

УДК 591.526

Е.Г.Петров, профессор

О ПОПУЛЯЦИОННОМ ПОДХОДЕ В ЛЕСНОЙ ФИТОЦЕНОЛОГИИ

The concept of population in reference to forest phytocenology is discussed and practical recommendations for forestry is given in this essay.

Крупнейшим эмпирическим обобщением биологии первой половины нашего века явилась формулировка понятия популяции как одной из главных элементарных структур организации жизни. Это научное достижение по масштабу можно сравнить лишь с формулировкой В.В.Докучаевым (1892) учения о почве и В.И.Вернадским (1928) - о биосфере.

Популяции в биологии занимают особое место: это элементарные формы реального существования видов в природе.

Изучение популяций важно и для теоретической, и для прикладной биологии. Без понимания процессов на популяционном уровне, без выделения популяций и их групп немислимо грамотное описание внутривидового разнообразия и различий между близкими видами - вопросы, которые сегодня становятся особенно актуальными в свете задачи сохранения генофондов. Без популяционного подхода немислима организация длительной эксплуатации любых живых природных ресурсов.

С популяцией работает немало исследователей древесных лесобразующих пород, но, как правило, понимают под этим термином место взятия пробы, достаточно удаленное от другой сравниваемой с ним точки. Само понятие популяции очень мало обсуждается в печати, хотя единого мнения по этому вопросу, по-видимому, не существует. В общем виде популяция определена как основная единица существования, приспособления и эволюции вида (Завадский, 1968).

В основе единства популяции - панмиксия, свободное скрещивание, перемешивание генов, которое и создает единый генофонд популяции; в самом механизме свободного скрещивания заложен аппарат, стабилизирующий численность компонентов данного сообщества (Четвериков, 1926). Со времени работы С.С.Четверикова начала свое существование самостоятельная отрасль знания - популяционная генетика, объект которой - популяция, а принцип - генетическая дифференциация вида в связи с экологическим фоном.

По определению Н.В.Тимофеева-Ресовского, популяция - это совокупность особей определенного вида, в течение большого числа поколений населяющих определенную территорию, внутри которой осуществляется та или иная степень панмиксии, нет заметных изоляционных барьеров и которая определена от соседних таких же популяций той или иной степенью

давления изоляции. Это определение содержит перечисление принципиальных условий, обеспечивающих становление популяции как единого целого, и главное - из него закономерно следует "генетическая сущность" популяции, что весьма существенно, т.к. эта "деталь" нередко остается за пределами внимания исследователей, хотя она-то и есть отличительная черта всякой популяции по сравнению с любой другой группой организмов. Существенно в этом определении и условие длительного существования организмов на одной определенной территории. Принятие этого условия означает необходимость длительного воздействия естественного отбора на группу совместно существующих организмов, для того чтобы сформировалась популяция, и, следовательно, исключает из понимания популяции временные группировки организмов, сорта-популяции или молодые искусственные насаждения.

По определению А.В.Яблокова [4], популяция - это минимальная самовоспроизводящаяся группа особей одного вида, на протяжении эволюционно длительного времени населяющая определенное пространство, образующая самостоятельную генетическую систему и формирующая собственное экологическое гиперпространство. Из этого определения вытекает, что популяция - это всегда достаточно многочисленная группа особей, на протяжении большого числа поколений в высокой степени изолированная от других аналогичных групп особей. Определение составлено применительно к популяции животных, но, по-видимому, оно имеет и более широкое применение.

В предлагаемом определении популяция характеризуется размером, длительностью существования, занимаемым пространством, генетической и экологической самостоятельностью.

В пределах каждой популяции как результат мутаций образуется определенный фонд генотипической изменчивости [2,5]. Он определяет общие потенциальные возможности расчленения вида на популяции. Более полиморфные и вариабельные виды должны характеризоваться повышенным числом популяций. При этом чем выше генетическая разнородность популяции, чем больше ее генофонд, тем выше ее экологическая пластичность и тем быстрее она способна преобразовываться под влиянием изменений внешней среды. Этот закон популяционной биологии [6] реализуется при дифференциации вида на локальные популяции.

Кроме свойств самого вида очень большую роль в формировании популяции играют свойства физико-географической и биологической среды, в которой формируются популяции. Среди них наиболее важны следующие.

1. Наличие изолирующих факторов неживой среды.

Некоторое значение в этом смысле могут иметь крупные реки. Большую роль играют широко распространенные на территории лесной зоны

заболоченные пространства. При достаточной протяженности они могут служить серьезным препятствием для контактирующих популяций.

2. Изолирующие факторы биотической среды.

Многие виды древесных растений вкраплены в обширные лесные территории в виде небольших массивов и даже отдельных особей. Взаимосвязь между ними весьма затруднена. Это способствует обособлению отдельных поселений и возникновению популяций. Формируется так называемая ценопопуляция [7,8,9].

3. Особенности пространственной дифференциации природно-климатических факторов.

В условиях мозаичного распределения указанных факторов при отсутствии заметной изоляции экотопов, что наблюдается на равнинах с пересеченным рельефом, когда происходит чередование небольших участков болот с суходолами или всхолмлений с понижениями и т.д., дифференциации вида на популяции не происходит в связи с отсутствием условий для их стабилизации. При значительном увеличении размера площадей с неодинаковым сочетанием экологических факторов возможно обособление отдельных популяций. Такая картина наблюдается на территории крупных болотных массивов, где формируются болотные популяции сосны. Формирование популяций возможно и на мелких участках при наличии надежной изоляции в горах.

4. Особенности временной дифференциации природно-климатических факторов.

Резкие колебания климата способны ускорять или замедлять процесс вычленения популяции.

Таким образом, важным фактором, способствующим дифференциации вида на популяции, является изоляция. Изоляция, нарушая панмиксию (свободное скрещивание особей), создает условия для формирования в изолированных участках генофонда, отличающегося от исходного, т.е. создает условия для формирования новой популяции.

Кроме территориальной, существуют и другие виды изоляции. Так, фенологическая изоляция возникает вследствие несовпадения сроков цветения и выражается в уменьшении или исключении возможности образования потомства от особей с разными сроками начала и конца цветения. Она может возникнуть между насаждениями из географических районов с разными климатическими условиями или между насаждениями из одного географического района, но с разными температурными режимами среды.

Наиболее острой и назревшей проблемой популяционной биологии является определение объема и границ природных популяций и изучение популяционной структуры конкретных видов.

При изучении популяций древесных растений чрезвычайно важно решить задачу выделения популяций древесных пород в лесном массиве и сопоставить понятие популяций утвердившимся лесотипологическим и лесохозяйственным единицам. Однако вопрос об объеме и границах популяций не всегда ясен даже для видов, расселяющихся в ареале группами, или для видов малоподвижных, границами для которых служат уже незначительные физические преграды. Даже в этих случаях неясно, составляет ли изолированная группа одну или несколько популяций. Для древесных же растений, занимающих массивы протяженностью в сотни километров, разрывы между которыми преодолимы для пыльцы и семян, проблема объема и границ популяций кажется порой просто лишеной смысла. Однако, несмотря на трудности выделения конкретной популяции древесных видов в непрерывном массиве, эта задача должна быть поставлена и пути к ее решению могут быть найдены.

Представление об объемах и границах популяций важно в первую очередь для практики, поскольку оно конкретизирует популяцию, проектируя ее на местности и тем самым определяя как объект хозяйственной деятельности. Решение вопроса об объеме популяции означает решение задачи выделения конкретной популяции в ареале вида. Объем популяции складывается по крайней мере из трех сопряженных величин: территории, на которой она располагается, количества особей (численности) и генофонда. Генофонд популяции - это смесь различных генотипов и редких мутаций, набор и количество которых отлично от таковых любой другой популяции. Генофонд формируется под действием многих факторов, и один из них - численность популяций. В свою очередь, численность также определяется рядом факторов, один из которых - территория, на которой популяция размещена. Площадь же в определенной степени зависит и от численности, и от генофонда: с одной стороны, в естественных насаждениях численность связана с характером размещения деревьев по площади [10], а с другой - единый генофонд популяции обеспечивается свободным скрещиванием, которое может осуществляться лишь на определенной площади.

Существуют две крайние точки зрения на величину популяции у древесных пород, обе они исходят из принципа панмиксии: объем популяции невелик, не более 0.8-1.5 га [11] или объем популяции велик - от десятков до сотен и тысяч гектаров [12,13]. Первая точка зрения о малом объеме популяции основана на том факте, что, например, в массиве соснового леса от деревьев высотой 15-20 м при сомкнутости 0.6 и полноте насаждения 0.7 пыльца в основной своей массе не улетает дальше 12-30 м, а семена - далее 50-70 м. Однако такой небольшой объем популяции неизбежно приводит к инбридингу, т.е. близкородственному скрещиванию и, следовательно, к выщеплению летальных мутаций, а затем к ослаблению популя-

ции. Следовательно, объем популяции не может быть меньше некой допустимой нормы. Предполагается, что эффективный размер популяций составляет не менее 1000 деревьев.

Многие исследователи вслед за Л.Ф.Правдиным [14,15] полагают, что популяции лесообразующих видов располагаются в границах образуемых ими типов леса (типов биогеоценозов). Однако нужно иметь в виду, что тип леса - категория таксономическая; он состоит из большого числа порой сильно удаленных друг от друга участков леса, объединяемых определенными эколого-морфологическими и структурными признаками.

На равнинных территориях ареал популяции может составлять десятки тысяч гектаров; в горных условиях он существенно меньше - тысячи и сотни гектаров; общее число взрослых деревьев в популяции составляет 105 - 107 экземпляров и более. Учитывая, что подавляющий вклад в следующее поколение вносят деревья первого и второго классов роста, составляющие 20-30% общей численности, репродуктивную численность популяции можно ориентировочно считать равной уровню 105 особей

Предполагается, что геном (т.е. совокупность генов, характерных для диплоидного набора хромосом данного вида организма) у большинства видов содержит 104 - 105 локусов (местоположение определенных генов) его аллелей на карте хромосомы. У древесных растений около половины из них, или несколько более, полиморфны и содержат от 2 до 10 аллелей и больше. Для определения числа деревьев в выборке, в которой будет присутствовать хотя бы один редкий аллель, с вероятностью, близкой к 1.0, С.А.Мамаев с сотрудниками [16] использовал функцию распределения. По их расчетам, в дубовом древостое 100-летнего возраста 2-го класса бонитета с полнотой 0.8 и густотой 400 экз./га минимальная площадь, на которой с вероятностью 0.99 будет представлен аллелофонд популяции с частотами аллелей до 0.001 включительно, составит около 100 га. Этот предельно минимальный размер популяционного ареала в 100 га с риском порядка 1% утраты редких аллелей следует увеличить в 3-5 раз для повышения надежности системы, поскольку при его расчете не учтен ряд факторов (пожары, ветровалы, случайная гибель деревьев-носителей редкого аллеля). Таким образом, при эксплуатации и любых видах воздействия на популяцию ее минимальный размер не должен уменьшаться более чем на 300-500 га спелых насаждений главной породы. Тогда будет сохраняться основной аллелофонд популяции.

В последние несколько десятилетий лесная селекция достигла значительных успехов. В ряде стран приняты обширные национальные программы по лесной селекции, в результате резко возрастают площади насаждений, созданные на улучшенной генетической основе. Однако необхо-

димось постоянного ухода и выращивания таких насаждений на хорошем агротехническом фоне, сильная повреждаемость вредителями и болезнями уже сейчас вызывают тревогу. Создаваемые насаждения нередко представлены одним или немногими генотипами, поэтому задерживается дифференциация деревьев в древостоях, нарушается синхронизация генетически обусловленных режимов развития с циклами погодных условий, массовыми выплодами и активностью вредителей. Создание насаждений на улучшенной, но, по существу, обедненной генотипической основе является началом своеобразного "одомашнивания" основных видов - лесообразователей. Лесообразующие виды, в отличие от сельскохозяйственных растений и животных, являются центрами весьма обширных консорций. Поэтому их "одомашнивание" должно сопровождаться "одомашниванием" десятков и сотен видов консортов, которые в противном случае автоматически превращаются во вредителей. Вероятно, это непосильная задача даже в отдаленном будущем.

Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнев А.К. [16] отмечают, что в последние годы в лесном хозяйстве широко используются представления о плюсовых и элитных деревьях, повсеместно создаются плантации из потомства лучших особей, пропагандируется выращивание клональных и прививочных культур. Не отрицая полезность изысканий и расширения работ по отбору ценных особей производителей и искусственному вегетативному размножению ценных пород, необходимо еще раз напомнить, что в этом деле не должно быть поспешности. Речь идет, во-первых, о том, что в лесной селекции пока еще нет четкого представления о фенотипических маркерах-признаках, которые позволяли бы со всей определенностью идентифицировать лучшие генотипы. Во-вторых, селекция по отдельным фенотипам может дать и отрицательные результаты в отношении устойчивости потомства, что обнаруживается при семенном размножении лишь через несколько десятилетий. Это чревато серьезными последствиями для лесного хозяйства страны. В этой связи более оптимальным будет отбор и размножение лучших в селекционно-генетическом плане насаждений-популяций, т.к. размножая только отдельные, пусть даже и лучшие генотипы, мы неизбежно обедняем генофонд, что ведет в конечном итоге к инбридингу - близкородственному скрещиванию и вырождению популяции.

Таким образом, несомненный научный и практический интерес представляет необходимость узнать и понять сущность популяции древесных видов, установить, на чем основана ее способность к длительному и устойчивому сохранению своего единства.

ЛИТЕРАТУРА

1. Завадский К.М. Вид и видообразование. - Л: Наука, 1968.
2. Четвериков С.С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики /Журн. exper. биол. Сер.А, 1926.
3. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. -М: Наука, 1973.
4. Яблоков А.В. Популяционная биология. -М: Наука, 1987.
5. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции, -М: Изд.АН СССР, 1946.
6. Шварц С.С. Эволюционная экология животных / Тр. Ин-та экологии растений и животных. 1969, вып. 65,
7. Работнов Г.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Тр.Ботанич. ин-та АН СССР. 1960, сер.3, вып.6
8. Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения / Полевая геоботаника, Т.1, М.-Л.: Изд. АН СССР, 1959.
9. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения / Полевая геоботаника, Л., 1964. Т.3.
10. Сляднев А.П. Формирование деревьев в биогруппах сосны / Тр. Брянского лесотехн. ин-та, 1956. Т.7.
11. Санников С.Н., Гришина И.В. Экспериментальное изучение разлета пыльцы в древостое / Экология, 1979. №1,
12. Мамаев С.А., Семериков Л.Ф. Актуальные проблемы популяционной биологии растений / Экология, 1981. №2
13. Семериков Л.Ф. Популяционная структура дуба черешчатого / Исследование форм внутривидовой изменчивости. М: Наука, 1981.
14. Правдин Л.Ф. Некоторые соображения о понятиях биогеоценоз и популяция в лесоведении / Лесоведение, 1969. №5.
15. Правдин Л.Ф. Значение генетики в развитии учения о лесе / Науч.осн. селекции хвойных древесных пород.- М: Наука, 1978,
16. Мамаев С.А., Семериков Л.Ф., Махнев А.Г. О популяционном подходе в лесоводстве / Лесоведение, 1988. №1.