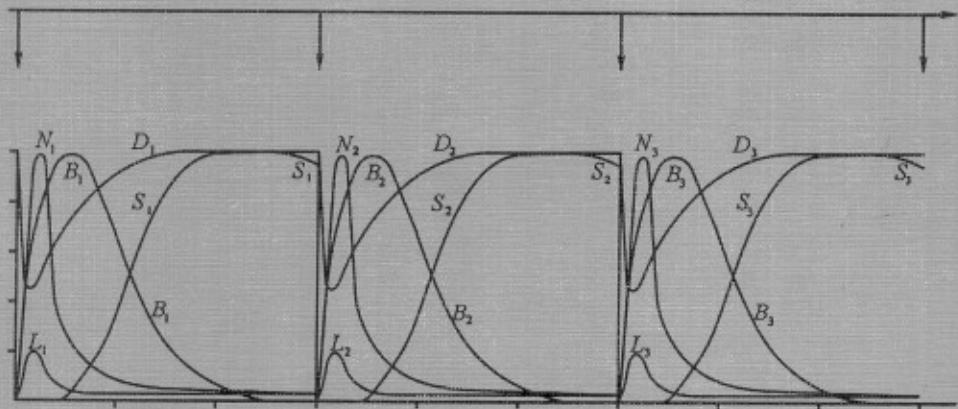


РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ  
БОТАНИЧЕСКИЙ САД УрО РАН

# ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ТИПОЛОГИЯ, ДИНАМИКА И ГЕОГРАФИЯ ЛЕСОВ РОССИИ



Екатеринбург

2009

**Генетическая типология, динамика и география лесов России //** Материалы Всероссийской научной конференции (с международным участием), посвященной 100-летию со дня рождения Б.П. Колесникова. 21—24 июня 2009 г. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 206 с.

ISBN 978-5-7691-2065-7

В докладах научной конференции, посвященной 100-летию со дня рождения выдающегося деятеля отечественной лесной науки профессора Б.П. Колесникова, рассмотрены и обобщены итоги полувекового применения и конструктивного развития идей прогрессивного направления генетической лесной типологии Б.А. Ивашкевича—Б.П. Колесникова в лесоведении России и других стран. Представлены доклады ведущих специалистов по вопросам методологии лесной типологии, изучения восстановительно-возрастной динамики, географии лесов и геногеографии популяций древесных растений. Намечены перспективные направления развития географо-генетической типологии и географии лесов.

**Ключевые слова:** тип леса, генетическая лесная типология, восстановительно-возрастная динамика, экотоп, биогеоценоз, фитоценоз, сукцессия, лесная география, геногеография популяций.

**Редакционная коллегия:** С.Н. Санников (отв. ред.), С.А. Щавнин, И.В. Петрова, В.А. Усольцев.

ISBN 978-5-7691-2065-7

© Ботанический сад УрО РАН, 2009

## ДИВЕРГЕНЦИЯ, КОНВЕРГЕНЦИЯ И НАСЛЕДОВАНИЕ СТРУКТУРЫ ЛЕСНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗОВ

С.Н. САННИКОВ

Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург

На основе стационарного изучения (1959—2004 гг.) и обобщения экологических закономерностей естественного возобновления и возрастной динамики ценопопуляций и фитоценозов хвойных видов развивается гипотеза хорологической дивергенции—конвергенции эколого-динамических рядов восстановления и развития биогеоценозов в пределах одного коренного типа леса. Обосновываются представление о ценогенетических факторах-детерминантах возобновления ценопопуляций лесообразующих видов, программирующих направление дивергенции—конвергенции и специфику восстановительно-возрастной динамики производных биогеоценозов, и правомочность термина «генетическая» лесная типология.

В соответствии с концепцией генетической классификации типов леса Б.А. Иващенко—Б.П. Колесникова [3] тип леса рассматривается как основная единица классификации лесного покрова, представленная единой линией восстановительно-возрастной динамики «типов насаждений» (биогеоценозов), характеризующихся общностью «главной породы и сопутствующих древесных пород». Объединение в один монофилетический «генетический ряд» различных по видовому составу древостоев возрастных стадий развития, сменяющих друг друга в однородных условиях экотопа, позволило систематизировать колоссальное многообразие «производных» биогеоценозов, возникающих в лесах под влиянием экологических катастроф.

Между тем в рамках одного и того же коренного типа леса в зависимости от типа и интенсивности лесоразрушающего агента складываются неодинаковые условия среды для естественного возобновления ценопопуляций главного лесообразующего вида и может возникнуть несколько качественно различных «эколого-динамических рядов» возрастного развития производных биогеоценозов [6]. Показано, что они достоверно различаются по главнейшим параметрам структуры и функций на уровне биогеоценозов В.Н. Сукачева [6—9, 11, 12]. Однако этот весьма

разнообразный «хорологический» аспект динамики типов леса еще слабо изучен, его факторы не выявлены, а ключевой термин «генетическая классификация» экологически не обоснован и дискуссионен [4, 12].

В связи с этим цель настоящей работы — эколого-ценогенетическое обоснование модели посткатастрофической хорологической дивергенции—конвергенции экодинамических рядов возобновления и динамики лесных биогеоценозов в пределах одного коренного типа леса.

Естественный лес (биогеоценоз) представляет собой филоценогенетически выработавшуюся структурно-функционально целостную коадаптированную и относительно стабильную, но в то же время динамичную открытую ценоэкосистему, организованную сомкнутым древостоем-эдификатором, который детерминирует структуру и функции всех компонентов фито-, зоо-, микро- и микробиоценоза. Видовой и биоморфологический состав всех ярусов фитоценоза, генофонд ценопопуляций древесных растений и других компонентов лесного биоценоза характеризуются относительной стабильностью на протяжении многих поколений. Еще более консервативным компонентом биогеоценоза является его эдафотоп. В процессе возобновления и возрастных смен видового состава древостоя и биоценоза действует целый комплекс стабилизирующих факторов-детерминантов структуры ценоэкосистемы и ценопопуляций, лимитирующих пределы их фенотипической изменчивости. При этом в качестве ведущего блока-стабилизатора структуры биогеоценоза и функций выступает древостой главного лесообразующего вида.

На рисунке представлена обобщенная хорэкологическая модель ценогенетической детерминации посткатастрофической дивергенции—конвергенции рядов возобновления, формирования структуры и возрастной динамики ценопопуляций главного (хвойного) вида и кодоминирующих мелколиственных видов на примере типа леса «сосняк бруснично-чернично-зеленомошный» предлесостепи Западной Сибири. Она построена в развитие гипотетической схемы, предложенной нами ранее [6—9].

Ключевую роль программирующей информационной «матрицы», определяющую тип местообитания, и тот или иной успех восстановления структуры и динамики нового производного биогеоценоза, играют тип и интенсивность экологической катастрофы. В зависимости от этих факторов складываются различные комбинации элементарных эколого-ценогенетических факторов-детерминантов, определяющих успешность естественного возобновления (численность и жизненность самосева и подроста) главного вида и, следовательно, программу, направление и тип всей последующей возрастной и вековой динамики производного лесного биогеоценоза. К их числу относятся (см. рисунок): 1) доля площади напочвенного субстрата, благоприятного для последующего возобновления главного вида; 2) сохранность жизненного подроста главного вида предварительных генераций; 3) уровень инсеминации главного вида.

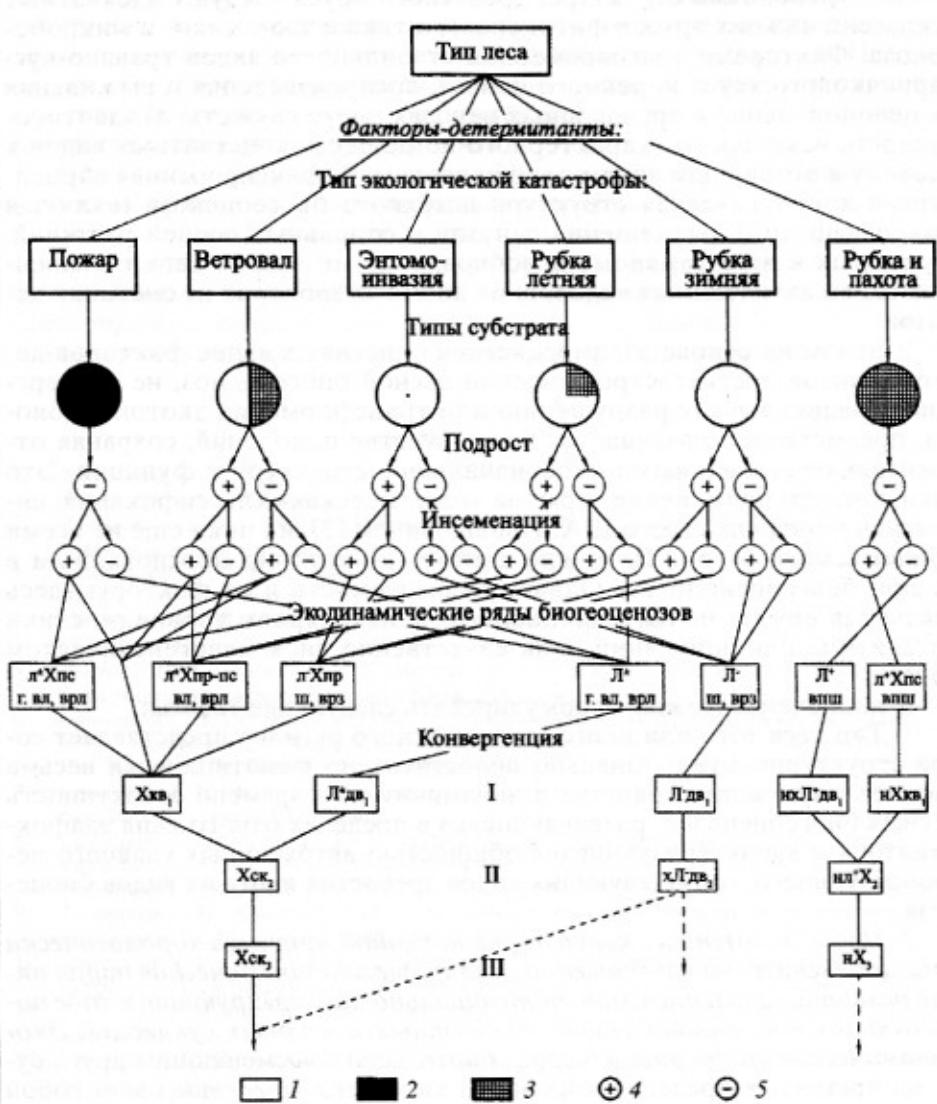
Естественное возобновление — ключевой программирующий фактор и процесс в развитии ценопопуляции, отражающий степень ее адаптации и стабильности в данном экотопе, определяющий ее пространственную структуру, биоценотические взаимоотношения в ходе роста и всю дальнейшую динамику древостоя и ценоэкосистемы [9]. Представ-

ленная модель иллюстрирует, как различные сочетания факторов-дeterminантов приводят к разным уровням естественной возобновляемости главного вида, мелколиственных видов и, как следствие, к формированию качественно различных или даже альтернативных типов дендроценозов.

Так, на гарях, вырубках-гарях, ветровальниках, «летних» вырубках с достаточной долей выгоревшего или механически минерализованного напочвенного субстрата, обеспеченных семенами сосны, возникают одновозрастные лиственно-хвойные молодняки (с березой и осиной семенного или вегетативно-семенного происхождения). На ветровальниках и летних вырубках с достаточным обилием подроста сосны и частичной минерализацией поверхности почвы, а также на «шелкопрядниках» и «зимних» вырубках при сохранении подроста хвойных предварительных генераций формируются лиственно-хвойные дендроценозы с разновозрастным хвойным и годновозрастным лиственным ярусом. При отсутствии подроста и источников семян сосны (или типа субстрата, благоприятного для ее самосева) на гарях, «шелкопрядниках» и во всех типах вырубок происходит возобновление и формирование вегетативно-семенного или (на шелкопрядниках и зимних вырубках, покрытых грубогумусной подстилкой) вегетативного происхождения. Радикально преобразованный тип эдафотопа формируется после вырубки и раскорчевки древостоя (особенно на старых пашнях). Здесь, как и на осушенных лесных болотах, формируется совершенно новый тип леса — семенной хвойный или лиственный лес, — который по всем параметрам среды и биоценоза (а лиственный семенной лес — и генетически!) резко отличается от коренного биогеоценоза.

Теоретически при исключении новых резких нарушений среды и биоценоза любой лесной биогеоценоз как целостная и стабильная автохтонная экосистема будет стремиться восстановить первоначальные структуру и функции [1]. Вероятно, различные экодинамические ряды развития биогеоценозов, возникшие в пределах одного коренного типа леса, должны постепенно конвергировать, сближаясь по структуре биоценоза и эдафотопа с коренным типом биогеоценоза (см. рисунок). Это подтверждают натурные исследования [6—9, 11]. Факторами конвергенции производных лиственных биогеоценозов с коренными могут быть: 1) анемо- или зоохория семян главного вида из смежных ценозов; 2) «волны» возобновления и иммиграции ценопопуляций главного вида после новых циклов катастроф, оптимизирующих напочвенный субстрат для самосева главного вида; 3) уменьшение корневой и «световой» конкуренции лиственного древостоя в процессе его старения.

В нашем случае (см. рисунок) уже во втором поколении можно ожидать конвергенцию структуры всех коротковосстановительных лиственно-хвойных, а также некоторых длительно-восстановительных рядов лиственных древостоя с субкоренным биогеоценозом. Большее время потребуется для конвергенции с ним вегетативного лиственного леса (при отсутствии подроста хвойных) на шелкопрядниках и «зимних» вырубках. Вряд ли можно ожидать скорую конвергенцию с коренным типом радикально измененного (по всем параметрам среды и биоценоза) нового производного типа леса на пашне.



Хорологическая модель ценогенетической детерминации экодинамических рядов естественного возобновления и развития биогеоценозов в пределах одного коренного типа леса после естественных и антропогенных экологических катастроф.

Экодинамические ряды: г — гарь, вл — ветровалник, ш — «шелкопрядник» (после энтомоинвазий), врл — вырубка «зимняя», врл — вырубка «летняя», виш — вырубка-пашня («раскорчевка»). I—3 — типы почвенного субстрата: 1 — ненарушенный покров, 2 — гаревой, 3 — механически минерализованная почва.

Факторы-детерминанты: 4 — достаточный уровень, 5 — недостаточный уровень (или отсутствует).

Производные типы леса: Х — хвойный (с доминированием хвойных), л — лиственный с примесью хвойных, Л — лиственный (с доминированием бересклета и осины, + — семенной, — — вегетативный), кв — коротко-восстановительный, дв — длительно-восстановительный, ск — субкореный, н — новый тип леса; I—III — поколения древостоя (в номенклатуре производных типов леса — I—3)

За изменениями структуры древесного яруса следуют адекватные сукцессии нижних ярусов фитоценоза, а также зоо-, микро- и микробиоценоза. Факторами долговременной стабильности видов травяно-кустарникового яруса коренного ценоза, воспроизведения и выживания их ценопопуляций в производных ценозах могут служить: а) адаптированность некоторого «характерного комплекса» константных видов к экотопу и вторичным видам-эдификаторам; б) фиксированная парцелярная хорологическая структура исходного биогеоценоза (включая микроэдафотоп), размещения синузий и отдельных особей растений, способных к вегетативному возобновлению *in situ*; в) банки жизненных семян автохтонных видов; г) их анено- и зоохория из смежных ценозов.

В целом на основе взаимодействия описанных выше факторов-детерминантов посткатастрофический лесной биогеоценоз, не подвергшийся радикальному разрушению или трансформации экотопа и биоты, преимущественно развивается во множестве поколений, сохраняя относительно стабильными первоначальные структуру и функции. Это означает, что применение термина «генетическая» классификация, интуитивно предложенного Б.А. Ивашкевичем [2], но пока еще не всеми принимаемого [4, 5, 12], можно считать достаточно обоснованным в лесной биогеоценологии. Однако наследуемость и ее факторы здесь следует понимать не на традиционном молекулярном уровне генетики организмов или популяций, а на качественно ином ценогенетическом уровне.

В заключение можно сформулировать следующие тезисы:

1. Тип леса того или иного ландшафтного региона представляет собой структурно-функционально целостную, но фенотипически весьма вариабельную в пространстве и динамичную во времени совокупность лесных биогеоценозов, развивающихся в пределах одного типа эдафоклиматопа и характеризующихся общностью автохтонных главного лесообразующего, сопутствующих видов древостоя и других видов биоценоза.

2. После экзогенных катастроф коренной тип леса хорологически «расщепляется» на качественно различные экодинамические типы рядов развития биогеоценозов, потенциально конвергирующие в ходе последующих восстановительно-возрастных и вековых сукцессий. Экодинамические типы рядов (серии) биогеоценозов, сменяющих друг друга во времени в пределах коренного типа леса, представляют собой форму существования и синтаксон генетической классификации типов леса.

3. Тип леса какого-либо ландшафтного региона — это совокупность («пучок») хорологических рядов аperiодической дивергенции—конвергенции типов лесных биогеоценозов в пределах одного типа экотопов, непрерывно развивающаяся в течение неограниченного числа поколений филоценогенеза, — до тех пор, пока под влиянием резкой трансформации типа экотопов не произойдет необратимая смена типа биогеоценозов.

4. Видовой, биоморфологический, популяционно-генетический состав и территориальное размещение особей автохтонного фитоцено-

*за и биоценоза, а тем более элементов структуры эдафотопа коренного биогеоценоза характеризуются относительной стабильностью и преемственно передаются (наследуются) из поколения в поколение. Поэтому термин «генетическая классификация», отражающий ценогенетическую связь поколений лесных биогеоценозов в ходе их сукцессий, вполне корректен в лесной биогеоценологии.*

*5. К числу ведущих ценогенетических факторов-детерминантов, комбинация которых определяет успешность посткатастрофического возобновления ценопопуляции главного лесообразующего вида и, как следствие, программу и направление всей дальнейшей динамики биогеоценоза, относятся тип и интенсивность экологической катастрофы, сохранность древостоя и подроста главного вида, уровень его инсеминации и преобладающий тип субстрата для его самосева.*

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Александрова В.Д. Динамика растительного покрова // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964. С. 300—447.
2. Ивашикевич Б.А. Дальневосточные леса и их промышленная будущность. М.; Хабаровск; Дальневосточное краевое изд-во, 1933. 168 с.
3. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с. (Тр. Дальневост. фил. АН СССР. Сер. ботан. Т. 2 (4)).
4. Колесников Б.П. Генетический этап в лесной типологии и его задачи // Лесоведение, 1974. № 2. С. 3—20.
5. Рысин Л.П., Савельева Л.П. Кадастры типов леса и типов лесных биогеоценозов. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. 143 с.
6. Санников С.Н. Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типов леса // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск, 1970. С. 175—181. (Тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 67).
7. Санников С.Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.
8. Санников С.Н. Подходы к классификации дигрессивно-демутационных рядов динамики биогеоценозов на примере сосновых лесов // Исследование лесов Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 1997. С. 13—15.
9. Санников С.Н., Санникова Н.С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 152 с.
10. Цветков В.Ф. Сосновые молодняки различного происхождения на Кольском полуострове // Лесн. хоз-во, 1981. № 3. С. 19—21.
11. Соловьев В.М. Морфология насаждений. Екатеринбург: Урал. гос. лесотехн. академия, 2001. 155 с.
12. Сукачев В.Н. Динамика лесных биогеоценозов // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 458—486.

\* \* \*