

ОРИГИНАЛЬНЫЕ
СТАТЬИ

УДК 574.3; 630+18

РАЗВИТИЕ ЛЕСНОЙ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ
И БИОГЕОЦЕНОЛОГИИ НА УРАЛЕ

© 2014 г. С. Н. Санников, Н. С. Санникова, И. В. Петрова, С. А. Шавнин

Ботанический сад УрО РАН

620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202

E-mail: stanislav.sannikov@botgard.uran.ru, sannikovanelly@mail.ru,

irina.petrova@botgard.uran.ru, sash@botgard.uran.ru

Поступила в редакцию 10.06.2014 г.

Кратко изложены приоритетные направления, концепции, подходы, методы и итоги полувековых исследований по лесной генетике, экологии, географии и биогеоценологии уральской школы популяционной биологии древесных растений. Приведены результаты количественного геноэкологографического изучения лесов на основе популяционного подхода, а также основные теоретические обобщения, которые могут способствовать интерпретации и развитию исследований.

Ключевые слова: *лесная популяционная биология, популяция, хвойные, биогеоценоз, микро-экосистема, генетика, микроэволюция, экология, география, Урал.*

ВВЕДЕНИЕ

В последние 50–60 лет одной из кардинальных концепций лесной биологии, открывающей возможность получения принципиально новых результатов, стал популяционный подход. Представление о ценопопуляции как совокупности деревьев того или иного вида в пределах одного биогеоценоза давно и широко использовано в лесной экологии и биогеоценологии (Карпов, 1958; Корчагин, 1964; Плотников, 1970; Санников, 1973; Проскуряков, 1977; Смирнова, Чистякова, 1982; Дыренков, 1984; Санников, Санникова, 1985). На его основе выявлены почти все ныне известные общие закономерности структуры, функций и динамики дендроценопопуляций.

С 60-х гг. XX в. на базе синтеза идей школ популяционной экологии С. С. Шварца и генетики популяций Н. В. Тимофеева-Ресовского в Институте экологии растений и животных, а затем в Институте леса и Ботаническом саду УрО РАН развернуто систематизированное популяционно-биологическое изучение лесов Урала и других регионов Северной Ев-

разии. В итоге полувековых исследований сформировались ключевые направления, методические принципы, методы и теоретические концепции уральской школы популяционной биологии древесных растений.

Цель данного сообщения – краткий обзор основных направлений, методических подходов и результатов этих исследований на примере преимущественно одного их главных лесобразующих видов Северной Евразии – сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Основные понятия и термины

Популяционную биологию мы понимаем как науку о взаимосвязанных генетических, экологических и географических закономерностях структуры, функций, динамики и микроэволюции популяций. Лишь целостное, системное рассмотрение этой триады – генетики, экологии и географии популяций с позиций эволюционного учения представляется нам методологически корректным, так как позво-

ляет охватить основной круг проблем, факторов и связей на данном уровне организации биосистем.

Синтезируя основные представления (Шварц, 1969, 1980; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Harper, 1977; Яблоков, 1987 и др.), под термином «популяция» у организмов, размножающихся половым путем, мы понимаем *относительно репродуктивно изолированную структурно и функционально целостную, динамически стабильную совокупность особей одного вида, обладающую общностью и спецификой происхождения, местообитания, репродуктивных отношений, генофонда и тенденций микроэволюции, а в условиях однородного экотопа – и всех фенотипических параметров* (Санников, 1992). Понятие «популяция» у хвойных древесных растений включает все генерации и поколения деревьев, начиная с семян и кончая сенильными особями (а также их пыльцу), на всей территории, где осуществляется их более или менее массовое и регулярное ксеногамное размножение в чреде многих поколений (Санников, 1973). При всем многообразии характерных и дифференцирующих признаков популяций их сущностью и, следовательно, основными диагностическими критериями являются *единство и специфика генофонда*.

Цель популяционной генетики – выявление закономерностей происхождения, структуры, полиморфизма, воспроизводства и динамики (микроэволюции) генофонда популяций и их групп на различных хронологических уровнях – от макроландшафтного (подвидового, расового) до локального экотопического (субпопуляционного). Одна из ее главных задач – изучение хорогенетической структуры и границ популяций, которые необходимо хотя бы гипотетически определить, прежде чем приступить к их изучению.

Цель экологии ценопопуляций состоит в изучении их структуры, функций и динамики в зависимости от факторов и констелляций факторов среды экотопов в пределах генетически относительно однородных популяций, т. е. при снятой генетической варианте. В настоящее время ценопопуляционный подход можно считать основным уровнем экологического изучения популяций древесных расте-

ний. Он позволяет выявить связь средних фенотипических параметров ценопопуляций, произрастающих в различных биогеоценозах местного топоэкологического или зонально-географического профиля с комплексами средних экотопических факторов.

Основная цель современной *количественной экологической географии ценопопуляций (ценоэкогеографии)* – изучение влияния эколого-географических факторов на их фенотипическую и генетическую структуру на сети межзональных, высотных, провинциальных или флорогенетических географических трансект, пересекающих ареал вида.

Рассмотрим результаты лесных популяционно-биологических исследований на Урале по некоторым основным направлениям.

Генетика популяций

Экологическая генетика. Эколого-генетический подход означает изучение генетической структуры популяций в зависимости от градиентов среды экотопов. Кардинальным здесь является вопрос о границах и площади элементарных (локальных) популяций, которые необходимо определить, прежде чем приступить к какому-либо экологическому исследованию. Между тем подобно понятию об атоме в начале XX в. термин «популяция» остается почти чисто теоретическим, так как генетические границы элементарных популяций у растений и животных выявлены лишь в редких случаях.

Роль факторов среды в генетической дивергенции популяций выявляется на резко выраженных ландшафтно-экотопических рубежах, например: между суходолом и болотом, поймой и надпоймой, высотными зонами и альтернативными экспозициями склонов в горах и т. п.

С помощью метода перекрытия полигонов фенофаз пыления и «цветения» (рецепции) деревьев на суходолах и смежных верховых болотах (Петрова, Санников, 1996) в Западной Сибири и на Русской равнине выявлена обусловленная резкими термическими градиентами среды почти полная фенологическая репродуктивная изоляция популяций *Pinus sylvestris* (93–100 %). При этом между суходоль-

ными или болотными ценопопуляциями она отсутствует (рис. 1, Санников, Петрова, 2003). Близкие уровни изоляции установлены и между разновысотными поселениями *P. sylvestris* и видов *Picea* на склонах Карпат, Урала, Кавказа и Забайкалья при разности высот их местообитаний более 400 м (Санников, Петрова, 2003; Филиппова и др., 2006).

В итоге стационарных палеоботанических, факториально-экологических, фенологических, фенотипических и аллозимных исследований на примере поселений *Pinus sylvestris* L. на суходолах и смежных верховых болотах предлесостепи Западной Сибири впервые определена отчетливо выраженная генетическая граница природных популяций древесных растений на непрерывном ареале. По нашей геносистематической шкале (Санников, Петрова, 2003) она оказалась на уровне среднеподразделенных популяций (генетическая дистанция М. Неи (Nei, 1978) $DN_{78} = 0.011$). Наиболее резко эта граница выявляется по градиентам генетических дистанций, определяемым как отношения DN_{78} к расстояниям между популяциями в километрах (Петрова, Санников, 1996). Между поселениями сосны на суходоле и болоте на расстоянии всего 20 м градиенты DN_{78} в несколько раз больше, чем в

пределах суходола с одной стороны и болота – с другой (рис. 2, Санников, Петрова, 2003).

Аналогичные градиенты установлены и по комплексам фенотипических признаков природных популяций, а также их потомств на тщательно выравненном экофоне песчаной почвы суходола (Петрова, Санников, 1996; Санников, Петрова, 2003). Особенно очевидны альтернативные различия формы корневых систем сеянцев, 92 % которых у суходольных растений в 18-летнем возрасте вертикальные, а у 84 % болотных – латеральные (рис. 3, Санников, Петрова, 2003).

Можно предположить, что примерно за 150 поколений сосны здесь произошла генетически фиксированная адаптация ее корней к экстремальным анаэробическим условиям болотного субстрата под влиянием мутаций, дизруптивного отбора и других факторов микроэволюции (Тимофеев-Ресовский, 1958, 1971; Nei, 1978; Яблоков, 1987) в двух резко контрастных средах и почти полной репродуктивной изоляции (Петрова и др., 2013).

Дифференциация на уровне групп популяций ($DN_{78} = 0.017$) найдена и между разновысотными изолятами сосны обыкновенной в Карпатах (Санников и др., 2011), а на уровне популяций ($DN_{78} = 0.008–0.015$) – на Южном Урале, где ее ареал более или менее дизъюнктивен (Филиппова и др., 2006), но на Северном Кавказе, где ареал непрерывен, она не выше верхнего уровня ранга субпопуляций (0.008).

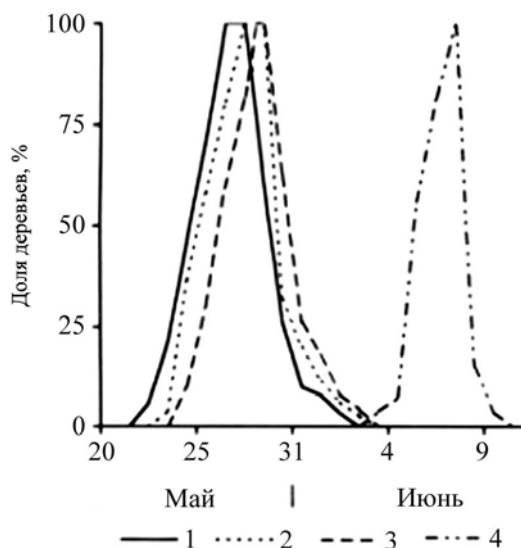


Рис. 1. Различия в сроках фенофаз пыления-«цветения» и доле деревьев, находящихся в этих фенофазах, в смежных типах биогеоценозов сосновых лесов подзоны предлесостепи Западной Сибири (Припышминские боры). Сосняки: 1 – лишайниковый, 2 – бруснично-зеленомошный, 3 – чернично-зеленомошный, 4 – багульниково-кассандрово-сфагновый.

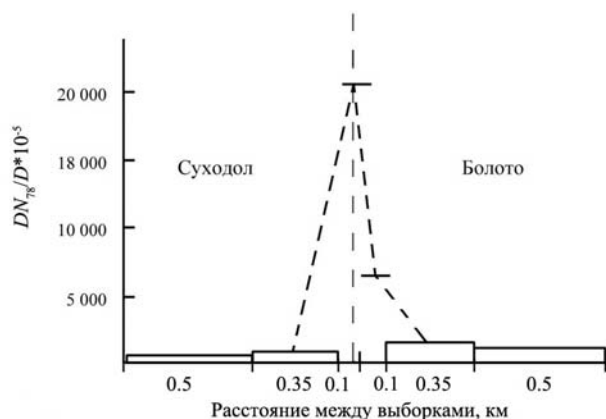


Рис. 2. Градиенты генетических дистанций Неи (Nei, 1978; $DN_{78}/D \cdot 10^{-5}$) между популяционными выборками на трансекте суходол–болото в подзоне предлесостепи Западной Сибири. Штриховая вертикальная линия – граница между суходолом и болотом, DN_{78} – генетическая дистанция Неи (Nei, 1978), D – расстояние между выборками.

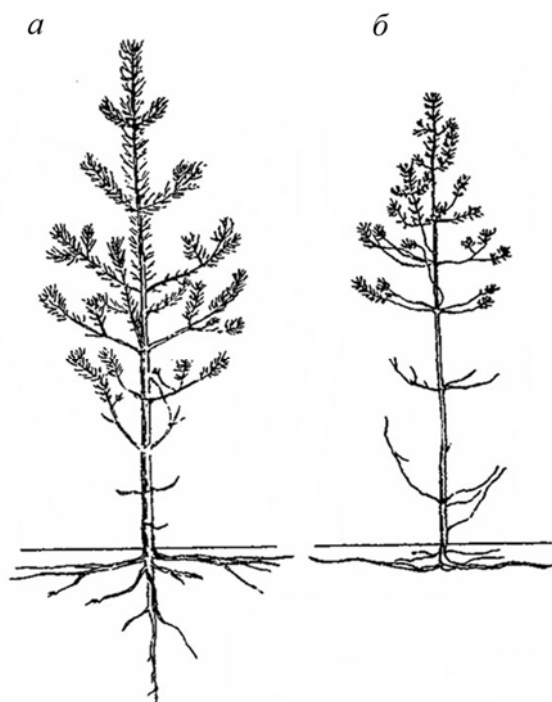


Рис. 3. Альтернативные типы формы главных корней у 13-летних сеянцев сосны из смежных популяций на суходоле (*а* – вертикально-стержевой) и верховом болоте (*б* – латеральный) в посевах на выровненном экотипе («свежая» песчаная почва, сосняк бруснично-чернично-зеленомошный).

Геногеография популяций. Для выявления географических закономерностей изменений генетической структуры популяций необходимо их сравнительное изучение в пределах всего ареала вида. Этот подход («вид в ареале») реализован нами путем аллозимного анализа 380 популяционных выборок на сети пяти широтных и 14 субмеридиональных трансект, пересекающих ареал *P. sylvestris* (рис. 4, Санников и др., 2012). В первом приближении установлены следующие общие закономерности.

В пределах большей части ареала выявлена относительная стабильность среднего числа аллелей на локус и параметров ожидаемой и наблюдаемой гетерозиготности, за исключением горных рас (Альпы, Кавказ, Карпаты) и мелких островных маргинальных изолятов на границах ареала (Санников и др., 2011). Показано, что при относительной однородности генофонда *P. sylvestris* в северной («ледниковой») и центральной частях ареала он характеризуется в 4–7 раз большей межпопуляционной дифференциацией в южных регионах с островным ареалом (Санников, Петрова, 2012). При этом генетические дистанции и их

градиенты возрастают в тесной отрицательной связи с географической широтой местности ($R^2 = 0.53–0.61$; $p = 0.01$), особенно в Центральной Европе и Средиземноморье.

Резкие градиенты дистанций Неи (по существу, границы) между популяциями на уровне ранга их географических групп или выше выявлены между островными борами Притоболья и Арало-Тургая ($DN_{78} = 0.017$), а также поселениями *P. sylvestris*, изолированными главными хребтами Кавказа (0,018), Альп (0,030), Пиренеев (0,045) и северо-восточными отрогами Карпат (0,017) (Санников и др., 2005, 2011). Анализ 26 маргинальных островных популяций на южной границе ареала показал, что число аллелей на локус и гетерозиготность критически падают при уменьшении площади массивов сосны ниже 10 км². Это определяет минимум-ареал выделения генетически полночленных резерватов.

В итоге аллозимного анализа получена плеяда средних генетических дистанций между 18 филогеографическими группами популяций *P. sylvestris* в пределах всего ареала (рис. 5, Санников и др., 2012). На базе оригинальной геносистематической шкалы (Санников, Петрова, 2003) определены их таксономические ранги и разработана схема генотаксономической структуры вида (см. рис. 4). В ее составе предварительно выделены один подвид (*Pinus sylvestris* L. ssp. *iberica* Svoboda), 5 географических рас и 9 географических групп популяций. По генетическим критериям доказана принадлежность к системе вида *Pinus sylvestris* L. «кавказско-крымских» видов *Pinus kochiana* и *Pinus armena*, ранее выделенных систематиками по морфологическим признакам.

С помощью метода «минимальных генетических дистанций» (Санников и др., 2012, 2013) выявлено три гипотетических плейстоценовых рефугиума *P. sylvestris* на южной окраине ареала – Балканский, Южно-Уральский и Северо-Монгольский (см. рис. 4), а также несколько рефугиумов «второго порядка» в Арало-Тургае (Наурзум) и горах Южной Сибири (Телецкое озеро, Кызыл, Кяхта) (Санников и др., 2014).

Этому во многом способствовала разрабатываемая нами теория гидрохории семян

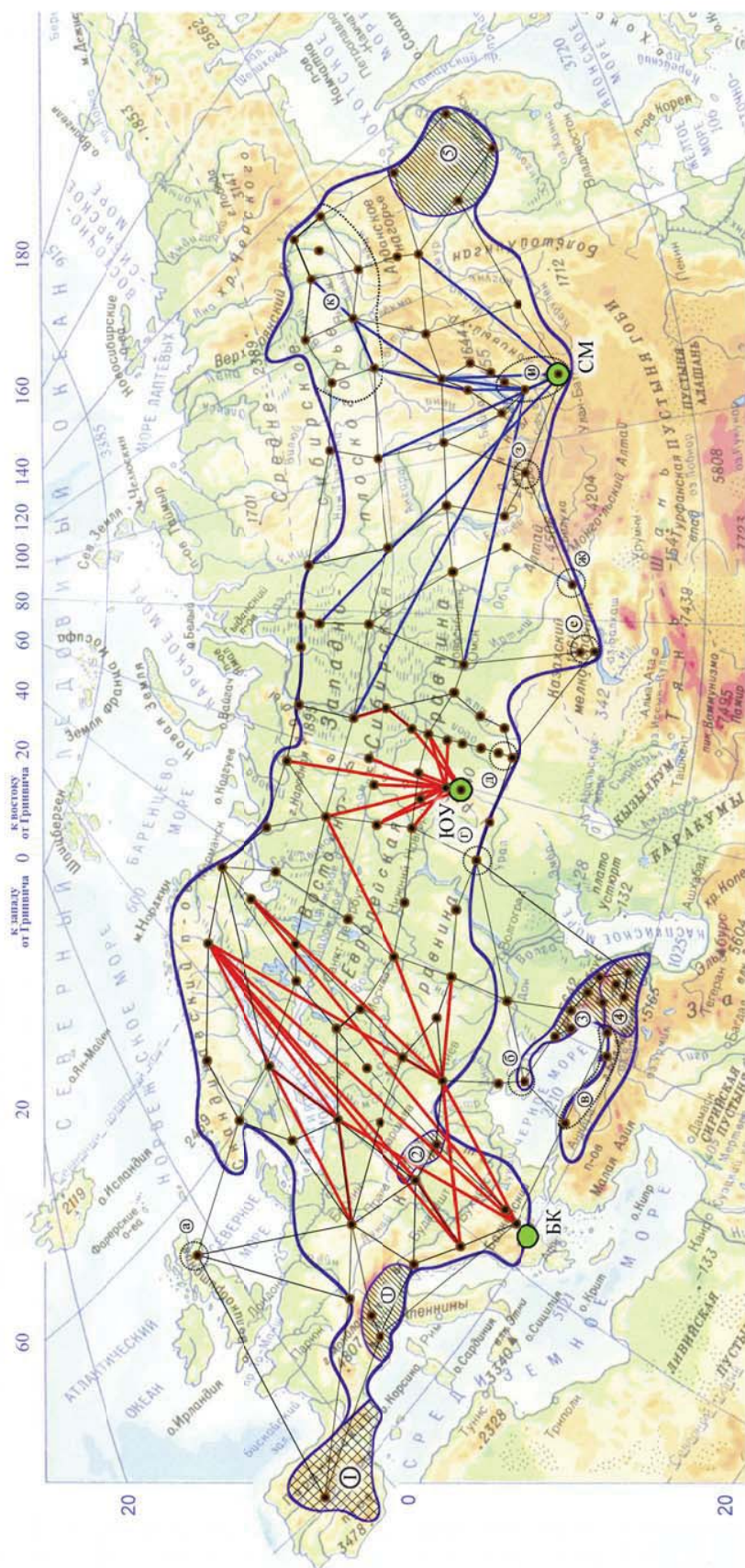


Рис. 4. Карта-схема размещения выборки на сети географических трансект, гипотетических рефугиумов, направлений миграции и генотаксономической структуры популяций вида *Pinus sylvestris* L. Подвид – *Pinus iberica* Svob. Географические расы: 1) var. *alpina* Svob.; 2) var. *sarratica* Klika ex Novak; 3) var. *hamata* Stev.; 4) var. *kochiana* Klotzsch ex C. Koch; 5) var. *amurensis* Kolesn. Географические группы популяций: а) f. *scotica* Schott; б) f. *taurica* Hort. ex Trautv.; в) f. *pontica* C. Koch; г) f. *buzulukica* (nova, nom. prov.); д) f. *turgaica* (nova, nom. prov.); е) f. *kazachstanica* G. Kryl.; ж) f. *tyvinica* (nova, nom. prov.); и) f. *mongolica* Litv.; к) f. *jacitensis* Sukacz. $DN_{78} = 0.003-0.008$. Темные кружки – наиболее вероятные основные плейстоценовые рефугиумы. Линии, исходящие из них – $DN_{78} = 0.003-0.008$.

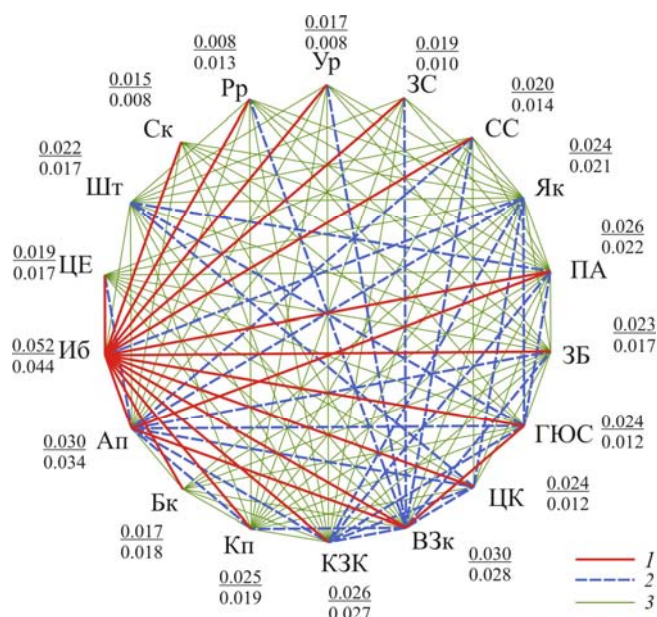


Рис. 5. Плеяда средних генетических дистанций Неи (DN_{78}) между группами популяций 18 филогенгеографических регионов ареала вида *Pinus sylvestris* L. Над чертой – «тотальная» средняя DN_{78} данной группы популяций от всех остальных групп популяций в ареале, под чертой – «региональная» средняя DN_{78} группы от окружающих смежных. Ранги геносистематики: 1 – подвида, 2 – географической расы, 3 – географической группы популяций. Шифры регионов: Ап – Апеннины, Бк – Балканы, ВЗк – Восточное Закавказье, ГЮС – горы Южной Сибири, ЗБ – Забайкалье, ЗС – Западная Сибирь, Иб – Иберия, КЗК – Крым, Западный Кавказ (включая Северный Кавказ и Западное Закавказье), Кп – Карпаты, ПА – Приамурье, Рр – Русская равнина, Ск – Скандинавия, СС – Средняя Сибирь, Ур – Урал, ЦЕ – Центральная Европа, ЦК – Центральный Казахстан, Шт – Шотландия, Як – Якутия.

хвойных по течению рек или поверхности озер (Санников, Санникова, 2007, 2008; Егоров и др., 2010; Санников и др., 2012). Лабораторные и натурные опыты показали, что благодаря воздухоносным тканям крыльев семена *Pinus sylvestris*, родов *Picea*, *Abies*, а особенно *Larix*, удерживаются на плаву 15–20 дней, сохраняя 20 %-ную всхожесть даже после месячного затопления. За это время, концентрируясь на стрежне реки, они могут уплыть на 700–1000 км. Действительно, как установлено в Украинских Карпатах (Санников, Санникова, 2007), популяции сосны обыкновенной и ели европейской расселяются по течению рек в среднем на 300 км за 1000 лет. В то же время максимальная скорость их анемохории даже в центре ареала сосны втрое ниже, а на севере ее ареала еще на порядок ниже. Гипотеза гидрохории позволя-

ет объяснить, например, парадоксально быстрое расселение хвойных в голоцене на север из Монголии по рекам Селенге, Ангаре, Оби, Енисею и Лене.

В последние 20 лет фундаментальные исследования геногеографической структуры популяций североевразийских видов *Larix* и их филогенетических связей с видами Южной Евразии и Северной Америки выполнены в Институте экологии растений и животных УрО РАН (Семериков, Матвеев, 1995; Semerikov, Lascoux, 1999; Семериков, 2007; Семериков, Полежаева, 2007). С помощью аллозимного и ДНК-анализа митохондриального, хлоропластного и ядерного геномов широко изучены внутри- и межпопуляционная изменчивость и дифференциация восьми видов – *Larix sibirica* Ledeb., *L. decidua* Mill., *L. sukaczewii* Dylis, *L. gmelinii* Rupr., *L. cajanderi* Mayr, *L. olgensis* A. Henry, *L. kamtschatica* (Rupr.) Carr., *L. leptolepis* Siebold et Zucc.

Аллозимный анализ и дендрограмма генетических дистанций Неи показали отчетливую дифференциацию от основного ядра североевразийских популяций двух маргинальных изолированных видов – *L. leptolepis* (DN_{78} – около 0.120) в Японии и *L. decidua* (DN_{78} – 0.090) в Центральной Европе, а также сахалинского подвида *L. kamtschatica* (DN_{78} – 0.055). Остальной массив популяций, по-видимому разделенных на уровне лишь географических рас (DN_{78} – от 0.025 до 0.045), включает наиболее распространенные таксоны Северной Евразии, ранее выделенные на уровне видов по морфологическим признакам (Бобров, 1978; Дылис, 1978) – *L. sibirica*, *L. sukaczewii*, *L. gmelinii*, *L. cajanderi*, *L. olgensis*, а также их интрогрессивные гибриды.

Значительный интерес представляет выявленное В. Л. Семериковым (2007) сходство спектров митохондриальных гаплотипов *Larix sibirica* Южного Прибайкалья и Саян, с одной стороны, и Нижнего Приобья – с другой. Это позволяет предположить общность происхождения последних из рефугиума в горах Южной Сибири и подтверждает нашу гипотезу о гидрохории семян хвойных по течению рек Ангары и Оби в плейстоцене (Санников и др., 2012).

Разносторонний анализ географической изменчивости ДНК-маркеров показал также

обоснованность выделения видов *L. leptolepis*, *L. decidua*, западной расы *L. sibirica* – *L. sukaczewii* Dylis и сходство генофонда центрально- и восточно-евразийских географических рас *L. sibirica*, *L. gmelinii*, *L. cajanderi*, *L. olgensis*. На наш взгляд, все они могут быть отнесены к системе единого вида (conspecies) *Larix sibirica* Ledeb., который по результатам анализа ядерной ДНК (AFLP) является базовым по отношению к восточно-сибирским видам.

Систематизированные исследования внутри- и межвидового полиморфизма и дифференциации популяций пяти видов пихт Северной Евразии проведены С. А. Семериковой (2008). На базе методов аллозимного и хлоропластного ДНК-анализа впервые обоснованы дифференциация популяций *Abies sibirica* Ledeb. на 4 географические группы, видовой генетический статус *A. sibirica* Ledeb., *A. Holfilla* Maxim., *A. gracilis* Kom. и гибридного комплекса *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim. – *A. sachalinensis* Fr. Schmidt. Установлены аналогичное с *Larix sibirica* сходство генофонда популяций *Abies sibirica* Прибайкалья и Нижнего Приобья и минимальные генетические дистанции ($DN_{78} = 0.002–0.003$) между ее поселениями вдоль русла р. Оби, что также подтверждает концепцию приоритета гидрохории хвойных (Санников, Санникова, 2008).

На первых этапах развития популяционного подхода в 60–80 гг. в Ботаническом саду УрО РАН кроме геногеографических исследований выполнено широкомасштабное морфо-феногеографическое изучение: *Pinus sylvestris* L. (Мамаев, 1972), восточно-европейских видов дуба (Семериков, 1986) и берез секции *Alba* (Махнев, 1987). Их результаты, обобщенные в серии монографий, в частности классификация форм и уровней изменчивости С. А. Мамаева (1972), ныне широко известны.

Экология популяций

Классификация биотопов. Цель популяционной экологии – изучение демографической структуры, функций и динамики ценопопуляций в зависимости от изменений среды их биотопов. Нами отработана трехступенчатая классификация типов макро-, мезо- и микробиотопов дендропопуляций: 1. Коренной тип

леса. 2. Эколого-динамический ряд возобновления ценопопуляции главного лесообразующего вида и развития биогеоценозов. 3. Тип микробиотопа, определяемый типом субстрата для прорастания семян и развития самосева и подростка.

В рамках одного коренного типа леса и даже одного биогеоценоза в зависимости от типа и интенсивности лесоразрушающего агента (пожар, ветровал, рубка, энтомоинвазия и т. д.) складываются различные сочетания факторов-детерминантов сохранности древостоя, обсеменения («инсеминации») и подростка главного вида, а также типа напочвенного субстрата для его самосева. Поэтому возникает несколько разных по видовому составу древостоя эколого-динамических рядов возобновления и развития производных биогеоценозов (Санников, 1970; рис. 6, Санников, 2009). Это означает, что тип леса – отнюдь не один монолинейный восстановительно-возрастной ряд сукцессий биогеоценозов в пределах того или иного типа экотопа, как это постулировано в генетической лесной типологии Б. А. Ивашкевича (1933) – Б. П. Колесникова (1956). Динамический тип леса представляет собой множество («пучок») альтернативных хронологически отчетливо обособленных рядов их дивергенции и конвергенции, на которые он аperiodически «расщепляется» под влиянием экологических катастроф. Данная концепция позволяет выявить, объяснить и прогнозировать колоссальное физиономическое разнообразие биогеоценозов разных рядов и разных стадий развития в пределах одного коренного типа леса.

В пределах каждого биогеоценоза обычна мозаика небольших участков, качественно различных по типу напочвенного субстрата и, как следствие, по сочетанию и динамике всех взаимосвязанных факторов микросреды – почвенных, эоклиматических, фито-, зоо-, мико- и микробиоценологических, – и представляющих собой различные типы микробиотопов (Санников, 1965, 1992; Санников и др., 2012). Например, на вырубках встречаются участки ненарушенной грубогумусной подстилки, обожженной или минерализованной поверхности почвы. Различия между ними по факторам среды, численности и росту всходов

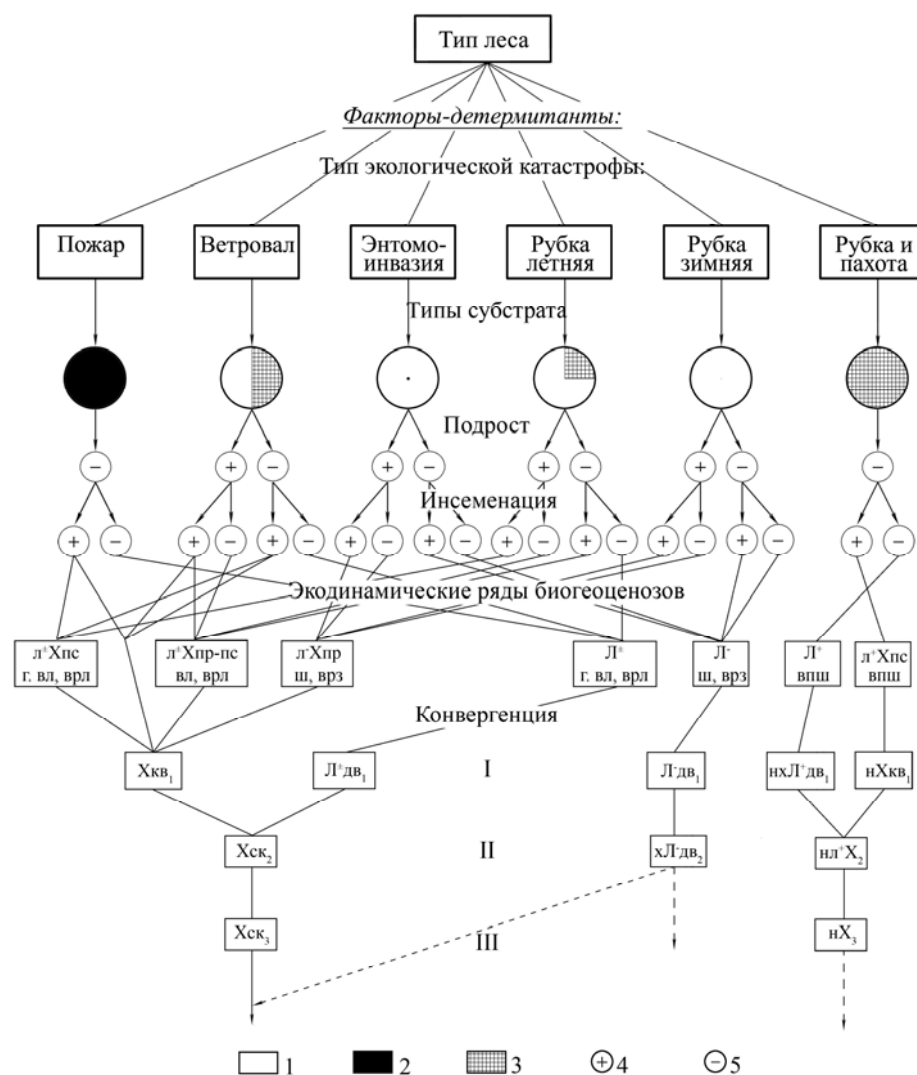


Рис. 6. Хорологическая модель ценогенетической детерминации эколого-динамических рядов дивергенции-конвергенции естественного возобновления и развития биогеоценозов в пределах одного коренного типа леса («сосняк чернично-зеленомошный») после естественных и антропогенных экологических катастроф. Экодинамические ряды: г – гарь, вл – ветровалник, ш – «шелкопрядник» (после энтомоинвазий), врз – вырубка «зимняя», врл – вырубка «летняя», впш – вырубка-пахота, ш – шелкопрядник. Типы напочвенного субстрата: 1 – нарушенный покров, 2 – гаревой, 3 – механически минерализованная почва. Факторы-детерминанты дивергенции-конвергенции: 4 – достаточный уровень фактора, 5 – недостаточный уровень (или отсутствие). Производные типы леса: Х – хвойный (с доминированием хвойных); х – лиственный с примесью хвойных; Л – лиственный (с доминированием *Betula pendula* и *Populus tremula*, + – семенной, – вегетативный); л – примесь лиственных; пр – предварительные генерации, пс – последующие генерации, кв – коротко-восстановительный, дв – длительно-восстановительный, ск – субкоренной, н – новый тип леса. I–III – поколения древостоя (в номенклатуре производных типов леса – 1–3).

хвойных на порядок больше, чем даже между смежными типами леса. Математически моделируя и регулируя соотношение типов субстрата и уровней инсеминации, можно обеспечить требуемый уровень возобновления главного вида. Этот лесоводственный эффект реализован нами экспериментально (Санников и др., 2004) путем определенного сочетания системы семенных куртин сосны и площади

подготовки оптимального (минерализованного и разрыхленного) напочвенного субстрата для ее самосева с помощью оригинального агрегата (патент РФ № 2183918).

Микроэкосистемный подход. Принципиально новый количественный «микроэкосистемный» подход к изучению структурно-функциональных взаимосвязей в дендроценопопуляциях и биогеоценозах, ранее постули-

рованных в биогеоценологии (Сукачев, 1964), разработанный нами на примере сосновых, еловых и кедровых лесов, позволяет выявить их и математически формализовать (Санникова, 1979, 1992, 2003). Сущность его сводится к корреляционно-регрессионному анализу разносторонних связей между хронологическими изменениями параметров древостоя-эдификатора, с одной стороны, и микробиотопа, подроста, растений нижнего яруса и любых других компонентов ценоэкосистемы – с другой, на 70–100 учетных площадках в пределах одного биогеоценоза.

Показано, что семеношение деревьев хвойных наиболее тесно и достоверно связано с абсолютной полнотой, плотность подроста – с толщиной подстилки ($R^2 = 0.18–0.59$), а его жизненность и прирост (по объему стволиков) – с индексом корневой конкуренции окружающего древостоя (корреляционное отношение $\eta = 0.59–0.89$). Выявлены многие другие тесные трансбиотические связи в хвойных лесах, например: плотности мышевидных грызунов с фитомассой трав, численности различных групп почвенной мезофауны с доминантами нижнего яруса фитоценоза и т. п. (Санникова, 2003).

На базе микроэкосистемного подхода с помощью экофизиологически обоснованных индексов впервые дана количественная оценка относительной роли корневой, «световой» и интегральной конкуренции древостоя по отношению к подросту и растениям нижнего яруса (рис. 7; Санникова и др., 2012). Выявлено, что вклад фактора корневой конкуренции древостоя в дисперсию роста подроста в большинстве типов леса намного выше вклада световой конкуренции (Санникова и др., 2012). Это позволяет подойти к новому представлению о лесе прежде всего как к подземно-сомкнутой и в меньшей мере – к надземно-сомкнутой лесной дендроценоэкосистеме (Санников и др., 2012). В целом информативность микроэкосистемного подхода, позволяющего синтезировать методы популяционной экологии, синэкологии и биогеоценологии, на порядок выше традиционных.

Эволюционная пироэкология. Лесные пожары, обычно повторяющиеся несколько раз в течение жизни одного поколения ценопопуляции деревьев, – непреходящий фактор транс-

формации структуры, динамики и эволюции ее популяций (Санников, 1973, 1981, 1992). В лесах бассейна р. Конды в Западной Сибири впервые установлено, что плотность пожаров от молний тесно связана с градиентом аномалий геомагнитного поля (Санников и др., 2012). Таким образом, аperiodически циклические пожары – индикатор извечных глобальных связей между атмо-, лито- и биосферой.

Экспериментально показано, что на горяч создаются предпочитаемые условия среды для поселения, выживания и роста самосева светлых хвойных видов (Санников, Санникова, 1985; Санников, 1992; Sannikov, Goldammer, 1996). После пожаров улучшаются режимы ФАР, почвенного питания всходов и – что экологически наиболее важно – *повышается капиллярная влажность субстрата для прорастания их семян*. Снижаются конкуренция фитоценоза и потребление семян мышевидными грызунами. Плотность самосева сосны возрастает по мере выгорания органического субстрата. Подавляя конкурентные виды, циклы пожаров индуцируют «волны возобновления» сосны (рис. 8; Санников, 1992). Формируется ступенчатая возрастно-высотная структура популяций – главный фактор их «импульсной пирогенной стабильности» – пожароустойчивости, непрерывности инсеминации гари, возобновления и доминирования.

В соответствии с постулатом Н. В. Тимофеева-Ресовского (1971) о том, что резкие изменения среды усиливают действие всех факторов микроэволюции – отбора, рекомбинаций, мутаций, изоляции, а также с концепцией о закономерных циклах лесных пожаров и других экологических катастроф (Санников, 1973, 1981, 1983, 1991 и др.) можно предположить, что они могут приводить к качественным необратимым изменениям генофонда популяций, вызывая их «импульсную микроэволюцию» (рис. 9, Санников и др., 2012).

У сосны обыкновенной и других светлых хвойных выявлены разнообразные морфофизиологические пирогенные адаптации на уровне как отдельных особей, так и популяций (Rowe, Scotter, 1973; Санников, 1973, Cayford, McRae, 1983; Санников, Санникова, 2009). К их числу относятся: высокая пирорезистентность взрослых деревьев благодаря

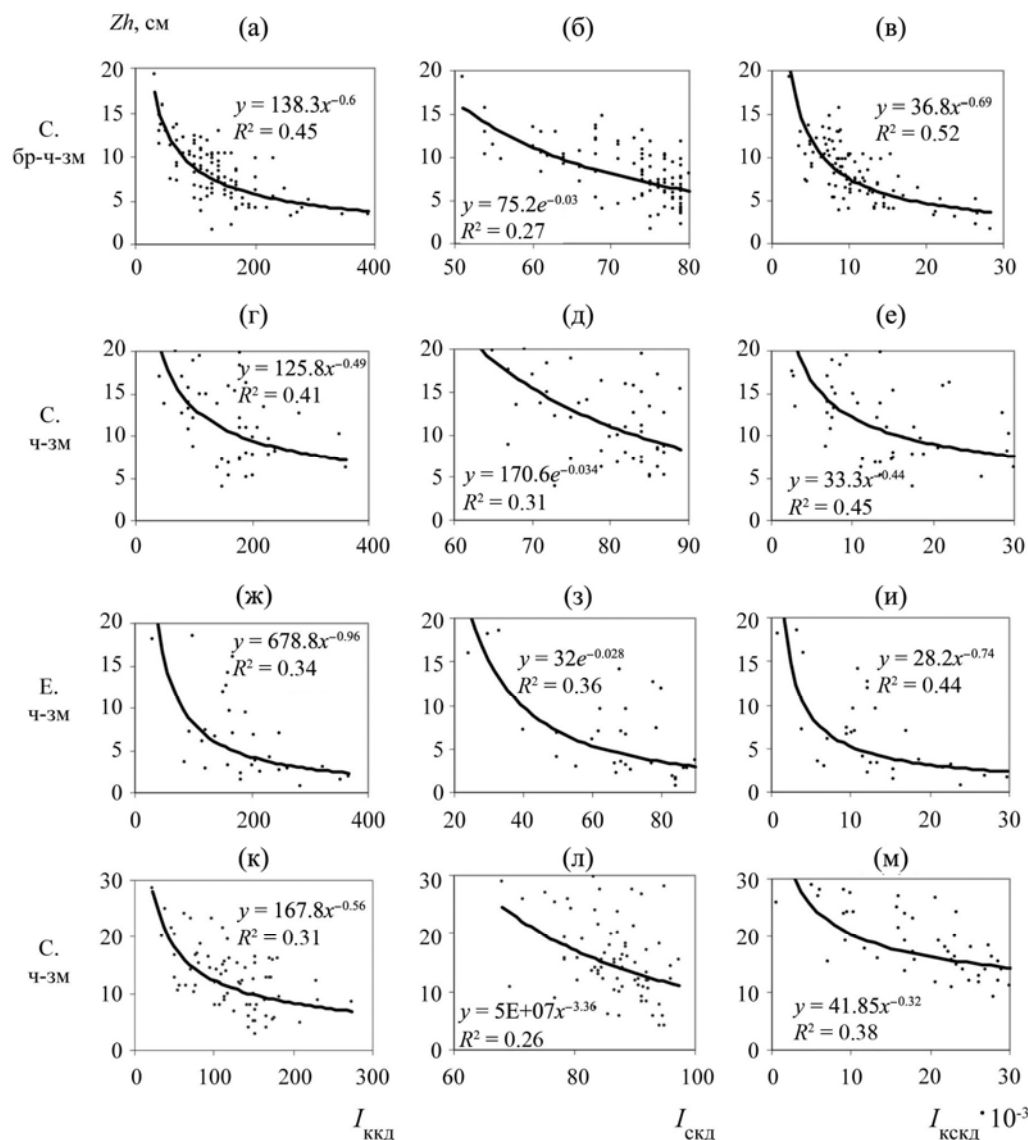


Рис. 7. Связь параметров годовичного линейного прироста терминальных побегов подростка хвойных с индексами корневой ($I_{\text{ккд}}$), световой ($I_{\text{скд}}$) и интегральной ($I_{\text{кскд}}$) конкуренции древостоя-эдификатора в ценоэкосистемах хвойных лесов. Типы леса: С.бр-ч-ЗМ – сосняк бруснично-чернично-зеленомошный (подрост *Pinus sylvestris*); С.ч-ЗМ (г, д, е) – сосняк чернично-зеленомошный (подрост *Pinus sylvestris*); Е.ч-ЗМ – ельник чернично-зеленомошный (подрост *Picea obovata*); С.ч-ЗМ (к, л, м, *Pinus sibirica*).

толстому слою корки на базальной части ствола (вертикальный профиль толщины которой конгруэнтен профилю температуры во время низового пожара); увеличение доли коры в фитомассе древостоев сосны обыкновенной и лиственниц Северной Евразии по мере учащения грозных пожаров; послепожарное повышение их семеношения; соответствие ритма онтогенеза семян сосны динамике ФАР и других факторов среды на горяч (рис. 10, Санников и др., 2012). В целом это означает, что эти виды светлохвойных – типичные пирофиты, разносторонне приспособ-

ленные к циклически пожарной среде (Санников, 1973, 1983, 1985, 1992).

Ценоэкогеография популяций и экосистем. Это направление изучения, сочетающее принципы экологии и биогеографии, открывает возможность сопоставимого сравнительного анализа лесных ценоэкосистем в пределах крупных ландшафтных стран. С этой целью разработана трансзональная система рядов ординации 47 климатически (зонально) замещающих типов сосновых лесов Западной Сибири и Северного Тургая, аналогичных по положению в топоэкологических профилях

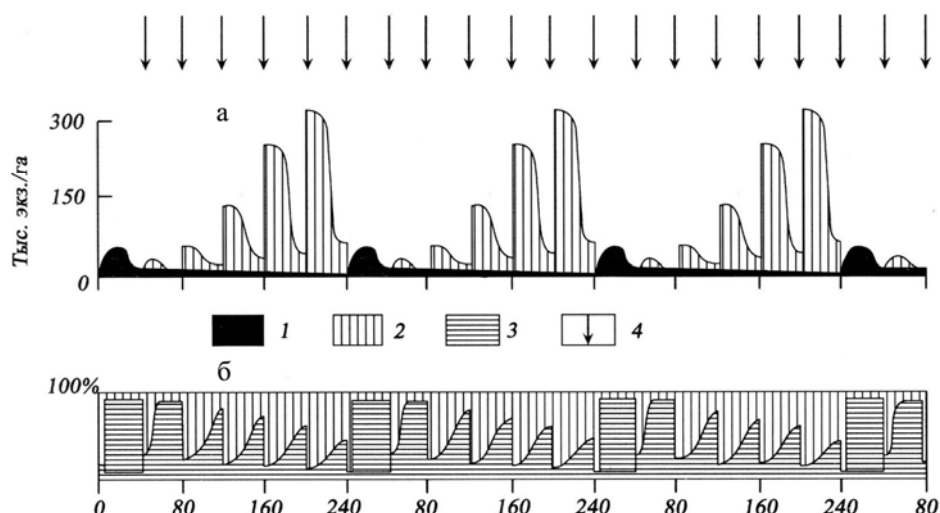


Рис. 8. Модель циклической пирогенной индукции «волн возобновления» ценопопуляций сосны обыкновенной (а) и чередования смен сосны обыкновенной и ели (*Picea obovata*) в составе подроста (б) при среднем межпожарном цикле 40 лет. 1 – древостой сосны; 2 – подрост сосны; 3 – подрост ели; 4 – повторные пожары.

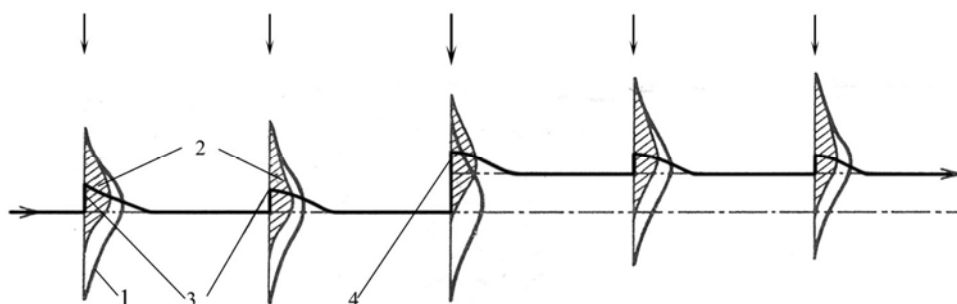


Рис. 9. Гипотетическая схема процесса импульсной микроэволюции популяций. 1 – гистограмма исходных частот генов, 2 – гистограмма частот генов после катастрофы, 3 – обратимые отклонения частот генов (после обычных катастроф), 4 – необратимое отклонение частот генов (после экстремальной катастрофы). Стрелками показаны циклические катастрофы.

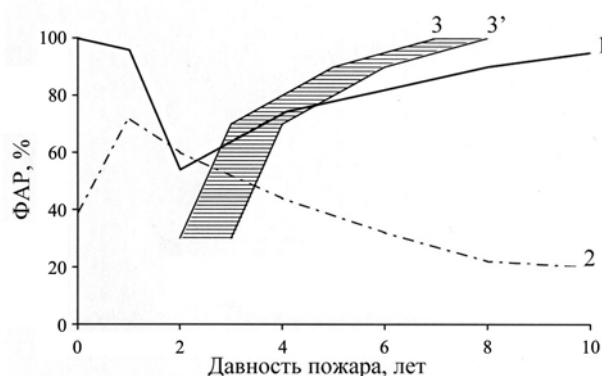


Рис. 10. Степень соответствия динамики ФАР под пологом доминант травяного покрова возрастной динамике потребности в свете самосева *Pinus sylvestris* на гари и вырубке в сосняке бруснично-чернично-зеленомошном (подзона предлесостепи Западной Сибири): 1 – гарь (*Chamaenerion angustifolium*), 2 – вырубка (*Calamagrostis arundinaceae*), 3, 3' – оптимум ФАР для выживания самосева сосны, появившегося на 2–3-й годы после пожара.

(Санников, 1974) и, следовательно, по относительной влажности, дренированности и трофности местообитаний.

На основе шести рядов зонально-географической ординации типов леса выявлены ценоэкогеографические закономерности факторов

почвенной среды, демографической структуры, вегетативной и семенной продуктивности древостоев (рис. 11; Санников и др., 2012), нижнего яруса фитоценозов, а также выживания и динамики численности самосева сосны на открытых гарях и рубках.

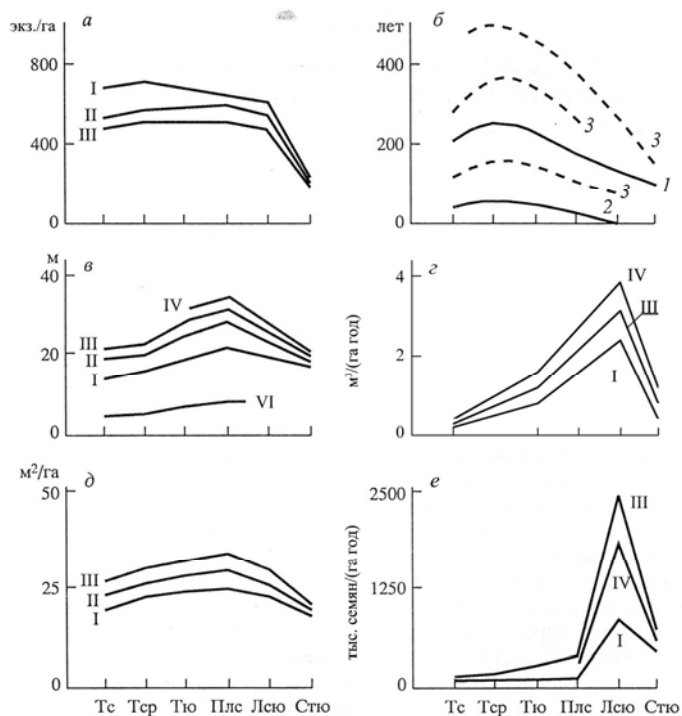


Рис. 11. Зонально-географические тренды средних параметров дендрометрической структуры и функций модальных древостоев в климатически замещающих типах сосновых лесов Западной Сибири и Северного Тургая. I–IV – ряды топоэкологически аналогичных типов леса (обозначения см. на рис. 12); а – плотность древостоя; б – возрастная структура (1 – основное поколение древостоя, 2 – подрост, 3 – деревья других поколений); в – высота, з – текущий объемный прирост стволовой древесины, д – абсолютная полнота, е – семенная продуктивность (в начале стадии «репродуктивно зрелого древостоя», Санников, Санникова, 1985)). Подзоны: Тс – тайга северная, Тер – тайга средняя, Тю – тайга южная, Плс – предлесостепь, Лсю – лесостепь южная, Стю – степь южная.

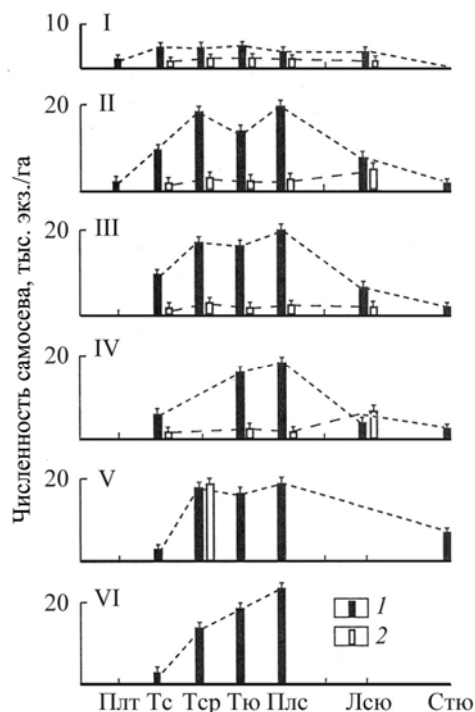


Рис. 12. Зонально-ценогеографические профили плотности жизненного самосева *Pinus sylvestris* на сплошных гарях (1) и вырубках (2) на расстоянии до 50 м от «стен леса» в климатически замещающих типах сосновых лесов Западной Сибири и Северного Тургая. Шифры подзон см. на рис. 12. I–VI – ряды климатически замещающих типов леса. Плт – предлесотундра. I–VI – ряды климатически замещающих топоэкологически аналогичных типов леса на: I – вершинах и верхних частях крутых склонов высоких увалов (дюн), II – вершинах и покатых склонах невысоких увалов, III – пологих склонах, IV – нижних частях склонов и плакорах V – неглубоких западинах рельефа, VI – верховых болотах.

При близких условиях инсеминации от стен леса установлены на порядок большая плотность самосева на гарях по сравнению с вырубками и ее относительная стабильность во всей лесной зоне – на среднем уровне (15 ± 3) тыс. экз./га (рис. 12, Санников, 1992), а также другие «экогеографические правила».

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Приведенный выше конспективный обзор методических принципов и результатов исследований уральской школы лесной популяционной биологии и биогеоценологии охватывает лишь некоторые ключевые направления. Тем не менее, он свидетельствует о конструктивности и высокой биологической информативности популяционного подхода для лесной генетики, экологии и географии, открывающего возможность получения новых содержательных результатов, эмпирических и теоретических обобщений. Дальнейшее развитие прогрессивных принципов и адекватных количественных методов этого подхода в различных ландшафтных регионах, субформациях и типах лесных экосистем – один из перспективных разделов современной эволюционной лесной биологии.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бобров Е. Г.* Лесообразующие хвойные СССР. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 188 с.
- Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 150 с.
- Дыренков С. А.* Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1984. 182 с.
- Егоров Е. В., Санников С. Н., Абдуллина Д. С., Черепанова О. Е.* Экспериментальное изучение плавательной способности семян хвойных // Генетика, экология и география дендропопуляций и ценоэкосистем. Екатеринбург: УрО РАН, 2010. С. 33–37.
- Ивашкевич Б. А.* Дальневосточные леса и их промышленная будущность. Москва; Хабаровск: Дальневост. краев. изд-во, 1933. 168 с.
- Карпов В. Г.* Конкуренция корней древостоя и строение травяно-кустарничкового яруса в таежных лесах // ДАН СССР. 1958. Вып. 112. № 2. С. 111–123.
- Колесников Б. П.* Кедровые леса Дальнего Востока. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 261 с.
- Корчагин А. А.* Внутривидовой (популяционный) состав растительных сообществ и методы его изучения // Полевая геоботаника. Т. 3. М.; Л.: Наука, 1964. С. 63–131.
- Мамаев С. А.* Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М.: Наука, 1972. 283 с.
- Махнев А. К.* Внутривидовая изменчивость и популяционная структура берез секций *Albae* и *Nanae*. М.: Наука, 1987. 128 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н.* Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 1996. 159 с.
- Петрова И. В., Санников С. Н., Черепанова О. Е., Санникова Н. С.* Репродуктивная изоляция и дизруптивный отбор как факторы генетической дивергенции популяций *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2013. № 4. С. 268–274.
- Плотников В. В.* Пример анализа конкурентных взаимоотношений в подросте темной хвойной тайги // Экология. 1970. № 4. С. 11–18.
- Проскуряков М. А.* Влияние климатообразующих и фитоценологических факторов на пространственную структуру еловых древостоев Тянь-Шаня // Проблемы ботаники. 1977. Т. 13. С. 116–120.
- Санников С. Н.* Экологические особенности главнейших типов микросреды естественного возобновления сосны на сплошных вырубках // Физиология и экология древесных растений. Свердловск, 1965. Вып. 43. С. 231–242.
- Санников С. Н.* Об экологических рядах возобновления и развития насаждений в пределах типов леса // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск, 1970: тр. Ин-та экологии растений и животных УНЦ АН СССР. Вып. 67. С. 175–181.
- Санников С. Н.* Лесные пожары как эволюционно-экологический фактор возобновления популяций сосны в Зауралье // Горение и пожары в лесу. Красноярск: Ин-т леса и древесины СО АН СССР, 1973. С. 236–277.

- Санников С. Н. Принципы построения рядов климатически замещающих типов леса // Экология. 1974. № 1. С. 5–12.
- Санников С. Н. Лесные пожары как фактор преобразования структуры, возобновления и эволюции биогеоценозов // Экология. 1981. № 6. С. 24–33.
- Санников С. Н. Циклически эрозионно-пирогенная теория естественного возобновления сосны обыкновенной // Экология. 1983. № 1. С. 10–20.
- Санников С. Н. Гипотеза импульсной пирогенной стабильности сосновых лесов // Экология. 1985. № 2. С. 13–20.
- Санников С. Н. Импульсная стабильность и микроэволюция популяций // Экология популяций. М.: Наука, 1991. С. 128–142.
- Санников С. Н. Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной. М.: Наука, 1992. 264 с.
- Санников С. Н. Дивергенция, конвергенция и наследование структуры лесных биогеоценозов // Генетическая типология, динамика и география лесов России. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. С. 56–62.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Дифференциация популяций сосны обыкновенной. Екатеринбург: УрО РАН, 2003. 248 с.
- Санников С. Н., Петрова И. В. Филогеногеография и генотаксономия популяций вида *Pinus sylvestris* L. // Экология. 2012. № 4. С. 252–260.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Егоров Е. В., Санникова Н. С. выявление системы плейстоценовых рефугиумов *Pinus sylvestris* L. в южной маргинальной зоне ареала // Экология. 2014. № 3. С. 174–181.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Полежаева М. А. и др. Генетическая дивергенция восточно-европейских и притобольских популяций *Calluna vulgaris* (L.) Hull. // Экология. 2013. № 2. С. 110–114.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С., Филиппова Т. В. Градиентный геологический анализ популяций в Европе // Экология. 2005. № 6. С. 415–420.
- Санников С. Н., Петрова И. В., Филиппова Т. В. и др. Полиморфизм и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. 2011. Вип. 19. Т. 1. С. 101–112.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Экология естественного возобновления сосны под пологом леса. М.: Наука, 1985. 152 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Гипотеза гидрохорного расселения популяций хвойных древесных растений // Экология. 2007. № 2. С. 83–87.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Эскиз теории гидрохории некоторых видов хвойных // ДАН. 2008. Т. 418. № 6. С. 847–849.
- Санников С. Н., Санникова Н. С. Эволюционные аспекты пирозологии светлохвойных видов // Лесоведение. 2009. № 3. С. 3–10.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Естественное лесовозобновление в Западной Сибири (эколого-географический очерк). Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 199 с.
- Санников С. Н., Санникова Н. С., Петрова И. В. Очерки по теории лесной популяционной биологии. Екатеринбург: УрО РАН, 2012. 270 с.
- Санникова Н. С. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых биогеоценозах равнинного Зауралья. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1979. С. 21–26.
- Санникова Н. С. Микроэкосистемный анализ ценопопуляций древесных растений. Екатеринбург: Наука, УрО РАН, 1992. 65 с.
- Санникова Н. С. Микроэкосистемный анализ структуры и функций лесных биогеоценозов // Экология. 2003. № 2. С. 90–95.
- Санникова Н. С., Санников С. Н., Петрова И. В. и др. Факторы конкуренции древостоя-эдификатора: количественный анализ и синтез // Экология. 2012. № 6. С. 403–409.
- Семериков В. Л. Популяционная структура и молекулярная систематика видов *Larix* Mill.: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Екатеринбург, 2007. 42 с.
- Семериков В. Л., Матвеев А. В. Изучение генетической изменчивости лиственницы сибирской (*Larix sibirica* Ldb.) по изоферментным локусам // Генетика. 1995. Т. 31. № 8. С. 1107–1113.
- Семериков В. Л., Полежаева М. А. Структура изменчивости митохондриальной ДНК лист-

- венниц Восточной Сибири и Дальнего Востока // Генетика. 2007. Т. 43. № 6. С. 782–789.
- Семерилов Л. Ф.* Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. 163 с.
- Семерикова С. А.* Популяционно-таксономическая структура видов пихт (*Abies* Mill., Pinaceae) северо-востока Евразии: Дис. ... канд. биол. наук. Екатеринбург, 2008. 200 с.
- Смирнова О. В., Чистякова А. А.* Анализ поведения некоторых древесных растений широколиственных лесов европейской части СССР // Биология, экология и взаимоотношения ценопопуляций. М.: Наука, 1982. С. 52–56.
- Сукачев В. Н.* Основные понятия лесной биогеоценологии // Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. С. 5–49.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Микроэволюция, элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса. // Ботан. журн. 1958. Т. 43. № 3. С. 317–336.
- Тимофеев-Ресовский Н. В.* Внутрипопуляционные генетические равновесия и их нарушения как основные элементарные явления, лежащие в основе эволюционного процесса // Философские проблемы эволюционной теории: мат-лы к симпоз. М.: Наука, 1971. Ч. 1. С. 41–42.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 278 с.
- Филиппова Т. В., Санников С. Н., Петрова И. В., Санникова Н. С.* Феногенеогеография популяций сосны обыкновенной на Урале. Екатеринбург: УрО РАН, 2006. 122 с.
- Шварц С. С.* Эволюционная экология животных // Тр. Ин-та экологии растений и животных УФАН СССР. Свердловск, 1969. Вып. 65. 200 с.
- Шварц С. С.* Экологические закономерности эволюции. М.: Наука, 1980. 280 с.
- Яблоков А. В.* Популяционная биология. М.: Высш. шк., 1987. 303 с.
- Cayford J. H., McRae D. J.* The ecological role of fire in jack pine forests // The role of fire in northern circumpolar ecosystems. Chichester: J. Wiley and Sons, 1983. P. 183–199.
- Harper J. L.* Population biology of plants. L: Acad. Press, 1977. 892 p.
- Nei M.* Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals // Genetics. 1978. V. 89. P. 583–590.
- Rowe J. S., Scotter G. W.* Fire in the boreal forest // Quatern. Res. 1973. V. 3. P. 444–464.
- Sannikov S. N., Goldammer J. G.* Fire ecology of pine forests of Northern Eurasia // Fire in ecosystems of boreal Eurasia (J. G. Goldammer and V. V. Furjaev eds.). Dordrecht-Boston-London: Kluwer Acad. Publ., 1996. P. 151–167.
- Semerikov V. L., Lascoux M.* Intra- and interspecific allozyme variability in Eurasian *Larix* Mill. species. Heredity. 1999. V. 82. P. 193–204.

Development of Forest Population Biology and Biogeocenology in the Urals

S. N. Sannikov, N. S. Sannikova, I. V. Petrova, S. A. Shavnin

Botanical Garden, Russian Academy of Sciences, Ural Branch

8 Marta str., 202, Ekaterinburg, 620144 Russian Federation

E-mail: stanislav.sannikov@botgard.uran.ru, sannikovanelly@mail.ru,
irina.petrova@botgard.uran.ru, sash@botgard.uran.ru

The priority directions, concepts, approaches, methods and results of half a century investigations of forest genetics, ecology, geography and biogeocenology in the Ural school of population biology of woody plants are briefly discussed. The results of quantitative genetic-ecologic-geographical studies of the forests based on population approaches as well as main theoretic generalizations are presented, to assist possible interpretation and development of future investigations.

Keywords: *forest population biology, population, coniferous, biogeocenosis, microecosystem, genetics, microevolution, ecology, geography, Urals.*