Б. Б. Полыновым, А. А. Григорьевым, Л. С. Бергом, И. С. Мелеховым, Т. А. Работновым, А. А. Молчановым, Н. И. Базилевичем, Л. Е. Родиным, С. В. Зонном, Ю. П. Бялловичем, А. И. Уткиным, Е. М Лавренко, Л. П. Рысиным, Б. М. Миркиным, В. С. Ипатовым, Б. Н. Нориным и др.

Общенаучное значение лесоведения и лесной экологии возрастает в связи с необходимостью познания природы леса в свете современных проблем, связанных с функционированием биосферы и охраной окружающей среды.

В нашей стране имеются десятки высших лесных учебных заведений, в которых готовятся квалифицированные кадры лесоводов, лесничих и научных работников. Научно-исследовательские институты леса, где разрабатываются важнейшие направления отечественного лесоводства, организованы во всех научных центрах Российской академии наук, расположенных в лесных регионах страны. Вопросы лесоведения освещаются в различных лесных и биологических журналах: «Лесоведение», «Лесной журнал», «Лесное хозяйство», «Ботанический журнал», «Экология», «Растительность России».

Вопросы для повторения и самоподготовки

- 1. В каком государстве около 4 тыс. лет назад был принят первый известный нам закон об охране лесов и введении должности лесничего?
- 2. Как назывались леса, выделенные в XV в. и сыгравшие существенную роль в сохранении лесной растительности и защите нашей Родины от набегов кочевников?
 - 3. При каком царе были устроены главные засеки Тульские?
- 4. Какими были наказания в средние века за охоту или рубку в «государевых засеках»?
- 5. Какой русский император особо ярко выразил государственную заинтересованность в сохранении лесов?
- 6. Запрещал ли Петр I под угрозой строгой расправы рубить леса даже самим помещикам на их земле без позволения лесного смотрителя?
- 7. В каком веке в Российской империи было создано Лесное министерство (Вальдмейстерство)?
- 8. Какой русский царь был инициатором создания заповедных лесов, лесных водоохранных зон и искусственного лесоразведения?
- 9. При каком русском государе началась безудержная рубка лесов в России?
 - 10. Где в России впервые началось полезащитное лесоразведение?
- 11. Какие выдающиеся русские ученые внесли огромный вклад в дело охраны растительности в Российской империи?
- 12. Когда в России начали создаваться очень быстрыми темпами заповедники и ботанические памятники?
- 13. Кто является основоположником русского лесоводства, автором знаменитого труда «Учение о лесе»?
- 14. Как звали русского ученого основоположника лесной биогеоценологии?
- 15. Как называется наука об особых группировках живых и косных природных компонентов, взаимодействующих друг с другом и образующих сложные комплексы?
- 16. Когда в нашей стране в отношении заповедников возобладало превратное мнение о том, что последние должны давать что-нибудь практически полезное?
 - 17. Когда в России было закрыто почти 100 заповедников?
- 18. Каковы причины негативных изменений в деле охраны растительности нашей Родины в постсоветский период?
- 19. К каким последствиям привело равнодушие центральной власти России к нуждам охраны природы?
- 20. Каким образом разрушение промышленного производства способствовало в России оздоровлению природной среды в постсоветский период?

Темы рефератов и докладов

- 1. Отношение людей к природе в первобытном обществе.и первые усилия людей в деле защиты растительности.
 - 2. Этапы природоохранительных мероприятий в России.
- 3. Выдающиеся ученые России, внесшие огромный вклад в дело восстановления, охран и защиты лесов (персоналия по выбору).

Глава 2 ПОНЯТИЕ О ЛЕСЕ И ЛЕСНОМ БИОГЕОЦЕНОЗЕ

2.1. Определение понятия «лес»

Знаменитый лесовод, профессор Г. Ф. Морозов следующим образом сформулировал определение «лес»: «...Лес не есть простая совокупность древесных растений, а есть ассоциация, сообщество древесных пород, т. е. такое множество, в котором растения проявляют не только индивидуальную жизнь, но и общественную, обнаруживая друг на друга разнообразные влияния и порождая социальные явления, которые изолированно растущим деревьям не знакомы и не свойственны» [31, с. 23]. Другой известный исследователь леса М. Е. Ткаченко понимает под лесом «Своеобразный элемент географического ландшафта в виде большой совокупности деревьев, в своем развитии биологически вза-имосвязанных и влияющих на окружающую среду на более или менее обширном земельном пространстве» [53, с. 15].

В современный ГОСТ (18486—87) вошло следующее определение леса: «Лес — элемент географического ландшафта, состоящий из совокупности древесных, кустарниковых, травянистых растений, животных и микроорганизмов, в своем развитии биологически взаимосвязанных, влияющих друг на друга и на внешнюю среду».

В Лесной энциклопедии (М., 1985—1986) лес определяется как один из основных типов растительности, состоящий из совокупности древесных, кустарниковых, травянистых и других растений (мхов, лишайников), включающий животных и микроорганизмов, биологически взаимосвязанных в своем развитии и влияющих друг на друга и на внешнюю среду.

Таким образом, главной отличительной особенностью типа лесной растительности является доминирование (по массе и степени влияния на среду) деревьев. Между всеми компонентами леса возникают различные взаимосвязи и совершаются процессы обмена веществ и энергии. Поэтому лес можно рассматривать как сложную экосистему, занимающую определенную территорию и состоящую не только из деревьев, но и других компонентов растительного, животного и другого происхождения, биологически связанных со средой и взаимным влиянием друг на друга. Экосистемный подход к лесу определяет его как саморегулирующуюся систему, включающую в себя виды всех Царств: Растений (обязательно наличие древостоя), Животных, Грибов и Дробянок, а также занятую ими среду.

Леса планеты подразделяют на естественные и искусственно созданные. Первые возникают исключительно под влиянием сил природа, а в образовании вторых принимает участие и человек.

Природно-зональное и провинциальное подразделение лесов дает возможность характеризовать лесную растительность с географических позиций. Зональное распределение лесов по меридиану свидетельствует о влиянии климата на состав и строение лесов. Примером такого зонального подразделения являются зоны хвойных лесов, смешанных лесов и др. Наличие провинций внутри природных зон делает необходимым подразделение растительных зон на *подзоны*. Так, например, таежная зона включает следующие подзоны: северную, среднюю и южную. Внутри каждой подзоны выделяются массивы лесов, в которых преобладает тот или иной вид лесообразующего вида. Так возникает понятие «*растительная формация*» (сосновые леса, еловые леса, березовые леса и т. д.).

Каждая формация состоит из отдельных, но схожих по строению и структуре лесных массивов. *Лесной массив* — это территория с древесной и иной лесной растительностью, заметно обособленная от соседней естественными границами, например, окруженная нелесными территориями, водоемами, горными хребтами и т. п. Лесные массивы отличаются по составу, строению, возрасту, происхождению и продуктивности древостоев.

Лесной массив как пространственное явление имеет всегда внешнюю и внутреннюю части. Внешнюю часть называю лесной опушкой. Опушки защищают лесную обстановку внутренней части лесного массива. Опушечная зона измеряется обычно общей шириной 15—20 м, начиная от границы с открытыми территориями. Роль опушки возрастает в тех регионах, где бывают сильные ветра и суховеи. В этих условиях в опушечную зону включается более широкая полоса приграничного леса до 50 или даже 100 м. По своему внешнему виду опушечные деревья весьма схожи с открыто растущими.

Внутри массива могут появляться более или менее крупные открытые безлесные участки в результате пожаров или сплошных рубок. По их периферии находятся так называемые *стены леса*, открытые для прямого воздействия солнечной радиации и движения воздуха. В отличие от настоящих опушечных деревьев они гораздо менее устойчивы ко всем факторам среды и потому часто начинают болеть и даже погибают.

В лесу нередко встречаются **поляны** — безлесные участки, размеры которых несколько больше высоты окружающих их деревьев. *Прогалины* — открытые участки среди древостоя, ширина которых меньше высоты древостоя. *Окно полога* — эта прогалина, диаметр которой не превышает 1/4 высоты древостоя. Прогалины и окна образуются в результате естественной гибели и выпадения старых деревьев, а также после выборочных рубок. Возникновение окон и прогалин улучшает световой режим под пологом леса, что благоприятно сказывается на естественном возобновлении.

Лесной массив не однороден. Он состоит из отдельных лесных участков, характеризующихся общностью состава и строения. Такие участки получили название насаждений. Согласно определению ГОСТа (18486—87), насаждение представляет собой «участок леса, однородный по древесной, кустарниковой растительности и живому напочвенному покрову». В лесоведении (и биологии) используют и понятие «древостой», которое нередко отождествляют с понятием «насаждение». Однако понятие «древостой» более узкое. По вышеупомянутому ГОСТу под «*древостоем*» следует понимать «совокупность деревьев, являющихся основным компонентом насаждения». Таким образом, понятие «насаждение» шире, так как в него включается также живой напочвенный покров. Термин «насаждение» хотя и вошел в практику, но не может быть признан вполне удачным, так как вызывает ассоциацию с искусственно посаженным лесом. Поэтому наряду с термином «насаждение» в научной литературе используют также термины «лесной фитоценоз» и «лесной биогеоценоз». Под первым понимается насаждение, а под вторым — все живые и неживые компоненты лесной экосистемы. Φ итоценоз (от греч. ϕ от — растение и когу — общий) совокупность растительных организмов разных видов, продуцирующих первичную биомассу биогеоценоза.

2.1.1. Характерные черты лесных деревьев

Итак, лес, как природное единство, представляет собой сложную систему, которую необходимо рассматривать на разных уровнях (организм, популяция, сообщество), в нескольких измерениях (в пространстве и во времени), представлять не только в статике, но и в динамике. Главное объединяющее звено в этой системе — древостой, являющийся эдификатором лесного сообщества. Эдификаторы (от лат. aedificator — строитель) — растения, играющие основную роль в формировании биоценотической среды. Эдификаторная роль растений связана с их продуктивностью и химическим составом продуцируемой биомассы. Древостой органично связан с окружающей средой, от нее зависит и на нее оказывает влияние. Лесная растительность по сравнению с другими типами обладает рядом специфических особенностей.

Лесные сообщества продуцируют и запасают наибольшее количество органического вещества, в максимальной степени влияя на газовый состав атмосферы. Например, средняя ежегодная продуктивность тропических дождевых лесов достигает 30 т/га органического вещества, а смешанных лесов умеренного пояса — 10 т/га. Благодаря большой продолжительности жизни деревьев фитомасса лесов в десятки раз превышает аналогичный показатель сообществ других типов растительности.

Важным свойством леса является его динамичность. Все компоненты леса претерпевают изменения как в пространстве, так и времени. Кроме того, для леса характерна значительная дифференциация деревьев в связи с конкуренцией за факторы среды. Лес представляет собой единство постоянно взаимодействующих между собой растений, животных и микроорганизмов, почвы и атмосферы.

Все особенности состава и строения леса определяется не только экологическими факторами времени его существования, но и условиями среды минувших лет и даже веков. Поэтому лес, образовавшийся на месте гари, существенным образом отличается от леса, сформировавшегося после сплошной рубки. Ледниковый период, оказавший огромное влияние на расселение растений, наложил отпечаток и на современный облик лесов. Таким образом, лес следует рассматривать как явление историческое.

В современную эпоху формирование и изменение лесной растительности тесно связано с антропогенными факторами. Влияние человека на лес может быть как отрицательным (лесные пожары, вырубки и пр.), так и положительным (возобновление леса, интродукция растений и др.).

По своему внешнему облику деревья, растущие в лесу и на свободе, существенно различаются. Дерево, выросшее в лесу, имеет более прямой ствол, бо́льшую высоту, но меньший диаметр по сравнению с деревьями, растущими на свободе. Их толщина от комля к вершине уменьшается постепенно (малосбежистые стволы), а не столь быстро, как у деревьев открытых мест (сильносбежистые стволы). Крона дерева, растущего в лесу, отличается небольшой шириной и высоко поднята над землей (рис. 2.1).



Рис. 2.1. Морфологические отличия деревьев, выросших в лесу и на открытом месте [32]

Крона дерева, растущего на свободе, значительно шире и располагается почти до земли. Подобные различия между деревьями (одного вида и возраста) возникают в связи с особенностями светового и ветрового режимов. В лесу деревья находятся близко, затеняя друг друга, в безветрии. Поэтому они усиленно тянутся вверх, к солнцу, образуя

более высокие стволы. Их кроны оказываются высоко поднятыми из-за быстрого отмирания хвои и листьев в нижней ее части. Процесс усыхания нижних ветвей у лесных деревьев называется естественным очищением ствола от сучьев. Деревья, растущие на свободе, испытывают воздействие сильных ветров, для противостояния которым они формируют устойчивый, низкий и сбежистый ствол.

Таким образом, характерной особенностью леса является уменьшение освещенности под его пологом, безветрие, сглаженная суточная амплитуда температуры и влажности воздуха и пр. Так многочисленная совокупность деревьев приводит к созданию своей особой среды — фитосреды.

2.1.2. Возрастные этапы в жизни древостоя

Существование любого лесного биогеоценоза зависит от степени развития и состояния его основного компонента — древостоя, характеристики которого постоянно меняются в связи с возрастными изменениями составляющих его поколений деревьев. Под возрастными этапами в жизни леса подразумевают возрастные этапы в жизни поколений, формирующих в конечном итоге древостой. Жизнь каждого поколения деревьев условно можно разделить на три этапа:

- 1) появление всходов и формирование древесных растений до смыкания их крон;
- 2) взаимодействие между деревьями и образование лесного сообщества;
 - 3) старение и отмирание деревьев.

I этап. В семенной год появляются многочисленные всходы — новое поколение лесных деревьев. Они почти не влияют друг на друга и на занимаемую ими среду. Начинается острая конкуренция за свет, воду и минеральные вещества между всходами, с одной стороны, и мхами, лишайниками и кустарничками (в лесу) и травянистыми растениями (на вырубке или гари), с другой. На этом этапе молодые растения сильно страдают от болезней и насекомых-вредителей. На открытых участках основная часть всходов гибнет из-за таких неблагоприятных явлений, как солнцепек, заморозки, сильный ветер и др. Выживают растения с лучшей наследственностью и (или) попавшие в наиболее благоприятные микроусловия. Отмирают же растения с худшей наследственностью и (или) попавшие в неблагоприятные условия среды.

II этап. В этот период начинается внутривидовая конкуренция между деревьями за свет, элементы почвенного питания и влагу. Кроны молодых деревьев смыкаются, и они начинают играть эдификаторную роль, оказывая тем самым влияние на другие виды растений, животных и микроорганизмы. Особи подроста, отстающие в росте вследствие неблагоприятных условий, погибают. Деревья, отмершие в результате естественного изреживания, составляют *отпад* (ГОСТ 18486-87).

Отпад лесных деревьев является следствием проигранной конкурентной борьбы, а также болезней и нападения насекомых-вредителей.

Смертность в естественном лесу огромна. На протяжении жизни древесных растений, начиная со стадии сомкнутого молодняка до наступления момента их естественной старости, в процессе борьбы за существование отмирает более 99 % деревьев. Наибольшая интенсивность отпада (около 80 % от общего числа стволов), например, в сосновом лесу приходится на первые 30—40 лет. Период сравнительно интенсивного отпада в таежной зоне длится примерно до 60 лет.

У разных древесных пород, в различных географических условиях периоды наиболее обостренной конкуренции несколько отличаются. Так, на юге ареала деревья «взрослеют» раньше, чем на севере. В дальнейшем, по мере естественного изреживания, конкуренция между деревьями заметно слабеет. На месте отпавших деревьев появляются прогалины, в которых появляются новые поколения деревьев. При этом растения старших возрастов зачастую очень сильно угнетают более молодые особи, перехватывая у них свет, почвенную влагу и минеральные вещества.

III этап. В высоком возрасте гибель деревьев, хотя и менее интенсивно, продолжается. Причины этого кроются не во внешних условиях, а в естественном старении организмов. При этом условия предшествующей жизни деревьев в значительной степени отражаются на продолжительности их жизни. В лучших климатических и почвенных условиях деревья растут быстрее, и потому внутривидовая конкуренция наступает раньше и протекает интенсивнее, чем в менее благоприятных условиях.

2.1.3. Дифференциация деревьев в лесу

Различия в размерах деревьев разных видов и (или) разного возраста вполне понятны. Однако деревья одного и того же вида и одного возраста могут резко отличаться: одни более развиты, имеют лучший рост, другие отстали в росте и выглядят слабыми. Это явление получило название «дифференциация деревьев». Его причины кроются как в генетических различиях особей, так и в особенностях среды, в которую они попали (микрорельеф, характер живого и мертвого напочвенного покрова, освещенность, почвенные условия). Поэтому одни деревья отличаются максимальной высотой и размерами кроны, а другие, не выдержав конкуренцию, начинают отмирать. Возникающие при этом различия в положении деревьев в пологе леса немецкий лесовод Э. Ф. Г. Крафт (1888 г.) предложил характеризовать пятью классами роста и развития (рис. 2.2). Следует иметь в виду, что данная классификация Крафта применима только в отношении деревьев одного вида и возраста, выросших в условиях леса.

В соответствии с этой классификацией основными признаками для отнесения дерева к той или другой группе служат степень развития кроны, сравнительная высота дерева и его положение среди соседних деревьев. Степень развития кроны характеризуют такими показателями, как протяженность, диаметр, густота. Каждый класс роста и развития характеризуется следующими особенностями.

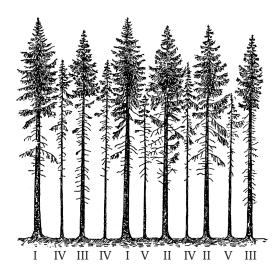


Рис. 2.2. Распределение деревьев в еловом лесу по классам роста и развития Крафта [3]:

I — прегосподствующие, II — господствующие, III — средние, IV — угнетенные, V — отмирающие

- 1. І класс *прегосподствующие* исключительно развитые деревья, имеющие мощную крону, высокие и толстые стволы. Их число в древостое обычно не превышает 10 % (до 20 % запаса).
- 2. II класс *господствующие* деревья с относительно хорошо развитыми кронами, примерно такой же высоты, что и деревья I класса. Их число в древостое составляет 20—40 % (40—60 % по запасу).
- 3. III класс *средние* умеренно развитые деревья, кроны которых близки по форме к деревьям II класса, но слабее развиты, несколько сужены, с частично усыхающими по краям ветвями. Их число составляет около 20—30 % (15—30 % по запасу).
- 4. IV класс *угнетенные* заглушенные, ослабленные в росте деревья, кроны которых сжаты со всех сторон. Их число в среднем достигает 30 % (не более 10 % запаса). Деревья этого класса разделяются на подклассы: IVа деревья, кроны которых занимают свободные просветы в общем лесном пологе; IVб деревья, кроны которых находятся под общим лесным пологом, вследствие чего нижняя часть кроны, находясь в тени, отмерла.
- 5. V класс *отмирающие* деревья, целиком находящиеся под пологом. Они разделяются на подклассы: Va деревья с еще живой кроной; Vб деревья с почти целиком отмершей кроной.

Отнесение того или иного дерева к определенному классу роста и развития не означает того, что оно будет оставаться в этом классе всю жизнь. Деревья IV класса в результате ослабления жизнедеятельности постепенно переходят в разряд V класса. Под угнетающим воздействием деревьев I и II классов деревья III класса могут перейти в категорию IV класса и т. д. Однако происходит и противоположное явление — переход деревьев из низшего класса в высший. В природе

такой переход наблюдается значительно реже. Хозяйственные мероприятия могут усиливать этот процесс. Например, *рубки ухода* улучшают световые условия и ослабляют конкуренцию за питательные вещества остающихся на корню деревьев III класса, которые поэтому переходят во II класс (а далее и в I класс).

Следует иметь в виду, что дифференциация лесных деревьев проявляется не только в их надземной, но и в подземной части. Деревья с хорошо развитыми кронами обычно имеют и хорошо развитые корневые системы.

Особенности дифференциации деревьев в лесу чрезвычайно многообразны. В разновозрастном смешанном лесу она выражена иначе, чем в чистом одновозрастном, в молодом протекает несколько по-другому, чем в зрелом и т. д. Процесс дифференциации деревьев идет быстрее в загущенном древостое, нежели в редком. Дифференциация ярче выражена у пород светолюбивых и быстрорастущих, на плодородных и оптимально увлажненных почвах. На сухих или переувлажненных бедных почвах, в суровом климате, дифференциация деревьев замедляется, так как их рост здесь идет крайне медленно.

Положение деревьев в пологе леса отражается и на анатомическом строении, а значит, и на качестве древесины (рис. 2.3).

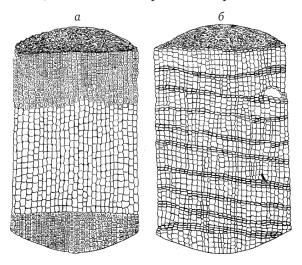


Рис. 2.3. Ширина годичных колец и соотношение ранней и поздней древесины сосны обыкновенной [30]:

а — сосняк черничный: б — сосняк багульниковый

Одним из важнейших показателей, характеризующих технические свойства древесины, является процент участия поздней древесины в формировании годичного кольца. Величина данного показателя в сосняке брусничном не зависит от положения дерева в пологе леса (30—32 %), в сосняке черничном у господствующих деревьев (38 %) она на 6—9 % меньше, чем у остальной части древостоя, в сосняке багульниково-сфагновом она, наоборот, больше у угнетенных деревьев на 9—10 % (табл. 2.1).

Анатомическое строение годичного кольца ствола Pinus sylvestris в разных типах леса

	,			1							
	N-	лрахеид, мкм оболочек ширина	хиндеоп		7,0	6,0	4,3		9,9	5,0	4,4
			ранних		2,6	2,4	2,1		2,4	2,2	2,2
		хеид, мкм	хиндеоп		28	27	24		32	27	30
		-ьqт ьниqиш	ранних		39	37	36		42	33	44
	IV—V		ндеоп вкод оп % ,паниэ		27	35	33		32	40	42
		ж трахеид, х	число рядо шт. ранни		26	35	21		51	29	29
		тэодидп йг	мм ЬэДиэлрнр		1,26	1,14	99'0		1,91	0,87	1,05
		трахеид, мкм	хиндеоп		7,3	6,4	4,7 (7,1	9,9	5,0
		оролочек ширина	ранних		2,6	2,8	2,4 4		2,7	3,0	2,6
a		хеид, мкм	хиндеоп		29	37	26		27	31	24
рост	III—II	-ьqт ьниqиш	ранних		41	27	37		48	40	59
Класс роста			ндеоп япод оп % ,іаннэ		30	27	27		31	30	30
		л трахеид, х	число рядо шт. ранни	ı	48	48	38	r.	57	48	39
		тэодидп йг	мм Бэдиэльнь	1975 r.	1,76	1,76	0,98	1976 г.	2,13	2,04	1,52
		трахеид, мкм оболочек ширина	хиндеоп		7,5	9,9	4,7 (7,2	6,6	4,9
			ранних		2,7	2,6	2,6		2,8	2,7	2,8
		жеид, мкм	хиндеоп		27	30	28		30	29	28
			ранних		40	41	40		48	46	50
			доля поздн оп % ,паниэ		27	35	27		38	40	28
	сло рядов трахеид,		число рядо шт. ранни		53	53	48		99	54	43
			тэодидп иг	мм ра диальнь	1	1,88	1,93	1,18		2,22	2,04
Тип леса				Сосняк брусничный	С. черничный	С. багульниково-сфаг- новый		С. брусничный	С. черничный	С. багульниково-сфаг- новый	

Примечание. С. — сосняк.

Средняя ширина (по радиусу) ранних трахеид у господствующих деревьев в сосняке черничном и сосняке багульниково-сфагновом (44—48 мкм) на 12—26 % больше, чем у остальной части древостоя. В сосняке брусничном положение дерева не отражается на величине данного показателя (41—45 мкм). Средняя ширина поздних трахеид не зависит от положения дерева в пологе леса и колеблется в пределах величины показателя точности опыта. Ширина оболочки трахеид зависит от степени угнетенности дерева. У деревьев І—ІІІ классов роста она практически одинакова. Ширина оболочек ранних трахеид этой категории деревьев по сравнению с угнетенными деревьями в сосняке брусничном больше на 12 %, в сосняке черничном — на 22 %, в сосняке багульниково-сфагновом — на 23 %. Различия в ширине оболочек поздних трахеид несколько меньше — 6—18 %.

Таким образом, как правило, у крупных деревьев сосны трахеиды крупнее и с более толстыми стенками, чем у деревьев мелких.

2.2. Лесной биогеоценоз

Впервые понятие «биогеоценоз» было введено академиком В. Н. Сукачевым [51] (см. параграф 1.2). Из определения этого термина следует, что каждый биогеоценоз занимает вполне определенную площадь. Его компонентами являются разнообразные природные элементы, которые особым образом взаимодействуют друг с другом и с окружающей средой через обмен веществом и энергией.

Лесом называется совокупность древесных (деревья доминируют) и травянистых растений, животных и микроорганизмов, в своем развитии взаимосвязанных, влияющих друг на друга и внешнюю среду. В лесу создаются свой особый климат (фитоклимат) и свои особые почвенно-гидрологические условия, которые обусловливают характерное строение и флористический состав лесных фитоценозов. Учитывая специфическую природу леса, Сукачев [51, с. 24] дает следующее определение его элементарной единицы: «Под **лесным биогеоценозом** мы будем понимать всякий участок леса, однородный на известном протяжении по составу, структуре и свойствам слагающих его компонентов и по взаимоотношениям между ними, т. е. однородный по растительному покрову, по населяющим его животному миру и миру микроорганизмов, по поверхностной горной породе и по гидрологическим, микроклиматическим (атмосферным) и почвенным условиям и по взаимодействиям между ними и по типу обмена веществом и энергией между его компонентами и другими явлениями природы». Исходя из этого определения, объектами исследований лесной биогеоценологии является состав, структура, функционирование и динамика всех компонентов леса, характер взаимодействия лесных организмов друг с другом и средой обитания, а также возникающие при этом круговороты веществ и потоки энергии.

Для биогеоценоза характерно то, что составляющие его природные явления не являются статичными, а находятся в постоянном изменении, как в пространстве, так и во времени. Компоненты биогеоценоза представляют собой не простую механическую совокупность, а сложную систему взаимодействующих элементов. При этом особенности каждого компонента формируются и видоизменяются в соответствии со структурно-функциональной организацией всего биогеоценоза. Поэтому главными задачами биогеоценотических исследований является выяснение свойств компонентов леса, закономерностей их функционирования и динамики в различных типах лесных биогеоценозов.

Биогеоценоз является **биокосной** системой, состоящей из экотопа (абиотические условия) и биоценоза (все виды организмов) (рис. 2.4).

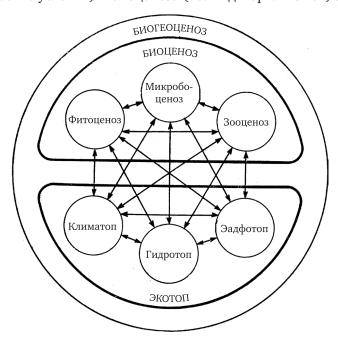


Рис. 2.4. Структура биогеоценоза и схема взаимодействия его компонентов [51]

Биоценоз включает: 1) фитоценоз (растения); 2) зооценоз (животные); 3) микробоценоз (бактерии, простейшие, микроскопические водоросли и грибы). Следует иметь в виду, что в том или ином биоценозе присутствует только какая-то часть популяции вида — ценопопуляция (см. параграф 5.1).

Биотоп — это относительно однородное по абиотическим факторам среды пространство, занятое одним биоценозом. Лесной **экотоп** включает: 1) климатоп; 3) эдафотоп; 2) гидротоп. Климатоп представлен разнообразными атмосферными явлениями (газовым составом приземного слоя воздуха, его влажностью и температурой, солнечной радиацией, осадками и др.), эдафотоп — почвой и материнской гор-

ной породой, а гидротоп — озерно-речной сетью и грунтовыми водами. Кроме того, составной частью любого биогеоценоза являются условия рельефа, в которых он формируется. В настоящее время лесные биогеоценозы все более подвергаются антропогенному воздействию. Все компоненты биогеоценоза, непрерывно взаимодействуя, оказывают определенное влияние друг на друга, создавая особую среду обитания. В связи с тем, что условия экотопа, которые являются внешними по отношению к биоценозу факторами, определенным образом изменяются под влиянием биоценоза, вместо термина «экотоп» нередко используют понятие «биотоп».

Между тем существуют такие факторы природы, которые, воздействуя на биогеоценоз, не испытывают с его стороны ответного влияния. К ним относятся космические (магнитное поле Земли, ионизирующее излучение), атмосферные (осадки, солнечная радиация, движение воздуха и др.), геоморфогенные (извержения вулканов, землетрясения, оползни и др.), биогенные (занос организмов и их зачатков из других биогеоценозов и др.) и антропогенные (вырубка древостоев, лесоосушение и др.) факторы. Сюда же следует отнести и орографические условия (высоту над уровнем моря, крутизну и экспозицию склона), оказывающие косвенное влияние на биогеоценоз через изменение атмосферных и почвенно-грунтовых условий.

Совокупность биогеоценозов Земли образует ее биогеоценотический покров, или биосферу. При этом каждый биогеоценоз является элементарной ячейкой биосферы, учение о которой разработал выдающийся русский ученый В. И. Вернадский [6]. По его представлению биосфера — это своеобразная оболочка Земли, включающая всю совокупность живых организмов и ту часть вещества планеты, которая находится с ними в постоянном взаимодействии. В биосфере происходит глобальный процесс аккумуляции и трансформации энергии в результате разнообразных физиологических, физических и химических процессов, идущих во всех биогеоценозах планеты. При взаимодействии компонентов любого биогеоценоза осуществляется биогенный круговорот веществ и энергии. Энергетическим источником этих круговоротов является солнечная радиация. Зеленые растения лишь аккумулируют и трансформируют ее. Животные, грибы и микроорганизмы также участвуют в превращениях вещества и энергии, используя органическое вещество, созданное растениями. Таким образом, условия биотопа являются первичным материалом всякого биогеоценоза, а все его живое население играет роль трансформатора и главного движителя потоков веществ и энергии. Наиболее значимыми результатами этих процессов для биосферы является формирование фитомассы, подстилки, почвы и илов.

Разнообразие биогеоценозов на нашей планете огромно. Они формируются и на суше, и в воде. Различают тундровые, лесные, болотные, луговые, степные, пустынные, пресноводные и морские биогеоценозы.

Границы биогеоценозов суши в горизонтальном направлении определяются границами их фитоценозов, а в вертикальном направлении — высотой надземной части и глубиной проникновения подземных органов растений. Объясняется это тем, что растительность всегда играет главную роль в энергетическом обмене, и любые изменения отражаются на состоянии всех других компонентов биогеоценоза.

Совокупность биогеоценозов, относящихся к одной форме мезорельефа, образует экологическую систему более высокого ранга — урочище. В свою очередь урочища, сходные между собой по главнейшим экологическим характеристикам, формируют ландшафт. Под ландшафтом понимается территориально отграниченная экосистема с одинаковыми сочетаниями форм рельефа и четвертичных отложений, обусловливающих формирование определенных гидрологических и почвенных условий, видовой состав флоры и фауны.

Понятие «биогеоценоз» вполне приложимо и в отношении искусственных сообществ (поля, сеяные луга, лесные культуры и др.), которые называют *агробиогеоценозами*. Здесь проводятся разнообразные мероприятия, направленные на создание более благоприятных условий для выращиваемых растений (известкование, внесение удобрений, борьба с насекомыми-вредителями и болезнями и т. п.).

Лесные биогеоценозы отличает от биогеоценозов других типов растительности ряд особенностей.

- 1. Максимальное отчуждение вещества и энергии из текущих круговоротов в виде запасов живой и мертвой фитомассы.
- 2. Многократное преобладание запасов надземной части фитоценоза над подземной.
 - 3. Формирование ярко выраженной фитосреды.
 - 4. Особый баланс вещества и энергии.
 - 5. Многообразие взаимосвязей организмов и среды.
- 6. Динамическое равновесие и устойчивость всех компонентов системы.
- 7. Высокая способность к саморегуляции и восстановлению всех своих компонентов.
- 8. Динамичность процессов с тенденциями к максимальной стабильности системы.
 - 9. Географическая обусловленность.

В лесном биогеоценозе при взаимодействии всех его участников прослеживаются две противоположные тенденции. С одной стороны, взаимодействие составляющих его элементов стремится нарушить сложившиеся связи между компонентами. С другой стороны, способность к саморегуляции противостоит этим изменениям и приводит биогеоценоз в состояние относительной стабильности.

Лесная биогеоценология изучает взаимоотношения растений, животных и микроорганизмов друг с другом и средой обитания, а также взаимодействие лесных биогеоценозов между собой и с биогеоценозами других типов растительности. В связи с этим число эко-

логических факторов, которые необходимо учитывать при проведении биогеоценологических исследований, весьма велико. Все они делятся на три типа: абиотические, биотические и антропогенные.

Абиотический тип включает климатические, эдафические и орографические факторы. Климатические факторы — это солнечная радиация, температура и влажность воздуха, атмосферные осадки и движение воздуха; эдафические (почвенные) факторы — механический и химический состав, температура, влажность и кислотность почвы, материнская горная порода; орографические факторы — высота над уровнем моря, крутизна и экспозиция склона; гидрологические факторы — поверхностные и грунтовые воды.

К *биотическому* типу факторов относятся разнообразные влияния, оказываемые растениями, животными и микроорганизмами.

Антропогенный тип факторов представляет собой либо непосредственное влияние человека в процессе хозяйственной деятельности (рубки леса, сбор плодов дикорастущих лесных растений, выпас скота и др.), либо опосредованное влияние через изменение условий среды (выбросы техногенных загрязнителей, внесение удобрений и др.).

Разнообразие в сочетаниях различных экологических факторов приводит к многообразию лесов на планете. Между тем особенности леса определяются не только экологической обстановкой, в которой он находится в настоящее время. Современный облик лесов во многом связан с прошлыми геологическими эпохами. Так, в результате многократных оледенений формировались особые формы рельефа и типы почв, что естественно отразилось и на растительности последующих эпох. Современный период существования биосферы характеризуется резким усилением роли антропогенного фактора в формировании лесной растительности.

Вопросы для повторения и самоподготовки

- 1. Из каких двух частей состоит лесной биогеоценоз?
- 2. Из каких компонентов состоит лесной биоценоз?
- 3. Из каких компонентов состоит лесной биотоп?
- 4. Как называется совокупность всех живых организмов в биогеоценозе?
- 5. Как называется совокупность всех условий среды в биогеоценозе?
- 6. Чем определяется граница биогеоценоза суши в горизонтальном направлении?
- 7. Как называется совокупность биогеоценозов, расположенных на одной форме мезорельефа и образующих экологическую систему более высокого ранга?
- 8. Как называется совокупность урочищ, сходных между собой по главнейшим экологическим характеристикам?

- 9. Какими особенностями отличаются лесные биогеценозы от других типов?
 - 10. Какие факторы включает климатоп?
 - 11. Какие факторы включает эдафотоп?
 - 12. Какие факторы включает гидротоп?
- 13. Правильно ли утверждение, что любой биогеоценоз является экосистемой, но не любая экосистема является биогеоценозом?

Темы рефератов и докладов

- 1. Понятие «лес». Характерные черты лесных деревьев.
- 2. Возрастные этапы в жизни древостоя.
- 3. Дифференциация деревьев в лесу.
- 4. Понятие «биогеоценоз».
- 5. Отличительные особенности лесных биогеоценозов.

Глава 3 ЛЕСНОЙ ЭКОТОП

Косная часть лесного биогеоценоза — экотоп — представлена климатопом, эдафотопом и гидротопом.

3.1. Климатоп

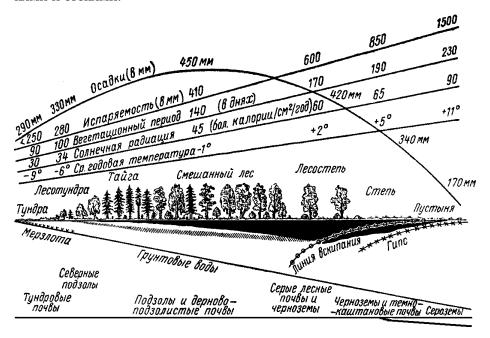
Под климатопом понимается совокупность разнообразных атмосферных явлений: температуры и влажности воздуха, солнечной радиации, осадков, движения воздуха и др. В состав лесных биогеоценозов входит самая нижняя часть атмосферы (в пределах высоты древостоя). Своими материальными и энергетическими ресурсами она участвует в круговоротах веществ и энергии, оказывая тем самым влияние на все компоненты лесных биогеоценозов. Под воздействием составляющих атмосферы идет выветривание горных материнских пород и почвообразование, формируется состав растительного и животного мира.

Атмосферные факторы организуют функционирование всех элементов биогеоценоза, формируя климат данной растительной зоны. В свою очередь некоторые из этих факторов испытывают ответную реакцию со стороны биогеоценоза, особенно фитоценоза, и изменяются соответствующим образом. Это приводит к формированию в лесных биогеоценозах своего особого фитоклимата. Конечно, наибольшее влияние на атмосферу биогеоценоз оказывает в зоне непосредственного контакта с ней. Однако последствия такого контакта распространяются до озонового экрана (высота 15—25 км), который формируется из кислорода, выделяемого растительностью в процессе фотосинтеза.

Климат и его сезонные изменения (погодные условия) имеет решающее значение для формирования того или иного типа растительности. От климатических условий во многом зависит и почвенное плодородие, в свою очередь оказывающее влияние на формирование того или иного типа биогеоценоза. Установлено, что на составе и строении лесных биогеоценозов сказывается влияние и климатических условий прошлых эпох, отразившихся на ходе почвообразовательных процессов.

Изменения типов растительности и почв в широтном направлении хорошо прослеживается в европейской части России (рис. 3.1). При движении с севера на юг температура воздуха повышается, уменьшается количество атмосферных осадков и влажность воздуха, увеличивается интенсивность солнечной радиации. В соответствии с этими

изменениями тундра последовательно сменяется лесотундрой, хвойными лесами, затем широколиственными лесами, и, наконец, лесостепями и степями.



Puc. 3.1. Схема изменения лесной растительности в меридиальном направлении на равнине России в связи с почвенно-климатическими условиями [51]

Распространение южных видов растений на север сдерживается недостатком тепла и коротким безморозным периодом. Поэтому в таежной зоне формируются очень бедные во флористическом отношении и простые по строению фитоценозы. Климат определяет продолжительность вегетационного периода, тем самым оказывая влияние и на продуктивность биоценозов, которая закономерно возрастает с севера на юг.

От климата во многом зависит и скорость круговоротов веществ и энергии в биогеоценозах. Во влажном и жарком тропическом климате высокие темпы прироста органической массы сопровождаются быстрым разложением опада, и лесная подстилка не образуется. На севере в таежных лесах опад минерализуется очень медленно, в результате чего формируется очень мощная лесная подстилка.

3.1.1. Состав атмосферного воздуха

Содержание газов в атмосфере (по объему) у поверхности земли остается практически неизменным на всей территории планеты: 78 % азота, 21 % кислорода, 0,03 % углекислого газа и около 1 % аргона, неона и криптона. Стабильность газового состава атмосферы поддер-

живается непрерывными круговоротами веществ, происходящими в результате процессов фотосинтеза, дыхания и разложения органических веществ. Кроме вышеперечисленных газов в атмосфере присутствуют водяные пары, летучие органические вещества, газообразные и твердые выбросы промышленных предприятий и автомобилей, почвенная пыль и некоторые другие примеси.

Атмосфера — важный фактор в жизни леса. Из атмосферного воздуха растения получают необходимый для фотосинтеза углекислый газ, а для дыхания — кислород. Доказано, что высокое содержание кислорода и пониженное — углекислого газа в современной атмосфере является результатом жизнедеятельности растений. По данным некоторых ученых, лесные биогеоценозы примерно на 60 % обеспечивают нынешний газовый состав атмосферы.

Основой вещественного обмена между атмосферой и биогеоценозами являются кислород и углекислый газ. Кислород необходим для дыхания всех аэробных организмов, которых несравнимо больше, чем анаэробных организмов. Огромное количество кислорода потребляется и при окислении органических и минеральных веществ. Все больше кислорода расходуется при сжигании различных видов топлива. Тем не менее, в атмосфере содержание этого газа не уменьшается. Это связано с постоянным поступлением кислорода в атмосферу в результате фотосинтеза и восстановительных процессов. Дефицит в кислороде может возникать лишь для почвенных организмов в условиях плохой аэрации — на тяжелых и переувлажненных почвах.

Поглощение углекислого газа из воздуха происходит в основном только в результате фотосинтеза. Например, в летний солнечный день в среднем 1 га таежного леса, образуя 120—150 кг абсолютно сухого вещества (далее — а. с. в.), поглощает из атмосферы 220—275 кг углекислого газа и выделяет 180—215 кг кислорода [3]. Пополнение запасов углекислого газа в атмосфере происходит также за счет дыхания растений и других организмов, процессов горения, разложения органического вещества, извержения вулканов и сжигания топлива.

Содержание углекислого газа в лесу по вертикали распределяется довольно неравномерно. В дневное время летом в области крон вследствие ассимиляции оно падает до 0,022 %, а в приземном слое из-за разложения подстилки увеличивается до 0,070 %. Поэтому даже небольшое движение воздуха, приводящее к перемешиванию слоев воздуха, способствует усилению фотосинтеза.

Содержание углекислого газа в приземном слое воздуха лесных биогеценозов характеризуется определенной сезонной динамикой. Зимой в высоких широтах из-за отсутствия фотосинтеза его содержание здесь выше, чем летом. В летний период концентрация углекислого газа днем снижается, а ночью — увеличивается. Поэтому интенсивность фотосинтеза к полудню ослабевает, а в утренние и предвечерние часы — усиливается. Концентрация углекислого газа в воздухе также зависит и от погодных условий: в холодные годы с обильными осадками она выше, чем в годы жаркие и сухие.