

## О ПРИНЦИПАХ ПОСТРОЕНИЯ РЯДОВ КЛИМАТИЧЕСКИ ЗАМЕЩАЮЩИХ ТИПОВ ЛЕСА\*

С. Н. Санников

На примере 1500-километровой меридиональной цепи интразональных сосновых лесов Зауралья, приуроченных к песчаным увалам геоморфологической области надпойменных террас, дана схема ординации рядов климатогенных энтопически аналогичных и эколого-фитоценологически замещающих типов леса. Для построения рядов предлагается использовать принцип «изотопов» Г. Н. Высоцкого и метод «последовательной фитоценологической привязки» типов леса.

В настоящее время, когда во многих районах СССР уже завершается создание местных классификаций типов леса («Колесников, 1972а»), одной из задач лесной типологии является поиск путей перехода от региональных классификаций к системе зональных и провинциальных.

Меридиональная цепь дизъюнктивных, но генетически связанных массивов сосновых лесов Зауралья, протянувшаяся на 1500 км от Нижнего Приобья в Приоболье и Тургайскую низменность, на фоне исключительного выравненного мегарельефа и почти строго широтной ориентации границ ландшафтно-климатических зон представляет собой уникальный объект для эколого-географического изучения вариабельности биогеоценозов и популяций сосны обыкновенной. Предпосылкой успешного выполнения поставленной задачи является создание единой классификации климатически замещающих типов биогеоценозов, объединяющей все типы сосновых лесов от северной до южной границы их ареала.

Между тем проблема построения рядов климатически замещающих типов леса, более или менее однородных (аналогичных) по условиям местопроизрастания (экотопа), а также по составу и динамике растительности, далеко не решена. Понятия «географически и климатически замещающие ассоциации» (Городков, 1916; Сукачев, 1928, 1931; Соколов, 1929; Сочава, 1930; АLEXIN, 1936; Колесников, 1937, 1956; Горчаковский, 1949; Шенников, 1964; и др) и их «ряды», так же как «варианты» или «климатические формы» типов леса (Kujala, 1929; Ивашкевич, 1933; Сајандер, 1949), несмотря на их конструктивный вклад в географию лесной растительности, еще недостаточно определены в своих существенных чертах и поэтому почти не используются для количественного анализа зональной изменчивости популяций и экосистем. Все они основаны преимущественно «на признаках самой растительности», не требуя сходства в экологически значимых параметрах экотопов. В то же время известно, что в результате совместного влияния многих взаимосвязанных факторов среды близкий физиономический эффект конвергентно могут дать качественно различные экотопы (Шенников, 1929, 1964; Долуханов, 1957, Раменский, 1971).

Аналогичные, но чисто экотопические построения, основанные на признаках сходства или различия в ведущих факторах абиотической среды — климате, местоположении по рельефу, влажности и «трофности» экотопа (Погребняк, 1955; Воробьев, 1967), — также не могут нас удовлетворить, так как недостаточно учитывают особенности фитоценозов и

### CONTENTS

S. N. Sannikov. On the principles of line construction of climate replacing forest types	5
V. S. Ipatov, L. A. Kirikova, Yu. I. Samoulov. Some methodical aspects of construction of ecological species amplitudes	13
V. S. Geltman. Theoretical basis of forest type researches in Byelorussia	24
G. V. Skakunov. On the cognition of underground storage organs of <i>Erythronium sibiricum</i> (Fisch. et Mey) Kryl	34
Ye. A. Doroganevskaya. Ecological conditionality of protein content and catalase activity in the mountain plants	41
Yu. F. Rozhdestvensky. Peculiarities of microsporogenesis of <i>Pinus sylvestris</i> in the Urals and its dependence on ecological factors	49
L. M. Shilyaeva. On population structure of continental polar fox	54
R. A. Semenov. Reproduction and population structure of <i>Clethrionomys rufocanus</i> in the polar Urals	62
L. S. Nekrasova. Effect of density on rate growth, development and mortality of gnat larvae in experimental populations	68
L. N. Dobrinsky, Yu. M. Malafeev. A method for investigation of intensity of carbon dioxide excretion by <i>Amphibia</i> and <i>Reptilia</i> with optic-acoustic gas-analyser	73
I. N. Ivashkina. Amital-resistance dynamics of breathing under forming of artificial white mice population structure	79
N. A. Bakunov. A biological test-object in sea radioecological researches	85

### Reports

V. M. Malygin. Statial placing of <i>Microtus arvalis</i>	89
V. V. Alekseev, V. A. Svetlosanov. Life time estimation in the «predator—sacrifice» system under accidental migration of sacrifices	91
N. N. Ismaylova. Expenditure of water on to the transpiration of plant communities in the East Pamirs	95
Ye. L. Lyubarsky. On estimation of projecting cover of grass stand components	98
A. I. Shurakov, Z. N. Tatarinova, R. P. Belyaeva. On the reproduction in <i>Hynobius keyserlingi</i> (Dybrow et Lodi) in the Perm district	99
V. N. Guryev, N. Ye. Zubtsovsky. On estimation of exactness of winter records of birds in the linear routes	100
V. S. Zaytzev. The influence of squirrel on frutification of <i>Larix sukaczewii</i> (Djil.) from pine forest in the forest-steppe area eastward to the Urals	102
V. Ya. Kramnoy. The long flood influence on <i>Oribatidae</i> abundance	103
N. S. Gashev. The wooden trap-box for mouse mammals	104
A. M. Gylyarov. To the memory of R. H. Mac-Arthur (1930—1972)	106

### Reviews

V. V. Alpatov. «The basis of general biology» by B. Sturgen	107.
-------------------------------------------------------------	------

### Information

L. Ye. Rodin, L. N. Novichkova-Ivanova. The international symposium «Ecological-physiological basis of productivity of arid zone ecosystems»	108
----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	-----

\* Доложено на Симпозиуме по использованию классификаций типов леса при устройстве лесного фонда и в лесном хозяйстве Урала, Свердловск, 1973 г.

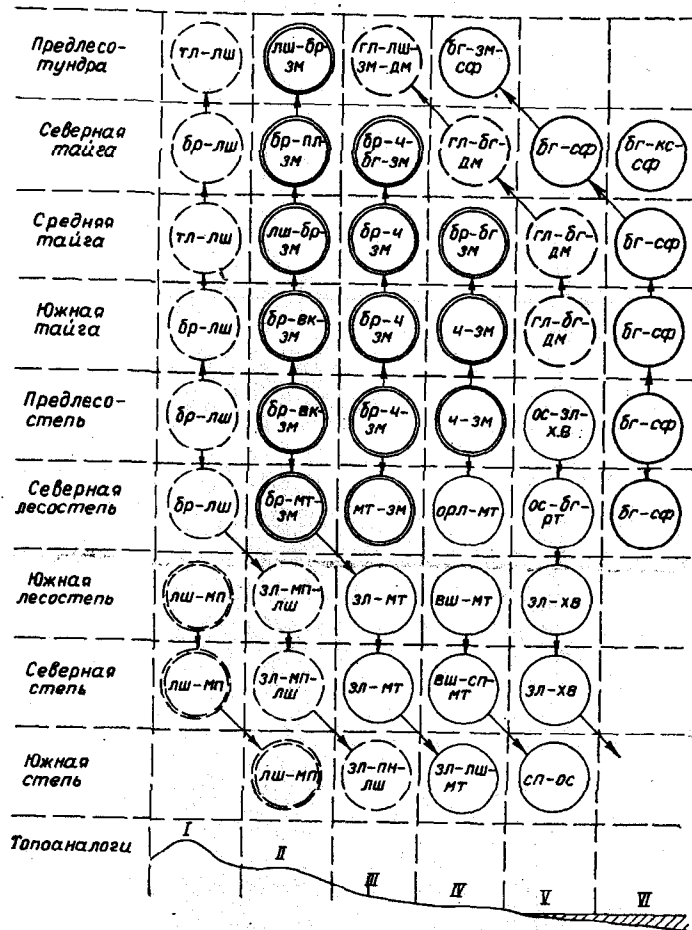


Рис. 1. Ряды климатически замещающих топоаналогов и типов основных лесов геоморфологической области надпойменных песчаных террас равнинного Зауралья:

I, II, III, IV, V, VI — ряды топоаналогичных типов леса; лш (пунктирный тонкий круг обводки) — лишайниковая; зм (сплошной двойной) — зеленомошная; дм (пунктирный жирный) — долгомощная; сф (сплошной жирный) — сфагновая; мл (пунктирный двойной) — мертвопокровная; мт, рт, хв и ос (сплошной тонкий) — соответственно мелко-травная, разнотравная, хвощевая и осоковая группы типов леса. Сокращения в номенклатуре типов леса: бг — багульниково...; бр — бруснично...; вк — вересково...; вш — вишняково...; гл — голубично...; зл — злаково...; кс — кассандрово...; лш — лишайниково...; мл — мертвопокровно...; мт — мелкотравно...; орл — орляково...; ос — осоково...; пл — плауново...; плн — полынно...; сл — спрейно...; тл — толокнянково...; ч — чернично...; штриховкой показан слой торфа.

биоценозов, как правило, радикально преобразующих первичные климатические и почвенно-гидрологические условия экотопа. Тем не менее, идея «изотопов» Г. Н. Высоцкого (1927), лежащая в основе таких построений, конструктивно очень интересна. Принцип «изотопности», очевидно, можно принять в качестве руководящего на первом этапе разработки проблемы — при построении системы рядов климатически замещающих типов лесорастительных условий. При однотипности формы рельефа и однородном, например песчаном, механическом составе почв «равномерность» участков по рельефу (независимо от климата и тенетического типа почвы) предопределяет и одинаковый относительный уровень увлажнения, дренированности, теплообеспеченности, трофности и других взаимосвязанных факторов экотопа.

Основные типы экотопов и соответствующие им типы равнинных основных лесов Зауралья, приуроченных к геоморфологической области надпойменных песчаных террас древних долин рек Тобола, Конды и нижней Оби, могут быть сведены в шесть меридиональных рядов климатически замещающих топоаналогов (рис. 1):

I — сосняки на наиболее сухих и дренированных глубоких песчаных почвах вершин и верхних крутых частей склонов относительно высоких бугров (дюн);

II — сосняки на умеренно сухих хорошо дренированных песчаных почвах вершин и верхних частей покатых склонов невысоких бугров;

III — сосняки на среднеувлажненных и дренированных песчаных подстилаемых прослойками суглинка почвах средних частей пологих склонов увалов (град);

IV — сосняки на хорошо увлажненных слабо дренированных, обычно двухчленных песчано-суглинистых почвах нижних частей склонов или плоских вершин увалов;

V — сосняки на обильно увлажненных и плохо дренированных двухчленных песчано-глинистых торфянисто-глеевых почвах окраин бессточных западин мезорельефа;

VI — сосняки на крайне влажных и очень плохо дренированных торфяных почвах центральной части обширных бессточных западин (верховых болот).

На рис. 1 показаны лишь наиболее распространенные и характерные для каждой ландшафтно-географической (лесорастительной) подзоны коренные типы основных лесов Зауралья и Северного Казахстана, сведенные в общую систему в результате обобщения и объединения региональных классификаций, составленных Е. П. Смолоноговым и В. И. Никитиным (1963) для северной и средней тайги, Б. П. Колесниковым (1972б) — для южной, нами (Санников, 1962) — для предлессостепи, Ф. А. Соловьевым (1960) и А. М. Вегерным (1967) — для северной и южной лесостепи, Л. Н. Грибановым (1956), И. В. Каменецкой и А. Г. Гаелем (1962) — для степной зоны. С целью унификации разнородной номенклатуры, применявшейся разными авторами, в названиях типов леса, которые предложены нами, на первое место во всех случаях поставлены доминантные и характерные виды растений, а на последнее — наименование группы типов леса.

Объединение типов экотопов различных подзон в ряды географически замещающих топоаналогов не вызывает затруднений, так как оно выполняется по энтопическим признакам, легко различимым в природе. Правда, иногда одному местоположению по рельефу соответствует не один, а два или даже несколько типов условий местопроизрастания, различающихся по механическому составу или стратиграфии горизонтов почвы и образующих несколько рядов трофности в пределах одного

гигротопа. В этом случае ряд топоаналогов разветвляется, превращаясь в «пучок» (группу) топоаналогов (например,  $A_2, B_2, C_2$ ).

Не претендуя на исчерпывающее решение проблемы, такая искусственная классификация экотопов и соответствующих им типов сосновых лесов, построенная в двухмерной системе координат с ординацией по

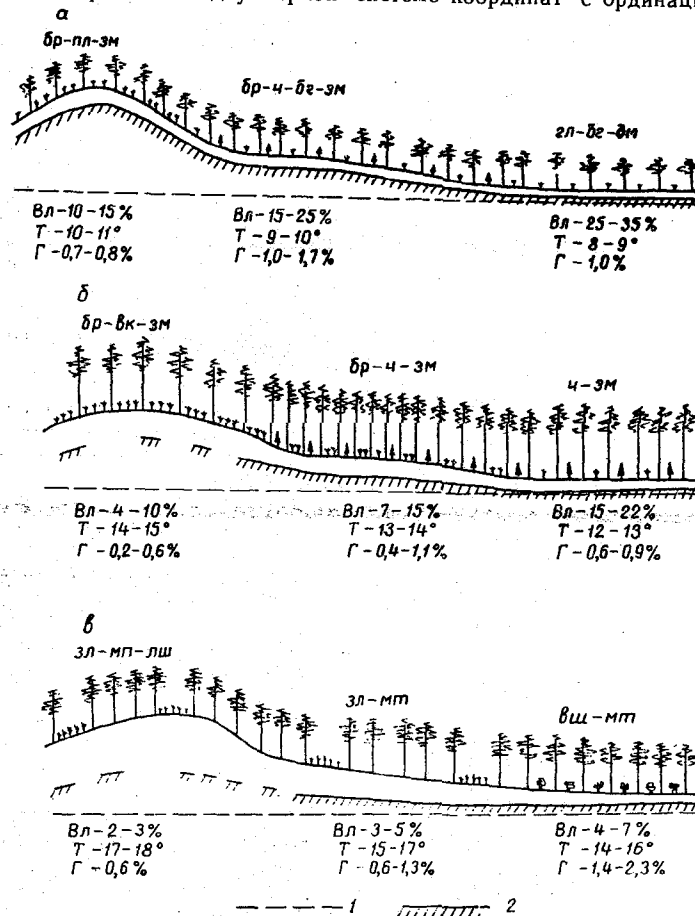


Рис. 2. Сопоставление показателей гидротермического режима и содержания гумуса в верхнем слое (10—50 см) ризосферы в климатически замещающих топоаналогичных типах сосновых лесов Зауралья:

а — подзона северной тайги (верховья р. Пелым); б — подзона предлесостепных сосново-березовых лесов (Припышминские боры); в — подзона южной лесостепи (Кочердыкский бор); Вл — влажность; Т — температура; Г — содержание гумуса в горизонте  $A_1$  по Тюрину; 1 — уровень грунтовых вод; 2 — сульфидный горизонт; сокращения в номенклатуре типов леса те же, что и на рис. 1.

двум осям — географической и топографической, — обладает следующими преимуществами. Во-первых, она наглядно отражает географический и топографический (в том числе оптимальный) ареал групп типов леса (см. рис. 1), во-вторых, является удобной матрицей для выявления и географического сопоставления характера освоения региональных экологических профилей местными фитоценозами и популяциями, в частности

процессов их естественного возобновления, развития и роста, генетических смесей и т. д. В принципе «сквозные» ряды топоаналогов можно пролонгировать и за пределы ареала данной формации с целью, как это делал Г. Н. Высоцкий, прогноза потенциальной пригодности степных или тундровых местопрорастаний (после их некоторой мелiorации) для разведения определенных древесных пород и их сочетаний.

Следует подчеркнуть, что равномерность положения по рельефу климатически замещающих типов лесорастительных условий отнюдь не означает их экологической и фитоценотической эквивалентности. На рис. 2 сопоставлены главные показатели эдафической среды сосновых лесов трех подзон Зауралья: северной тайги, предлесостепи и южной лесостепи. Так, в ряду сосняков на средних частях склонов увалов при сходном механическом составе почв (содержание физической глины в пределах 8—30%), однотипной стратиграфии грунтов и почти одинаковой глубине залегания грунтовых вод (1,8—2,5 м) резкие различия в атмосферном увлажнении и суммах эффективных температур обуславливают качественную разницу в гидротермическом режиме почвы.

Средняя влажность почвы в летний период в ризосфере древостоев (на глубине 10—50 см) в сосняке бруснично-чернично-багульниково-зеленомошном северной тайги (верховья р. Пелым) обычно колеблется в пределах 15—25% (почва «влажная»). В климатически замещающем сосняке бруснично-чернично-зеленомошном предлесостепной подзоны (Припышминские боры Свердловской области) она почти вдвое ниже (7—15%, почва «свежая», периодически «суховатая»), а в сосняке злаково-мелкотравном южной лесостепи (Кочердыкский бор Курганской области) — всего 3—5% («сухая» почва на грани влажности разрыва капилляров). Средняя температура почвы за вегетационный период в том же слое возрастает с 9—10° в северотаежной подзоне до 13—14° в предлесостепи и до 15—17° в южной лесостепи. Аналогичные резкие различия в режиме влажности и температуры почвы могут быть показаны и для любого другого ряда топоаналогов.

Несущественные изменения состава древесного яруса (от 9С1Л на севере таежной зоны до 10С в степной зоне), наблюдаемые в рядах топоаналогов, сопровождаются довольно быстрой сменой состава нижних ярусов леса вплоть до смены доминант. Так, например, в III ряду (см. рис. 1) типичная для лесной зоны бруснично-чернично-зеленомошная физиономия напочвенного покрова замещается в лесостепи мелкотравной (с латками гипновых мхов), а в степной зоне — злаково-полевой. При этом большее фитоценотическое сходство между лесами смежных подзон нередко обнаруживается не в рядах топоаналогов, а при сравнении соседних рядов. Объясняется это явление, известное как «правило предварения» В. В. Алехина (1936), прежде всего тем, что типы экотопов, наиболее близкие по абсолютному уровню влажности почвы — ведущего фактора среды и распределения растительности на песчаных увалах, — обычно располагаются по диагонали координатной сетки, образованной осями географического и топографического градиентов (см. рис. 2).

Если принять, что климатически замещающие — это такие типы коренных лесов различных географических зон и подзон, которые характеризуются наибольшим сходством не только почвенных, гидрологических и микроклиматических факторов экотопа, но и состава, возобновления и динамики фитоценозов, то можно, пользуясь рассмотренной выше двухмерной географо-топографической системой координат, построить климатогенные ряды аналогичных типов биогеоценозов. При этом целесообразно применить метод последовательных фитоценологических привязок. Он несложен, хотя требует наличия возможно более полных списков

растений фитоценозов (желательно с оценками обилия и константности видов).

Прежде всего, в принятой системе координат составляется базисный топоэкологический профиль типов леса для предлесостепной подзоны, характеризующейся переходным таежно-лесостепным составом флоры. В этом базисном профиле избирается какой-либо тип леса, который назовем эталонным. Затем в смежной подзоне — к северу или к югу от базисного предлесостепного профиля — для фитоценозов, приуроченных к аналогичному по местоположению в рельефе экотопу и к смежным экотопам, вычисляются коэффициенты флористической общности с эталонным типом в базисном ряду. Тип леса смежной подзоны, характеризующийся максимальным коэффициентом сходства с эталонным, очевидно, и будет его климатически замещающим аналогом.

Описанная операция фитоценотической привязки повторяется для всех остальных типов леса смежного с базисным профиля, а затем последовательно и для более отдаленных подзон. Контролем служит степень влажности и трофности почвы, которая определяется непосредственными исследованиями или путем экологического анализа списков растений (Раменский, 1971; Воробьев, 1967), по зоне максимального перекрытия экологических амплитуд большинства растений фитоценоза.

При подобном надстраивании рядов возможны два варианта: 1) эколого-фитоценотический аналог в смежной подзоне у данного типа леса нет, и ряд обрывается; 2) в соответствии с правилом превращения аналог расположен в соседнем ряду. В последнем случае ряд смещается либо вверх по топоэкологическому профилю (на рис. 1 влево) при движении с юга на север, либо вниз по профилю (на рис. 1 вправо) при движении с юга на юг. В результате получаем прерывистые и ломаные ряды климатически замещающих типов сосновых лесов.

Перерывы континуума растительности, например, в ряду V (окраины западин) от сосняков осоково-злаково-хвощевых предлесостепной подзоны к соснякам голубично-багульниково-долгомошным южной тайги, вероятно, связаны со значительной дизъюнкцией массивов сосновых лесов, которые в лесной зоне разобщены болотами и темнохвойными лесами, а в лесостепной и степной зонах — безлесными пространствами. Как бы то ни было, далеко не всегда удается построить сквозные ряды климатически замещающих типов леса, пользуясь только методом фитоценотической привязки. Здесь на первый план выступают количественный анализ экотопов и метод экологического анализа списков растений, позволяющие определить относительную влажность и трофность местопроизрастания в местном топоэкологическом профиле.

Ступенчатость, обусловленная наложением региональных климатов на однотипные эдафотопы, характерна для всех рядов эколого-фитоценологических аналогов. Например, бруснично-зеленомошные сосняки, которые от северной тайги до северной лесостепи размещаются на вершинах и верхних частях склонов невысоких песчаных увалов, в южной степи аналогичны злаково-лишайниково-мелкотравным соснякам на нижних частях склонов.

В принятой выше двумерной системе координат климатически замещающие типы леса статичны. Однако, если понимать их как эколого-динамические ряды генетического развития лесных биогеоценозов в пределах определенных типов лесорастительных условий (Колесников, 1956), можно построить географо-топологическую систему типов леса и в третьем временном измерении, развернув коренные типы леса в сукцессионные ряды восстановительно-возрастных смен и смен поколений (Рысин, 1971).

Предлагаемая схема классификации и ординации климатически замещающих типов сосновых лесов Зауралья, построенная как система сопряженных рядов эколого-фитоценологических аналогов, представляет лишь первую попытку установления пространственно-экологических взаимосвязей этих лесов. Безусловно, нуждаясь в совершенствовании и уточнениях, она, тем не менее, дает возможность выявить и сравнить географо-топографические ареалы групп типов лесов, а также географические особенности таких лесоводственно важных процессов, как семеношение, возобновление и рост древесных пород. Изолинии этих показателей, нанесенные на топо-географическую сетку координат, позволят установить зоны их оптимума, пессимума и минимума и планировать лесохозяйственные мероприятия в масштабе крупных географических областей.

Ленинградский НИИ  
лесного хозяйства

Поступила в редакцию  
19 июля 1973 г.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Алехин В. В. Растительность СССР в ее основных зонах. В кн. Г. Вальтер и В. Алехин. Основы ботанической географии, М.—Л., Биомедгиз, 1936.
- Вегерин А. М. Комиссаровский бор. В сб. Типы и динамика лесов Урала и Зауралья. Тр. Института экологии растений и животных УФАИ СССР, вып. 53, 1967.
- Воробьев Д. В. Методика лесопатологических исследований, Киев, изд. «Урожай», 1967.
- Высоцкий Г. Н. Очерки о почве и режиме грунтовых вод. Бюлл. почвоведца, 1927, № 1—4.
- Городков Б. Н. Опыт деления Западно-Сибирской флоры на ботанико-географические области. Ежегодник Тобольск. пуб. музея, 1916, 27.
- Горчаковский П. Л. Сосновые леса Приобья как зональное ботанико-географическое явление. Бот. журнал, 1949, 34, № 5.
- Грибанов Л. Н. Некоторые вопросы биологии возобновления сосны и хозяйства в степных борах Казахстана. Тр. Института водного и лесного хозяйства, т. 1, 1956.
- Долуханов А. Г. О некоторых узловых и дискуссионных вопросах типологии горных лесов. Бот. журнал, 1957, 42, № 8.
- Ивашкевич Б. А. Дальневосточные леса и их промышленное будущее, Хабаровск, ДВ ОГИЗ, 1933.
- Каменецкая И. В. и Гаель А. Г. Типы леса в южной части ленточных боров Казахстана. В сб. Ленточные боры Прииртышья. Тр. Лаборатории лесоведения АН СССР, т. 4, М., Изд. АН СССР, 1962.
- Колесников Б. П. Чозения и ее ценозы на Дальнем Востоке. Тр. ДВФАН СССР, сер. бот., т. 2, 1937.
- Колесников Б. П. Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. ДВФАН СССР, сер. бот., т. 2 (4), 1956.
- Колесников Б. П. Развитие и состояние типологии лесов в СССР. В сб. Лесное хозяйство и лесная промышленность СССР. К VII Международному лесному конгрессу, М., изд. «Лесная промышленность», 1972а.
- Колесников Б. П. Типы южнотаежных лесов среднего течения р. Тавды и Тавда-Куминского междуречья. В сб. Южнотаежные леса Западно-Сибирской равнины. Тр. Института экологии растений и животных УИИ АН СССР, вып. 83, 1972б.
- Погребняк П. С. Основы лесной типологии, Киев, Изд. АН УССР, 1955.
- Раменский Л. Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. Изб. работы, Л., изд. «Наука», 1971.
- Рысин Л. П. О некоторых проблемах лесной типологии в СССР. Бюлл. МОИП, 1971, № 6.
- Санников С. Н. Типы леса Припышминского массива. В сб. Типы леса и таблицы хода роста сосны, ели, кедра и березы Свердловской области. Свердлов. агрофото-лесоустр. эколед. ВО «Леспроект», 1962.
- Смолюгонов Е. П. и Никулин В. И. Природные и экономические условия эксплуатации лесов в южной части Уральского Приобья. Институт биологии и Отдел эконом. исслед. УФАИ СССР, 1963.
- Соколов С. Я. К вопросу о классификации типов еловых лесов. В кн. Очерки по фитоценологии и фитогеографии, М., изд. «Новая деревня», 1929.
- Соловьев Ф. А. Материалы к типологии островных сосновых лесов Приобья и южной части Челябинской области. В сб. Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Тр. Института биологии УФАИ СССР, вып. 19, 1960.

- Сочава В. Б. Пределы лесов в горах Ляпинского Урала. Тр. Ботанического музея АН СССР, т. 22, 1930.
- Сукачев В. Н. Растительные сообщества (Введение в фитосоциологию). М.—Л., изд. «Книга», 1928.
- Сукачев В. Н. Руководство к исследованию типов леса, М.—Л., Госиздат с.-х. и колх.-кооп. лит., 1931.
- Шенников А. П. О конвергенции среды растительных ассоциаций. В сб. Очерки по фитоценологии и фитогеографии, М., изд. «Новая деревня», 1929.
- Шенников А. П. Введение в геоботанику, Л., Изд. ЛГУ, 1964.
- Sajander A. K. Forest types and their significance. Acta Forestalia Fennica, 1949, 56.
- Kujala V. Die Bestände und die ökologischen Horizontalschichten der Vegetation. Acta Forestalia Fennica, 1929, 34.
-