

ПЕРСПЕКТИВЫ ИЗУЧЕНИЯ ПОПУЛЯЦИИ ЛЕСООБРАЗУЮЩИХ ВИДОВ В КАВКАЗСКОМ ЗАПОВЕДНИКЕ

Необходимость эволюционной направленности современного изучения заповедных популяций растений и животных очевидна. Особенно важно это в отношении Кавказского заповедника с его задачами сохранения высокогорной флоры и растительности северо-западной части Большого Кавказа и уникальных кубанских и колхидских лесов, включающих популяции и фитоценозы третичных реликтов. Решение практических задач по сохранению генофонда упомянутых природных объектов осуществимо при условии использования современных достижений биологии, к числу которых относятся успехи популяционной экологии и биогеоценологии, что подтверждают следующие моменты.

1. Сохранение реликтов, катастрофически быстро сокращающих свои ареалы (тис, самшит, каштан, пицундская сосна), или численности (черешня, ильмовые и др.) невозможно без знаний биологических свойств их популяций и популяционной структуры видов. Регрессия ареала популяции тиса ягодного и ограничение его доминирования в лесных фитоценозах связаны с такими биологическими свойствами его популяций, как соотношение мужских и женских особей [5].

Популяция признана элементарной эволюирующей единицей вида, формой его существования в природе [12, 13]. Популяция — центральное понятие современной теории эволюции. Именно в преобразовании генетической структуры популяций современные эволюционисты видят первый шаг эволюции, элементарный эволюционный акт [18].

Сложилось представление, что сохранить целиком вид невозможно, да вряд ли это и целесообразно, а сохранение отдельной особи малозначительно для судьбы существующей популяции: жизнь особи ограничена. Сохранять необходимо популяции. Это справедливо и по отношению к охране животных.

2. Субальпийские лесные популяции, несущие на себе функцию форпоста горных лесов, относительно молоды. Они формируются в динамичных экстремальных условиях. Устойчивость таких популяций, по-видимому, в значительной мере определяется популяционными механизмами приспособления к абиотическим факторам, а не только и не столько биогеоценозическими процессами. Это подтверждается большой относительной частотой встречаемости монодоминантных лесных фитоценозов на

верхнем пределе леса (на единицу площади), чем в нижележащих ступенях лесного пояса. Аналогичные закономерности отмечены в популяциях доминирующих видов лесотундры по сравнению с таежными видами [19]. Поэтому сохранение форпоста горных лесов и их функций — задача в значительной мере эколого-популяционная, нежеле биогеоэкологическая.

3. Одной из основных научных задач заповедников, вытекающих из первоначальных идей их организации в нашей стране, является изучение растений и животных в условиях их естественной эволюции, т. е. в процессе эволюции без существенного антропогенного воздействия. Осуществление функций эталона ненарушенного региона биосферы заповеднику под силу при условии обеспечения не только естественного хода исторического развития биогеоценозов, но и такого же хода эволюции популяций. Оценка этих взаимосвязанных и взаимообусловленных, но не тождественных процессов возможна при дифференцированном изучении их соответственно на модельных стационарных популяциях и биогеоценозах в заповеднике и на сопредельных территориях.

Поставленные задачи необходимо решать в соответствии с намечившимся синтезом идей и подходов популяционной экологии и биогеоэкологии [16], что имеет особое значение в исследовании природных биосистем заповедника. Предлагаемые методические подходы апробированы нами в ходе разработки сети стационарного изучения колхидских и кубанских лесов (обоснование и закладка 36 стационарных участков в 1971 — 1974 гг. на 3 эколого-геоморфологических профилях, проходящих меридионально через Главный Кавказский хребет). Наше сообщение имеет целью подвести итог разработке принципов и наметить перспективы исследований. При этом акцент делается на изучение популяций основных лесобразователей — проблеме, ранее незатрагиваемой в заповеднике и выдвигаемой современными требованиями сохранения генофонда в число первоочередных.

ПРИНЦИПЫ ПОДХОДОВ И НЕКОТОРЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ РАБОТ

1. Семья как структурная единица популяции и биогеоэкоценоза. Соотношение ареала популяции и территории биогеоэкоценоза

В овладении механизмами эволюционного процесса важная роль принадлежит вскрытию принципиальных сторон соотношения границ популяции и биогеоэкоценозов на примере конкретных природных феноменов. В расшифровке экологической структуры популяций, в выяснении территориальных соотношений и функциональных связей между биогеоэкоценозами и попу-

лящей существенную роль может сыграть изучение семей реликтовых лесообразователей.

Семья — субпопуляционная структура, обладающая своим ареалом, как правило, в пределах ареала популяции. Под семьей растения понимается совокупность семенного потомства одной материнской особи (она же может быть и отцом или отцом могут быть другие особи), принадлежащей к амфигамному виду. Вегетативное потомство, принятое называть в отличие от семенного клонами, играет специфическую роль в формировании структуры популяций. Следует отметить, что до настоящего времени ни семьи, ни клоны лесообразующих видов не получили еще должного признания как объекты изучения экологической структуры популяций, хотя насущная необходимость их изучения была указана А. Л. Тахтаджяном еще в 1965 г. [11].

Возобновление и распространение основных лесообразователей посредством поселения семей, по-видимому, является правилом, а не исключением из него. В качестве элемента семьи можно указать на группы особей пихты кавказской (или кедра сибирского), выросшие из семян одной или нескольких шишек одной материнской особи. Отчетливо заметны семьи у многих древесных пород с тяжелыми плодами (дуб, бук, каштан и др.), не обладающими достаточно высокими аэродинамическими свойствами. О способности каштана поселяться семьями свидетельствуют описания его фитоценозов, сделанные С. Я. Соколовым [7] в районе Сочи, а семьи дуба скального обнаружены на Северо-Западном Кавказе и использованы для анализа генетической структуры его популяций Л. Ф. Семериковым [6]. О способности ели восточной возобновляться и расселяться семьями свидетельствует работа Л. И. Соснина [8]. Однако термин «семья» упомянутыми авторами не был использован, и значение ее в формировании структуры популяций и фитоценозов не вскрыто до сих пор.

Объем семьи, размер и форма ее ареала, положение по отношению к другим семьям, включая и случаи взаимоположения ареалов, зависят от репродуктивной способности деревьев, интенсивности и дальности распространения семян. Ясно вырываются семьи на границах популяций или их изолированных частей, в сообществах других лесообразователей, а также на свободной от леса территории, например на субальпийских полянах. Из пяти обнаруженных семей пихты кавказской две включены в сеть стационаров.

Непосредственно уловить характер территориальных и функциональных связей популяции и биоценоза не представляется возможным из-за нечеткости границ названных биосистем. Поэтому как методический прием и этап исследования проведен анализ территориальной субординации биоструктур: семьи, популяции и биоценозов. В качестве модели для анализа использован природный феномен поселения изолированной

семьи кавказской пихты на территории четырех лесных фитоценозов: каштано-дубняка лещинопного, дубо-каштанника орляковского, дубо-грабовника колхидского и дубо-грабовника овсянщцевого. Аналогичный пример с елью восточной встречен в упоминавшейся работе Л. И. Соснина: изолированная группировка молодых елочек, расположенных вокруг материнской ели, занимает территорию нескольких лесных ассоциаций: ельника овсянщцевого, пихтарника кисличника и др.

Превосходство арсала семьи над территорией биогеоценоза нельзя объяснить простой случайностью. По-видимому, для популяции основной эволюционирующей единицы вида тем более характерна способность превышать территорию биогеоценоза. Яркую иллюстрацию превышения территории популяции над таковой биогеоценоза даст фактическое соотношение популяций гребенчатых реликтов, сокращающих свои арсалы видов и современных лесных биоценозов. Так, хостинские популяции тиса ягодного и самшита колхидского (в тисо-самшитовой роще) не ограничиваются территорией одного какого-то биогеоценоза. Популяция тиса охватывает тисовник лавролиственневый, букняк колхидский и др., а популяция самшита — самшитники мшестый, сложный и др. Популяция пицундской сосны (Пицундская заповедная роща), например, включает в свой арсал три группы фитоценозов: сосняки прибрежные, грабниково-сосновые и сложные. Подобные примеры можно привести и по другим видам, имеющим изолированные участки арсала: каштан в Бабуккаульской котловине и ель восточная в бассейне реки Тихой в Кавказском заповеднике.

Таким образом, популяция у лесных древесных видов может превосходить по объему совокупность особей данного вида в пределах биогеоценоза. Однако и население вида в пределах биогеоценоза, т. е. целопопуляция, обладает специфическим генотипическим составом. Иными словами, генотипический состав целопопуляций в соседних биогеоценозах неодинаков. Возможно, целопопуляция — специфическая биоструктура в пределах популяции и биогеоценоза, она представляет собой элемент экологической и генетической структуры популяции. Популяция же — система целопопуляций и семей.

II. Генетическая структура семьи и популяции. Использование филогенетических признаков для анализа структуры популяции

Выявить генетическое богатство популяции, как нам представляется, в значительной степени возможно путем изучения «поведения» в популяциях фенотипических признаков, имеющих определенный смысл в филогении. Этому условию соответствуют альтернативные признаки у пихты Нордмана: 1) наличие у особей заостренной хвои на осевом побеге (цельнолистные особи) и 2) отсутствие заостренной цельной хвои (выемчатолистные особи). Раздвоенный кончик хвои у пихты в филогении признает-

ся эволюционно-примитивным признаком и рассматривается как след древней дихотомии [1]. Заостренный кончик, напротив, рассматривается как прогрессивный признак. Виды пихт с заостренной (цельной) хвоей встречаются в молодых рядах филогенетического древа. Среди них — пихты цельнолиственная и кефалинская. К молодым филумам также принадлежат пихты, хвоя которых несет в значительной мере признак цельности, это пихты белая, сибирская и Семенова. Они отличаются высокой продуктивностью и приспособленностью к современным условиям местопроизрастания.

Обнаружена связь признака «цельность» хвои осевого побега кавказской пихты с высокой продуктивностью ее особей, превышающей в 1,1—2,1 раза таковую выемчатолистных особей [4]. Достоверность различия подтверждена с помощью критерия «t» (Стьюдента). Доля выемчатолистных особей больше, чем цельнолистных, что соответствует соотношению этих признаков в современной филогении пихт: преобладание признака «выемчатости» над «цельностью».

Более быстрый рост цельнолистных пихт в семьях, популяциях и в интродукции, а также повышенная выживаемость цельнолистных по сравнению с выемчатолиственными свидетельствуют об относительном селективном преимуществе первого генотипа над вторым. Это согласуется с принадлежностью определяющего более продуктивный генотип признака («цельность») к прогрессивным в филогении.

Составы фенотипов семей и популяций сходны между собой, что свидетельствует о соизмеримости генотипической структуры семей и популяций. На это же указывает и сходство изменчивости количественных морфометрических признаков (рост и темп побегообразования) особей в семьях и популяциях. Учитывая взаимодействие генов между собой и с внешней средой, можно согласиться, что фенотипическая изменчивость отражает генотипическую [2]. Очевидно, генотипического состава семьи достаточно для возникновения из нее популяции, экотипа или даже вида [9].

Исследование «поведения» признаков филогении в современных популяциях не только углубляет наше представление о единстве микро- и макроэволюции, но и взаимообогащает методологические принципы этих разделов эволюционного учения.

III. Возрастная структура семей и популяции. Адаптивная роль генотипов. Лесообразовательный процесс как фактор микроэволюции

Анализ данных по соотношению генотипов в семьях и родственных им возрастных генерациях популяций приводит к следующим результатам. Хотя в целом в этих биоструктурах до 40 лет выемчатолистные низкопродуктивные особи преобладают над цельнолиственными — высокопродуктивными, доли обоих генотипов в возрастной группе 25—30 лет совпадают. Эта воз-

растная группа охватывает 10-летний период жизни семей, считая с момента поселения первых особей. В более молодых генерациях доля цельнолистных значительно меньше таковой выемчатолистных. В возрастных генерациях 10—15 лет между кривыми распределения численности генотипов по возрастной шкале сохраняется почти постоянный интервал. Распределение численности генотипов по возрастной шкале близко к нормальному. По-видимому, различное соотношение генотипов в разных возрастных группах является результатом возрастной избирательной элиминации [9], в форме которой проявляется действие естественного отбора. Немаловажное значение имеет также различная, генетически обусловленная норма реакции названных генотипов. В популяции, как системе с единым интегрированным генофондом, альтернативные по продуктивности генотипы играют в целом адаптивную роль, заключающуюся в обеспечении так называемой дифференциации деревьев на классы роста и развития, например классы Крафта.

Анализ соотношения генотипов молодых генераций пихты Нордмана в различных типах леса на разных стадиях развития по ступеням горно-лесного пояса (22 стационара) показал, что относительное участие цельнолистных пихт в листовых лесах выше, чем в собственно пихтовых. Данное обстоятельство приводит к гипотезе о лесообразовательном процессе как факторе микроэволюции, что в итоге может служить одним из путей расщиповки тезиса Г. Ф. Морозова [3] «лес — явление биогеографическое» с учетом современного уровня развития науки о лесе и популяционной экологии.

Изложенные (в конспективной форме) принципы анализа природных популяций пихты кавказской свидетельствуют, что отбор при ее селекции должен вестись в направлении повышения в лесах доли ее цельнолистных особей. Это один из путей повышения продуктивности пихтарников. Работа в указанном плане служит поиску форм для интродукции и разработки методов ранней диагностики роста. В конечном итоге результаты имеют прямое отношение к сохранению и обогащению генофонда популяций этого рекордного среди арборифлоры СССР по продуктивности вида.

Знакомство с современным состоянием учения о популяциях [9, 10, 12, 14, 13, 15] и материалами к составлению долгосрочных прогнозов развития популяционной экологии [19] позволяет выдвинуть в качестве наиболее актуальных (наряду с решаемыми уже и названными выше) ряд задач по изучению популяций основных реликтовых лесообразующих видов в заповеднике и сопредельных территориях на Северо-Западном Кавказе. Решение их в ближайшее 10-летие, на наш взгляд, будет насущно необходимо для сохранения редких реликтов в заповедниках, разработки научных основ природопользования и

внесет вклад в теорию заповедного дела, а именно: будет способствовать разработке основ управления динамикой популяций растений и животных в условиях заповедников, подверженных влиянию преобразуемых человеком сопредельных популяций.

ПЕРСПЕКТИВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ ИССЛЕДОВАНИЙ ПОПУЛЯЦИЙ ДРЕВЕСНЫХ ВИДОВ В ЗАПОВЕДНИКЕ

1. Изучение фенетики и фенографии древесных растений — выявление распространения важнейших фенотипов и соответствующих им генотипов в заповедниках и на сопредельных территориях. В решении этой задачи важная роль принадлежит кариологическому анализу.

2. Изучение биозкологических свойств, определяющих популяционную структуру видов: тип системы размножения, способы возобновления, распространения, ценоотические особенности, тип ареала, «поведение» в экстремальных условиях, принадлежность к историческим свитам растений.

3. Разработка критериев выделения популяций для большинства видов, определение в натуре границ популяций важнейших видов, установление биогеоценологического оптимума популяций (численность и территория), меры поддержания оптимума реликтов с деградирующим ареалом популяции, оптимума используемых популяций вне заповедника.

4. Создание популяционно-экологической классификации древесно-кустарниковых растений. В основу классификации необходимо положить представления о популяционной структуре видов. Выявление популяций, входящих в ядро биогеоценозов, а также популяций, формирующих подчиненную часть биогеоценозов. Выявление популяций — консортов по отношению к популяциям-детерминатам, вскрытие характера консортных связей в биогеоценозах, разработка принципов регулирования структуры консорций.

Эти задачи могут быть решены только в результате многолетних комплексных работ на стационарах заповедника как эмпирическая проверка гипотез. В частности, фенологические наблюдения, кроме их прямого значения, дадут (на основе выявления асинхронности фенофаз генеративного цикла) критерии границ популяции — по репродуктивной изоляции.

ЛИТЕРАТУРА

1. Маценко А. Е. Рихты Восточного полушария. — «Труды ВИН им. В. Л. Комарова АН СССР». М.—Л., «Наука», 1964.
2. Меттлер Л., Грегг Т. Генетика популяций и эволюции. М., «Мир», 1972.
3. Морозов Г. Ф. О биогеографических основаниях лесоводства. — «Лесной журн.», 1, Спб., 1914.
4. Придня М. В. Опыт анализа фенотипической структуры семей и популяций пихты кавказской для выбора направленности ее селекции. — Сб. тезис. докл. совещания «Методы селекции древесных растений». Рига, 1974.
5. Рагузов И. А. Тис ягодный (*Taxus baccata* L.). Биология и экология в связи с распространением и культурой на юге СССР. Автореф. дисс. Нальчик, 1974.
6. Семериков Л. Ф. Изучение структуры популяций скального дуба. Автореф. дисс., М., 1971.
7. Соколов С. Я. Общий естественноисторический очерк Сочинского района. — «Труды Кавказской экспедиции», ч. 1. Изд-во Ленинградского леспрот. НИИ, Л., 1931.
8. Соснин Л. И. О распределении колхидских растений в лесах Кавказского заповедника. — «Научно-методич. записки, вып. 8. Гл. управление по заповед., зоопаркам и зоосадам. М., 1941.
9. Синская Е. И. Динамика вида. М.—Л., Сельхозгиз, 1948.
10. Синская Е. И. Проблема популяций у высших растений (вып. 2). Л., Сельхозиздат, 1963г.
11. Тахтаджян А. Л. Некоторые вопросы теории вида в систематике современных и ископаемых растений. — «Бот. журн.», 1955, 40, 6.
12. Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы микроэволюционного процесса. — «Бот. журн.», 1958, 43, 3.
13. Шварц С. С. Принципы и методы современной экологии животных. — «Труды Ин-та биологии УФАИ СССР», Свердловск, 1960, вып. 21.
14. Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глозов П. В. Очерк учения о популяции. М., «Наука», 1973.
15. Шварц С. С. Эволюционная экология животных. — «Труды Ин-та экологии», Свердловск, 1969, вып. 65.
16. Шварц С. С. Популяционное изучение компонентов биогеоценозов. Очередные задачи и итоги работы биогеоценологических стационаров. Ч. 1. Л., «Наука», 1971.
17. Шварц С. С. Материалы к составлению долгосрочного прогноза развития популяционной экологии. — «Экологич.», 1972, 5.
18. Шварц С. С. Экология и эволюция. М., «Знание», 1974.
19. Шварц С. С., Данилов Н. П. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры. — «Журн. общ. биол.», 33, № 6, 1972.