

УДК 630*165:630*1823:575.126

ГЕНЕТИКО-ЭВОЛЮЦИОННЫЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМ

©2003г. Л.И.Милютин

Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН

660036 Красноярск, Академгородок

Поступила в редакцию 26.04.2002 г.

Рассматривается роль генетико-эволюционных факторов в устойчивости лесных экосистем, в частности роль гомеостаза. Анализируются взаимосвязи устойчивости популяций древесных растений и лесных экосистем. Обсуждаются прикладные вопросы генетической устойчивости лесных насаждений.

Лесные экосистемы, популяции, устойчивость, полиморфизм, гомеостаз.

Важность роли генетико-эволюционных факторов в устойчивости любых экосистем (в том числе и лесных) общепризнанна, однако применительно к лесным сообществам необходимы специальные исследования этого вопроса, которые практически не ведутся. Как известно, генетико-эволюционной основой устойчивости лесных экосистем является стабильность популяций лесных древесных растений. Внутривидовой полиморфизм, определяющий эту стабильность, обычен в популяциях и формируется в процессе стабилизирующего отбора.

"С генетико-селекционной точки зрения популяция - наименьшая по величине система, способная существовать на протяжении теоретически неограниченного числа поколений" [21, с. 2S]. Однако стабильность популяций нередко нарушается, причем варианты таких нарушений различны. Например, лесные культуры нередко создаются из семян, полученных от небольшого числа деревьев, что приводит к снижению полиморфизма и как следствие к меньшей устойчивости создаваемых насаждений. Особенно часто это происходит при формировании интродукционных популяций. Снижение полиморфизма при создании искусственных лесных насаждений не только предполагается а priori, но и доказано экспериментально, например в исследованиях З.Х. Шигапова [19].

К сожалению, роль полиморфизма в создании устойчивых лесных экосистем недооценивается практикой лесного хозяйства. Основным методом современной лесной селекции является плюсовая селекция, имеющая как достоинства, так и недостатки, один из которых - нарушение стабильности создаваемых лесных насаждений. Лучшие деревья отбирают по хозяйственно важным признакам, чаще всего - по скорости роста. Однако любой отбор снижает уровень полиморфизма и

лучше всего адаптированы к условиям среды особи со средними значениями признака (в том числе и скорости роста), по определению Ю.П. Алтухова [2], оптимальные "средние" фенотипы. В связи с этим предлагались разные способы сохранения полиморфизма при отборе плюсовых деревьев и насаждений, однако в практику лесного хозяйства они не вошли.

При создании искусственных лесных насаждений на генетико-селекционной основе важной целью является выращивание деревьев а стабильным проявлением хозяйственно-ценных признаков. Требуемая стабильность обеспечивается двумя факторами: индивидуальным гомеостазом генотипа и системным гомеостазом популяции, состоящей из определенного числа генотипов [16]. Напомним, что генетический гомеостаз это способность популяции поддерживать определенную стабильность и целостность генотипической структуры в изменяющихся условиях среды. Принципиальная возможность использования индивидуального гомеостаза доказана достижениями в клоновой селекции многих видов древесных растений. Примером популяционного гомеостаза служат природные популяции лесных древесных растений, хорошо адаптированные к конкретным условиям среды. По мнению В.М. Роисова [16], эволюционные процессы сформировали два типа популяций. Первый тип наблюдается в оптимальных условиях среды, когда выживаемости генотипов способствовала их конкурентная способность. Если это свойство коррелирует со скоростью роста, популяция должна состоять из быстрорастущих особей, приспособленных к определенным внешним условиям. Второй тип формируется в неблагоприятных условиях (северные районы, высокогорье и пр.), где выживают особи, адаптированные к меняющимся экологическим

условиям и обладающие высоким гомеостазом, но не обязательно высокой продуктивностью.

На практике популяции древесных растений представляют собой разные сочетания обоих типов. Следует отметить, что эффект стабилизации популяционных систем основан, по-видимому, на более сложном механизме, чем генетический гомеостаз простейшей полиморфной популяции [3]. Как известно, популяции находятся в состоянии той или иной степени гомеостаза в периоды обычных медленных изменений их структуры при сравнительно слабом воздействии микроэволюционных факторов [12, 17 и др.]. В последние десятилетия антропогенное воздействие на лесные экосистемы нарастает, поэтому необходимо повысить их устойчивость, важнейшим фактором которой является биоразнообразие лесных древесных растений, в частности их внутривидовой полиморфизм.

Благодаря полиморфизму "популяция приобретает необходимую пластичность приспособления к гетерогенной и постоянно изменяющейся во времени среде обитания. Генетическая гетерогенность популяций позволяет виду использовать не только новые наследственные изменения, возникшие за время жизни одного поколения, но и возникшие и сохраненные за целый ряд предыдущих поколений". В этом смысле гетерогенность популяций является "мобилизационным резервом" [5]. "Определенный уровень генетической гетерогенности популяций, отражая общие свойства генотипа и весь комплекс взаимодействий организма со средой, обеспечивает и некоторую оптимальную приспособленность популяции в каждый данный момент времени" [18, с. 102]. Приведенные материалы о генетической гетерогенности (или полиморфизме) популяций характеризуют адаптивные возможности и, следовательно, стабильность не только самих популяций, но и формируемых ими экосистем. Интересно, что при сильном антропогенном воздействии в популяциях лесных древесных растений может возрастать уровень полиморфизма, что наглядно показано, например, в исследованиях сосны обыкновенной [4]. Таким образом, "мобилизационный резерв" популяции стремится сохранить ее стабильность.

Ссылаясь на работы Т.А. Работнова, Б.М. Миркин [13] указывает, что даже в генетически однородной популяции формируются разные ценогруппы - процветающие, угнетенные, индифферентные особи, которые по-своему используют среду. Эти группы (у лесных деревьев отражаемые в какой-то степени классами роста) также гетерогенны, и в конечном итоге (поскольку в ценопопуляциях нет двух идентичных особей) каждое растение по-своему использует среду и занимает свою микронишу. Такая гетероген-

ность ценопопуляций - один из механизмов поддержания их стабильности и как следствие этого стабильности всего многовидового сообщества.

Особо следует остановиться на устойчивости широко распространенных в природе гибридных популяций древесных растений. Естественный отбор, и в частности стабилизирующий, обычно направлен против гибридизации. Так, несмотря на наличие постоянной интрогрессии *Larix sibirica* и *Larix gmelinii* и фертильность их гибридов, давление отбора на гибридные формы очень велико и родительские виды остаются фенотипически чистыми и приуроченными к свойственным им местообитаниям.

Механизмы поддержания устойчивости лесных экосистем на основе высокого полиморфизма популяций древесных растений могут быть различными. Кроме приведенных выше примеров из области лесовосстановления, следует обратить внимание, в частности, на проблемы лесозащиты. Известно, что отдельные особи в популяции обладают различной степенью иммунитета к вредным насекомым и болезням, и это в значительной степени определяет уровень устойчивости популяции и лесной экосистемы в целом. К сожалению, генетика иммунитета лесных древесных растений и их селекция на устойчивость к патогенным факторам разработаны пока недостаточно.

Говоря о взаимосвязи устойчивости популяций и экосистем лесных древесных растений, необходимо отметить, что наиболее наглядно она проявляется в одновидовых экосистемах, которые однако встречаются крайне редко (например, чистые мертвопокровные сосняки на песках), и в таких экосистемах их стабильность определяется главным образом стабильностью популяций. Заметная роль генетико-эволюционных факторов отчетливо проявляется также в устойчивости "островных", (изолированных) лесных экосистем, что установлено, например, при изучении изолированных популяций сосны обыкновенной в Забайкалье [6, 8, 11 и др.] Определяющее значение стабильности популяций в устойчивости лесных экосистем наглядно проявляется также при сравнительном анализе лесных насаждений, произрастающих в резко контрастных условиях, например в болотных и плакорных местообитаниях [14, 15 и др.].

В целом же устойчивость многовидовых лесных экосистем в связи с большой продолжительностью жизни и поздним вступлением в репродуктивный период большинства древесных растений, по-видимому, в меньшей степени, чем в экосистемах других организмов, зависит от генетико-популяционных факторов. Но различие здесь только в масштабах времени. С другой стороны, у лесоводов преобладает эколого-систематический

подход к популяциям, рассматривающий их как ценопопуляции, по А.А. Корчагину [10], или местные популяции, по К.М. Завадскому [7]. При таком подходе взаимосвязь между популяцией и экосистемой проявляется особенно наглядно.

В общем же стабильность многовидовых лесных, как и других экосистем, зависит от равновесия структуры популяций всех видов, входящих в эти экосистемы, т.е. от состояния, которое И.И. Шмальгаузен [20, с. 458] назвал "биоценологическим гомеостазом"

Кстати, с генетической точки зрения кажутся несколько схоластичными давние лесоводственные дискуссии о большей устойчивости смешанных лесных насаждений, чем чистых. Если чистые насаждения сформированы видом, имеющим значительный внутривидовой полиморфизм, и различные его формы хорошо адаптированы к условиям среды, то такие насаждения будут не менее устойчивы, чем смешанные. Это наглядно видно, в частности, на примере чистых лиственных насаждений северо-восточных районов Сибири.

Нам известно очень немного работ, в которых анализируется или моделируется взаимосвязь устойчивости отдельных популяций лесных древесных растений и формируемых ими экосистем. Например, К. Штерн и Л. Рош [25] предприняли попытку рассмотреть в совокупности популяции древесных растений и лесные экосистемы, основываясь на теории информации (работы Уоддингтона и др.). По их образному выражению, экосистема является регулятором популяции, и совпадение экологической ниши и фенотипа обеспечивает ее стабильность.

К. Штерн и Л. Рош рассмотрели много примеров и частных случаев взаимосвязей отдельных популяций и целых экосистем. Их вывод (сделанный еще раньше И.И. Шмальгаузен) о том, что экосистема является регулятором популяции, в лаконичной форме характеризует эти взаимосвязи. Как частные случаи рассматриваются широко известные примеры взаимосвязей отдельных популяций и экосистем: коэволюция, взаимоотношения "дерево-насекомое", "хищник-жертва", "паразит-хозяин" и др. Здесь, конечно, еще много нерешенных с генетико-эволюционной точки зрения проблем, обусловленных, например, несопадением сроков жизни поколения дерева и других организмов, в частности насекомых. К сожалению, упомянутая работа [25] несколько устарела, а более поздние исследования в основном касались только частных случаев взаимодействия и устойчивости популяций в лесной экосистеме. Здесь в первую очередь следует назвать известную работу А.С. Исаева и Г.И. Гире [9].

Из других работ можно отметить интересную статью В.Г. Суховольского с соавт. [24], в которой отмечается, что существуют два основных

подхода к проблеме связи разнообразия и устойчивости экосистем. Согласно Р.Х. Мак-Артура [22] с увеличением разнообразия экосистемы ее устойчивость возрастает. По Р.М. Мэю [23], наоборот, чем больше видов в экосистеме и чем теснее и интенсивнее связи между видами, тем ниже устойчивость экосистем.

В качестве примера устойчивых экосистем сторонники точки зрения Р.Х. Мак-Артура приводят тропические леса с их высоким уровнем видового разнообразия. Однако и хвойные леса бореальной зоны, формируемые преимущественно одной породой (например, лиственницей или пихтой) с низким видовым разнообразием, устойчивы. Существуют по меньшей мере последние 4-5 тысяч лет. Высокий уровень устойчивости хвойных лесов можно рассматривать как подтверждение гипотезы Р.М. Мэя, однако с этой точки зрения тропические леса должны быть предельно неустойчивыми. Тот факт, что тропические бореальные леса равно устойчивы, можно считать парадоксом, не укладывающимся ни в один из теоретических представлений о связи устойчивости и разнообразия [24].

Пытаясь объяснить этот парадокс, авторы вводят и обосновывают гипотезу о том, что устойчивость тропических лесов может быть связана с высокими показателями морфологического разнообразия, а устойчивость бореальных хвойных лесов (преимущественно однопородных) — разнообразием типов жизненной стратегии. Непредставляется, что здесь возможно более простое объяснение: устойчивость тропических лесов связана с высокими показателями морфологии и разнообразия на видовом уровне, а бореальных хвойных — на внутривидовом. Например, хвойные леса Сибири сформированы как максимум многими видами, но все эти виды занимают обширные ареалы и подразделяются (генетически, экологически, морфологически и т.д.) на внутривидовые таксоны, которые и являются в этом регионе новыми компонентами биоразнообразия.

Как отмечалось, стабильность популяций экосистем формируется в процессе стабилизирующего отбора. Нарушение устойчивости популяций является результатом действия другого типа естественного отбора — движущего отбора, ведущего к включению в популяцию новых мутационных комбинаций, которые при изменении условий существования оказываются хорошо приспособленными к этим изменениям. Таким образом, нормальный эволюционный процесс осуществляется только перестройкой популяции, разрушающейся она при формировании такого генетического груза, т.е. появления в популяции летальных и других отрицательных мутаций, вызывающих гибель особей или снижение жизнестойкости.

В последние годы генетические аспекты устойчивости популяций лесных древесных растений обсуждаются с точки зрения лесохозяйственной практики. Ф.Д. Авров [1] считает, что воспроизводство устойчивых в онтогенезе и в ряду поколений лесных насаждений возможно лишь семенами деревьев из этих же насаждений. Автор даже предлагает называть лесовосстановлением только такое воспроизводство лесов, а создание насаждений из инорайонных семян, которое, по его мнению, может иметь целью лишь выращивание целевых плантаций, он предлагает называть лесовыращиванием. В связи с этим подвергается сомнению практика переброски семян и в целом лесосеменного районирования. По Ф.Д. Аврову, "перемещенное за пределы материнских популяций семенное потомство, интродуценты и селекционные сорта часто могут превосходить по показателям роста местный экотип. Однако такие культуры неустойчивы и не способны к самопроизводству в ряду поколений" [1, с. 35].

Несмотря на кажущуюся логичность этих умозаключений (местное должно быть устойчивее чужеродного) и трудность их экспериментальной проверки "в ряду поколений" древесных растений, нам они представляются надуманными, еще одной версией устаревшего и отвергнутого правила немецкого лесоводства: "Zurück zur Natur" ("Назад к природе"). Выводы Ф.Д. Аврова, в частности, опровергаются многочисленными примерами успешной многовековой практики интродукции древесных растений, в том числе и для создания устойчивых лесных насаждений.

Закключение. Таким образом важность и нерешенность рассматриваемой проблемы должны привести уже в ближайшее время к обобщению имеющихся исследований и моделированию устойчивости лесных экосистем на основе моделей структуры входящих в них популяций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Авров Ф.Д. Восстановление устойчивых лесных насаждений // Лесн. хоз-во. 2000, № 2. С. 33-35.
2. Алтухов Ю.П. Генетические процессы в популяциях. М.: Наука, 1989. 328 с.
3. Алтухов Ю.П., Рынков Ю.Г. Популяционные системы и их структурные компоненты. Генетическая стабильность и изменчивость // Журн. общей биологии. 1970. Т. 31. № 5. С. 507-526.
4. Бахтиярова Р.М. Генетическая структура популяции сосны обыкновенной в условиях промышленного загрязнения на Южном Урале. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 03.00.16. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 1994. 17 с.
5. Гершензон СМ. "Мобилизационный резерв" внутривидовой изменчивости // Журн. общей биологии. 1941. Т. 2. № 1. С. 85-107.
6. Дворецкий Н.И. Изменчивость сосны обыкновенной в Восточном Забайкалье. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 06.03.01. Красноярск: Ин-т леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 1997. 18 с.
7. Завадский КМ. Вид и видообразование. Л.: Наука, 1968. 404 с.
8. Ирошников А.И. О генотипическом составе популяций сосны обыкновенной в юго-восточной части ареала // Селекция хвойных пород Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1978. С. 76-95.
9. Исаев А.С., Гуре Г.И. Взаимодействие дерева и насекомых-ксилофагов. Новосибирск: Наука, 1975. 346 с.
10. Корчагин А.А. Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1966. Т. III. С. 63-131.
11. Ларионова АЯ. Изоэнзимный полиморфизм // Сосна обыкновенная в Южной Сибири. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1988. С. 75-93.
12. Ли Ч. Введение в популяционную генетику. М.: Мир, 1979. 547 с.
13. Миркин БМ. Что такое растительные сообщества. М.: Наука, 1986. 161 с.
14. Муратова Е.Н., Седельникова Т.С. Кариологическое исследование болотных и суходольных популяций сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.) // Экология. 1993. № 6. С. 41-50.
15. Петрова И.В., Санников СМ. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: Ин-т леса УрО РАН, 1996. 159 с.
16. Роне В.М., Кривма Д.Я., Кавац Я.Э. Проблема гомеостаза в лесной селекции // Лесоведение, i'Л1. № 6. С. 25-31.
17. Тимофеев-Ресовский Н.В. Внутривидовые генетические равновесия и их нарушения как основные элементарные явления, лежащие в основе эволюционного процесса // Философские проблемы эволюционной теории. Матер. к симпозиуму. М.: Наука, 1971. 4. 1. С. 41-43.
18. Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с.
19. Шигапов З.Х. Генетический анализ природных популяций и лесосеменных плантаций сосны обыкновенной. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. 06.03.01. Красноярск: Институт леса им. В.Н. Сукачева СО РАН, 1993. 23 с.
20. Шмальгаузен И.И. Проблемы дарвинизма. Л.: Наука, 1969. 493 с.
21. Яблоков А.В., Ларина Н.И. Введение в фенетику популяций. М.: Высш. шк., 1985. 159 с.
22. MacArthur R.H. Fluctuation of animal population and a measure of community stability // Ecology. 1955. V. 36. № 3. P. 533-536.

23. *May R.M.* Stability and complexity in model ecosystems. Princeton: Princeton University Press, 1973. 515 p.
24. *Soukhovolsky V., Buzilin A., Dashkovskaya I., Sekretenko O.* Biological diversity and stability of forest ecosystems // Biodiversity and Dynamics of Ecosystems : North Eurasia. V. 4. Part 1. Forest ecosystems of North Eurasia. Novosibirsk, 2000. P. 116-118.
25. *Stern K., Roche L.* Genetics of forest ecosystems. Berlin Heidelberg, New York: Springer-Verlag, 1974. 330 p.

Genetic and Evolutionary Bases of Forest System Stability

L. I. Milyutin

Stability of forest tree populations is a genetic and evolutionary basis for the forest ecosystem stability. Intraspecific polymorphism, responsible for this stability, is usual in tree populations and develops in the process of stabilizing selection. The increase of anthropogenic impact on forests in the last ten years demands to pay special attention to their stability. Biodiversity of forest tree plants, their polymorphism in particular, is one of the most important factors of their stability.