

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ, ПУТИ ИССЛЕДОВАНИЯ ПРОБЛЕМ ИХ ОРГАНИЗАЦИИ И ЭВОЛЮЦИИ

М. В. Придя

Эволюция популяций растений и развитие лесных биогеоценозов

Современные формы преобразования биогеоценотического покрова, в особенности лесов, не только изменяют направление их развития, но и ведут к изменению темпов и форм эволюции биологических видов и экосистем. Поэтому для теоретического обоснования сохранения и рационального использования биологических ресурсов, наряду с изучением динамики биогеоценозов, необходимы исследования эволюции популяций их видов, сопряженные с развитием ценозов. Задачи по сохранению биологических макросистем и управлению ими, в частности для лесных биогеоценозов, органически связаны с актуальными проблемами выявления и сохранения генофондов биологических видов и естественного эволюционного процесса. В конечном итоге суть проблемы сводится к выявлению причин и механизмов эволюционных преобразований популяций в ходе естественно-исторического развития (динамики) экосистем. Синтез знаний об эволюции популяций и о динамике экосистем ведет к познанию эволюции экосистем. Основными средствами решения проблемы является использование современного арсенала биолого-популяционных методов, в особенности феноэко-популяционных подходов к анализу развития биотических сообществ, содержащих информацию об их истории в форме ценоценотических, флористических и фаунистических элементов различного геологического возраста.

Ключевыми в решении этой проблемы являются лесные биогеоценозы с третичными реликтами в качестве эдификаторов: кавказской пихтой, восточным буком, ягодным тисом, образующими леса Кавказа, особенно в Колхидском третичном реликтовом центре глобального значения. Материалы по истории реликтовой растительности (Малеев, 1941; Горчаковский, 1969; Зозулин, 1970; Долуханов, 1980) дают исходные ориентиры появления соответствующих элементов, дошедших

до наших дней. Выявление фенотипов в современных популяциях и установление сходства их с фенотипами палеоботанических остатков современных или родственных им вымерших видов (палеофены) существенно расширяют возможности исследования эволюции и ее прогнозирования.

Эволюционные аспекты исследования развития лесных экосистем приобрели особую актуальность в связи с задачами контроля их эколого-эволюционных преобразований, чему должен служить организуемый в глобальной сети биосферных заповедников биологический мониторинг.

Основы современного эволюционного учения — синтетической теории эволюции — были заложены благодаря синтезу классической генетики и дарвинизма, начатому С. С. Четвериковым (1926) и продолжавшемуся работами выдающихся отечественных и зарубежных биологов-эволюционистов. Видная роль в формировании синтетической теории эволюции принадлежит Ф. Г. Добржанскому (1937), обобщившему материалы многих советских биологов о генетической природе внутривидовой, в особенности географической изменчивости. Однако еще задолго до становления основных концепций современного эволюционного учения были начаты близкие по сути исследования природных популяций травянистых растений, названные генэкологией.

К 1965 году был подведен их 40-летний итог (Heslop-Harrison, 1965). Однако история генэкологии лесных древесных исчисляется двухсотлетним периодом (Langlet, 1970), к которому относится работа П. Матью, обнаружившего действие естественного отбора в лесных популяциях. К началу периода создания синтетической теории эволюции относятся исследования структуры популяций травянистых растений.

Истоки учения о популяциях иногда связывают с именем В. Йоганссена, доказавшего неэффективность отбора в чистых линиях (Johansen, 1903; Йогансен, 1933) — в потомстве отдельных самоопыляющихся растений, состоящем из гомозиготных особей. Учению о популяциях уделено внимание в работе А. К. Скворцова (1967), посвященной истории представлений о виде, на популяционной основе зиждется биологическая концепция вида. К наиболее острым современным проблемам популяционной биологии относится определение объема и границ природных популяций и изучение популяционной структуры важнейших видов, включая анализ взаимо-

действия популяционно-генетических и биогеоценотических процессов.

Экологогеографический этап, вскрывший неразрывную связь вида с условиями существования, создал реальную основу для широкого и плодотворного изучения внутренней структуры вида, которое получило развитие на следующем этапе — популяционного исследования вида (Скворцов, 1967). Подчеркивая справедливость противопоставления Э. Майром (Maug, 1963) типологической и популяционной концепции вида, А. К. Скворцов (1967) указывает, вопреки мнению Э. Майра (1963), что систематика в своей методологии не была типологической до 30-х годов нашего века: и С. И. Коржинский (1893), и В. Л. Комаров (1901) мыслили вполне «популяционно». Популяционная концепция вида возникла значительно раньше, чем генетика смогла сделать существенный положительный вклад в понимание вида. Термин «популяция» появился впервые не у В. Иогансена, он встречается в работе (Romanès, 1892), опубликованной до «рождения» генетики. Популяционное понимание вида берет начало от передовых натуралистов и систематиков. Важнейшие новые черты, вынесенные генетическим этапом его изучения, сводятся к следующему. В условиях панмиксии, благодаря генетическим рекомбинациям, мутациям и естественному отбору, создается широкая возможность внутривидовой изменчивости, индивидуальной и популяционной. Большой запас изменчивости представляет собой рецессивные гены в гетерозиготном состоянии. Это огромное наличное и потенциальное генотипическое многообразие популяций интегрируется в единый генофонд вида. Панмиксия — основа широкой пластичности и основа целостного вида. Разрыв ее означает разрыв генофонда вида на изолированные фрагменты, что в масштабах геологического времени приводит к формированию нескольких самостоятельных видов.

Изложенное показывает почти тождество полученных на этом этапе представлений о видообразовании с основными моментами учения о микроэволюции. Эволюционные факторы, оказывающие давление на популяции, по основному характеру действия относятся к трем группам (Тимофеев-Ресовский, 1958; Тимофеев-Ресовский и др., 1973): а) «поставщики» эволюционного материала — мутационный процесс и популяционные волны; б) изоляция, сохраняющая и усиливающая различия между популяциями; в) естественный от-

бор — основной «творческий» фактор, вызывающий усложнение онтогенеза и эволюционный прогресс.

Весьма сходны представления о виде и видообразовании генетического этапа с сущностью биологической концепции вида. Однако то, что в представлении генетического этапа исследования вида и биологической концепции его считается нарушением основы существования вида — отклонение от нормального полового процесса, еще сравнительно недавно отставалось как особое прогрессивное направление эволюции: апомиктическое размножение растений (Хохлов, 1976), вопреки более раннему мнению об этом явлении как «тупике» эволюции (Stebbins, 1950). В последнее время суждения о роли апомиксиса в эволюции становятся менее категоричными (Петров, 1964; Мюнтцинг, 1967; Завадский, 1966), отмечается неоднородность явлений апомиксиса, в связи с чем у апомикатических видов вскрыты различные пути эволюции: они могут эволюционировать или гаснуть и отмирать. Путь прогрессивной эволюции способов размножения не в переходе от амфиксиса к апомиксису, а в развитии целой системы способов размножения, включая ксеногамию и апомиксис (Завадский, 1966).

Идеи исторического развития биотических сообществ, называемого часто «эволюцией» сообществ, и эволюции видов в ходе этого процесса интересовали многих отечественных лесоводов и геоботаников: И. П. Пачоского, Г. Ф. Морозова, В. Н. Сукачева, В. В. Алехина и др. Так, явлениям смен пород в лесах уделено внимание многими лесоводами, примером классических смен могут быть обобщения Г. Ф. Морозова, (1926), указавшего среди факторов «смен пород» борьбу за существование, а в числе факторов лесообразовательного процесса — естественный отбор. В ранних исследованиях В. Н. Сукачева (1912, 1915) встречаются представления о сущности генетических классификаций сообществ. В тот же период были сформулированы представления о стадиях исторического процесса изменения растительного покрова на пространствах от Сиваша до лесной полосы севера Херсонской губернии. Предложена концепция генетической классификации растительных сообществ, в которой отражались связи развития конкретных сообществ с их историческим развитием (Пачоский, 1915).

В ряде работ того периода (Пачоский, 1915; Алехин, 1922) не было четкого разделения понятий об историческом

развитии и эволюции сообществ, хотя отдельные термины, впоследствии принятые в качестве основных понятий, раскрывающих суть эволюционного учения (например, «волны жизни» и «популяция»), уже тогда стали употребляться (Дохман, 1973).

Исследования Г. Ф. Морозова (1926) о естественном отборе и борьбе за существование не только отвечают состоянию эволюционной теории его времени, но имеют значение и для самой теории эволюции, поскольку в период ее кризиса он стремился подвести фактическую основу под центральное положение дарвинизма (Галл, 1976). Г. Ф. Морозовым (1926) намечен более ясный подход к проблеме, однако формулировка ее еще остается на уровне взаимоотношения пород (членов) в сообществе, но не индивидов в популяции, прямых указаний на явления микроэволюции еще нет. Факты дифференциации и самопозреживания деревьев, в том числе и в чистых древостоях, часто приводятся как доказательство борьбы за существование и естественного отбора. Им открыты закономерности связи элиминации с теневыносливостью, но конкретные механизмы действия естественного отбора оставались нерасшифрованными, в частности, потому, что не было известно, благодаря каким преимуществам выживают фенотипы в популяции, какие биоэкологические эффекты этому способствуют и какие соотношения свойств генотипов и экологического их положения обеспечивают успех в борьбе за существование.

Оригинальные поиски путей решения проблемы предприняты в работах А. И. Лескова (1943) и особенно Е. Н. Синской (1933, 1948), посвященных историческому развитию западнокавказских лесов. Однако проблема не была решена ни построением классификационной схемы пихтовых лесов (Лесков, 1943), основанной на представлении о совместной эволюции ассоциаций и их эдификаторов, ни гипотезой о расчленении в ходе развития сложного третичного колхидского леса на более простые монодоминантные сообщества (Синская, 1933, 1948). Наметился переход от отождествления процесса развития растительности и эволюции к несводимости эволюции фитоценозов к закономерностям формообразования (Синская, 1948).

Б. Н. Сукачев (1944) подчеркнул недопустимость отождествления эволюции растений и развития биоценозов в работах Е. Н. Синской (1948) и А. И. Лескова (1943), показавших сложность и многогранность проблемы. Достижение

Е. Н. Синской (1948, 1963) в понимании диалектического взаимоотношения инициальных стадий развития фитоценоза из дифференцирующейся популяции и особенно постановка проблемы динамики популяции высших растений в биоценозах, на наш взгляд; должным образом еще не оценены и намеченная ею программа действий по проблеме до сих пор реализована не полностью. Сложность и острота современных проблем популяционной биологии растений очевидны (Мамаев, Семериков, 1984).

С критической точки зрения на мезофиально-лесной комплексе Закавказья как на третичный флористический и цено-тический комплекс (сложившейся благодаря работам Н. И. Кузнецова (1891, 1909) выступил В. Б. Сочава (1949). Возражая многим авторам по вопросу третичного происхождения буковых лесов с третичным вечнозеленым подлеском, он высказал новые соображения о генетических связях *Fagus orientalis* Lipsky и *Fagus sylvatica* L. Восточный бук рассматривается (Вульф, 1935) как древняя третичная форма, позднее давняя начало европейскому *F. sylvatica*, распространившемуся в Западной Европе уже в последледниковое время. Хотя такие генетические связи между этими видами логически увязываются с представлениями о древности кавказских фитоценозов и молодости европейских, однако В. Б. Сочава (1949) не считал их доказанными, полагая, что оба вида имеют независимо друг от друга третичный возраст. Их рассматривают как климатипы (Синская, 1933), дифференциация которых началась в раннюю фазу истории бука в Западной Европе. Третичный возраст европейского бука вытекает из палеоботанических данных (Шварева, 1964). На основе личных исследований динамики лесов во многих регионах Кавказа, в особенности в колхидских и кубанских лесах, а также литературных источников, принимая во внимание оледенение, тесно связанное с орогенетической фазой развития Кавказских гор. В. Б. Сочава (1949) отмечал, что история буковых лесов как структурного фитоценологического типа Кавказа приходится на четвертичный период. При этом подчеркивалось, что флорогенез и ценогенез несомненно сопряжены, но тем не менее, они представляют самостоятельные процессы. В результате элемент третичной флоры восточный бук образует фитоценозы лишь плейстоценового и более холодного периода.

Между тем отстаивается точка зрения о существовании третичных реликтовых сообществ, например, на Балканах, где

леса признаются более молодыми по сравнению с лесами Кавказа (Мишнич, 1974). Подчеркивая наиболее древний характер смешанных лиственных-хвойных лесов Кавказа, считая их близкими к третичным лесам, автор отмечает, что многие эдификаторы этих смешанных лесов являются третичными реликтами. Многочисленные вечнозеленые виды и их жизнеспособность указывают на более древний возраст этих лесов по сравнению с балканскими, по его мнению, ключ для решения вопросов о происхождении флоры и растительности Балканского полуострова необходимо искать на Кавказе. История лесов этих стран и эволюция их видов имеют общие корни как стран, принадлежащих Средиземноморью. Леса Западного Кавказа, в свою очередь, входя в Эвксиинскую фитогеографическую провинцию (Малеев, 1940; Тахтаджян, 1978), требуют совместного с последними анализа.

Дальнейшее углубление представлений о связи естественно-исторического развития фитоценозов и эволюции органических форм сделано В. Н. Сучковым (1942, 1944, 1964).

Выработка взаимосвязей между растениями в фитоценозе, а также между организмами в биогеоценозах, согласно В. Н. Сукачеву (1944, 1964), происходит в процессах — филоценогенезиса, селектоценогенезиса и сингенезиса. Филоценогенезис — следствие совместной эволюции видов в фитоценозах данного типа, когда виды изменяются и приспосабливаются к среде, создаваемой всей совокупностью населения данного биоценоза и в первую очередь его эдификаторами. Селектоценогенезис — это процесс, когда при расселении встречаются друг с другом виды с уже готовыми экологическими и фитоценоотическими особенностями. Борьба за существование ведет лишь к отбору тех видов, которые случайно оказываются наиболее приспособленными к комплексу условий данной ассоциации.

В отдельных случаях оба эти процесса протекают одновременно или селектоценогенезис может переходить в филоценогенезис. В совокупности оба эти процесса образуют ценогенезис ассоциаций.

Сингенезис — это формирование на данном конкретном участке земли покрова из растений и животных как части биосферы. В сингенезисе выработка взаимоотношений между организмами идет как бы по проторенной ценогенезисом дорожке и гораздо скорее. Соответственно этим двум типам генезиса в биоценоотическая классификация может быть двоякого рода: ценогенетическая классификация типов биоценозов и

сигнетическая классификация биосферического покрова Земли. Из этого подчеркнем следующие моменты. О явлениях филоценогенезиса и селектоценогенезиса, включающих в себя результаты эволюции видов и более высокого ранга таксонов и не отражающих достаточно полно эволюцию популяций, можно судить по современной растительности. В процессе сингенезиса используются выработанные в ходе ценогенезиса результаты взаимоотношений форм в ценозе.

В последние десятилетия получают дальнейшее развитие исследования микроэволюции на основе феноетики популяций на ботанических и зоологических объектах — результаты их обсуждены на Всесоюзных совещаниях (Саратов, 1976; Москва, 1979). Подведены первые итоги исследований и намечены перспективы (Яблоков, 1980). Показано (Sokal, Crovello, 1970), что биологическая концепция вида в значительной степени является феноетической концепцией. Анализируя классическое определение биологического вида Э. Майра (Maui, 1957) как группы реально или потенциально скрещивающихся популяций, которые репродуктивно изолированы от других подобных групп, авторы приходят к следующим выводам. Беспристрастное описание многообразия эволюционных моделей, реально существующих в природе, и процессов, влекущих за собой различные изменения популяционной структуры, будет способствовать выяснению причин эволюции. Охарактеризованный по фенотипам вид, определение которого может быть улучшено с помощью нумерической таксономии, является подходящей концепцией для соотношения с таксономической категорией «вид». Местная или конкретная популяция является самой ценной единицей для эволюционного исследования.

Однако биологической концепцией вида не исчерпывается все многообразие эволюционных механизмов, в частности, ею не охватываются явления интрогрессивной гибриднойизации видов, широко распространенные среди древесных растений (пихт, елей, лиственниц) и не ограничивающиеся межвидовой гибриднойизацией (Бобров, 1972).

В связи с изложенным, подчеркнем два момента. В тех таксонах, где имеют место нарушения нормального полового процесса, для определения вида остаются феноетические критерии, а само понятие вида приобретает нередко типологический характер. И в случаях нормальных сексуальных таксонов в биологической концепции вида большинство ступеней при определении вида является в большей степени или пол-

ностью фенетическими. Даже в тех группах растений, где применялись для целей систематически немногочисленные скрещивания, основными критериями вида остаются фенетические, поскольку они базируются на фенетических выводах.

Наряду с биосистематикой, эволюционным учением, где популяция призвана в качестве биологической природной структуры и является объектом исследования этих научных дисциплин, роль исследований структуры природных популяций в последние десятилетия заметно усиливается в ботанической географии и флорогенетических исследованиях, в фитоценологии и биогеоценологии, в популяционной генетике растений, в эволюционной морфологии и морфогенетике. В связи с этим синтез представлений о популяции, сложившийся в разных отраслях биологии, выдвигается в качестве важнейшей предпосылки формирования популяционной биологии. В качестве ведущей проблемы в этом аспекте мы считаем современный синтез представлений об эволюции популяций растений в ходе исторического развития биогеоценозов.

До настоящего времени во многих эколого-популяционных исследованиях еще не удается избежать рокового упущения из вида борьбы за существование и естественного отбора, о которых предупреждал Ч. Дарвин (1952). Напомним, что именно леса сосны обыкновенной в Шотландии служили в качестве модельных для открытия принципа естественного отбора (Matthew, 1831), позднее обоснованного Ч. Дарвиным как всеобщий закон эволюции органического мира. Другим важным моментом исследования П. Матью (1831) является предвосхищение современной проблемы обеднения генофонда популяций в результате антропогенных воздействий, в частности, рубок леса.

Возвращаясь к вопросу дифференциации понятия эволюции, отметим, что довольно часто понятие эволюции используется и по отношению к биогеоценозам. В последние два десятилетия термин эволюция часто применяется по отношению к биологическим макросистемам всех рангов вплоть до биосферы (Тимофеев-Ресовский, 1975; Кашмилов, 1974) что осложняет вычленение собственно эволюционных процессов в ходе преобразования различных макросистем и затрудняет анализ динамики или естественного исторического развития самих рассматриваемых систем. В экосистемах происходят эволюционные преобразования популяций, а не только сукцессии ценозов (Гиляров, 1979; Быков 1980). Сущность проблемы заключается в синтезе представлений и сведений о

явлениях микроэволюции и о динамике биогеоценозов, во вскрытии конкретных механизмов преобразования структуры популяций на фоне развития конкретных ценозов в обозримом временном масштабе и на этой основе найти пути исследования эволюции экосистем.

За отбором признается определенная роль в формировании такого состава популяций, который может и не повышать шансы на выживание, но давать возможность ей идти в ногу с постоянно изменяющейся средой динамичных ценозов. Состав фенотипов, характеризующий фенотип популяций, обуславливается как относительно простыми признаками (фенами), так и сложными морфофизиологическими признаками и функциональными свойствами.

В качестве объектов исследования выбраны исключительно ценные и информативные в научном отношении леса колхидского третичного реликтового центра, весьма значимые, как средообразующие в растительном покрове Западного Кавказа. Это наиболее древние по происхождению, многовидовые по составу и сложные по структуре леса. Представляет интерес исследование ценозов с доминированием основных эдификаторов — бука или пихты, а также различное участие их в смешанных буково-пихтовых сообществах, где названные виды попеременно выступают в роли доминанта. Выбор их, наряду с общеэкологической значимостью и с учетом важного лесоводственного значения, обусловлен также тем, что на их примере уже выполнены важные для решения поставленной проблемы исследования, и изучением этих лесов предусматривается сохранить преемственность исследований в регионе, что особенно важно в биосферном заповеднике. Отдельные виды представлены уникальными популяциями, вопрос сохранения которых от нарастающего антропогенного влияния чрезвычайно остро стоит еще с 20-х годов, это относится к тису ягодному, самшиту колхидскому, каштану благородному и др.

Принципы лесотипологического направления Б. А. Иваневича — Б. П. Колесникова весьма информативны для исследования сложных многовидовых лесов Колхиды и Талыша.

Существенным моментом в выборе объектов работы и предпосылкой решения поставленной проблемы явилось условие заповедности этих, по существу, девственных лесов. Это позволяет выявить наиболее важные черты лесообразовательного процесса (сукцессионных смен) и доступные эта-

пы эволюции популяций в наиболее чистом их виде. В конечном итоге этим путем представляется возможным определить «нулевые точки» отсчета для организуемого биомониторинга эволюции популяций основных лесообразующих видов и популяционных экосистем.

Бсккрытие естественного хода сукцессионных и микроэволюционных процессов необходимо для построения теории организации систем особо охраняемых природных территорий, за основу формирования такой теории иногда принимается оценка естественности сукцессионных изменений в ландшафтах, но этого, на наш взгляд, недостаточно.

Цель работы — изучение эволюционных преобразований популяций основных реликтовых лесообразователей (микроэволюции) в ходе развития колхидских и кубанских буково-пихтовых лесов (Западный Кавказ) на основе синтеза представлений об этих явлениях и фактических материалов, их характеризующих, выработки путей исследования эволюции экосистем.

Это направление работы имеет значение для разработки принципов организации системы особо охраняемых природных территорий Западного Кавказа и выявления общей естественно-исторической основы для ее формирования. В частности, результаты исследований позволят углубить представления о взаимоотношении лесов Кубанской и Колхидской фитогеографических провинций, о связях их с Эвксинской фитогеографической провинцией.

Исследования фенотипической структуры популяций (распространение адаптивно-ценных фенотипов, корреляции признаков биопродуктивности с фенами и др.) открывает возможности выбора направления селекции лесоводственно важных видов, поиска путей ранней диагностики роста, повышения продуктивности, разработки лесосеменного районирования, выработки системы сохранения генофондов популяций.

Выявление фенов и фенотипов основных лесообразующих видов

В поиске новых путей оценки генотипической структуры популяций особую ценность приобретает метод качественных морфологических признаков — маркеров. Он основан на использовании коррелятивных систем организмов. Решающую роль в выборе нашего пути поиска фенов сыграл закон гомо-

логических рядов в наследственной изменчивости (Вавилов, 1920, 1968). Современные данные молекулярной биологии показывают, что гомологическая изменчивость проявляется в сложной цепи реализации наследственной информации от гена к признаку (Медников, 1975, 1980). Это дает основание принять следующие методологические подходы. 1. Особую ценность в качестве фенотипов для изучения микроэволюции имеют филогенетические признаки. 2. Фенотипические признаки, характер генетической детерминированности которых на данном этапе пока не установлен, имеют важное самостоятельное значение. Они являются исходным материалом для формирования фенетики популяций и выявления радикалов фенотипов вида (Вавилов, 1968; Синская, 1948; Тимофеев-Ресовский, 1969, 1973; Яблоков, 1980). Максимальному охвату широкого спектра морфофизиологических признаков, заведомо свободных от каких-либо априорных точек зрения (Тимофеев-Ресовский и др., 1973), мы предпочли выбор филогенетических признаков.

В качестве основы разложения фенотипической системы принимаются функциональные зависимости, при таком подходе фенетика популяций становится их генетикой (Роне, 1978; Скворцов, 1982). Визуальная предварительная оценка и измерение ряда признаков — высоты, диаметра, ширины и протяженности кроны, побегопроизводительной способности, продолжительности жизни хвои осевого и боковых побегов, формы семенных и кроющих чешуй (всего более 20 признаков) — показали различия роста цельнолистных и выемчатолистных особей пихты, определенных по хвое осевого побега. Это в совокупности с фактами существования среди рода *Abies* вида только с цельной хвоей (*A. holophylla* Maxim), а также форм с заостренной и выемчатой в пределах других видов (*A. alba* Mill, *A. Nordmanniana* (Stev.) Spach), обусловило использование этих признаков в качестве фенотипов. Эти формы обнаружены во всех возрастных группах, от однолетних сеянцев до спелых деревьев. Раздвоенный кончик хвои рассматривается как след древней дихотомии, в заостренный — эволюционно прогрессивный или продвинутый (Машенко, 1964). Соответственно проявляется их соотношение и среди современных видов. Виды с широкими экологическими и биоценотическими ареалами (*A. alba*, *A. Nordmanniana*, *A. sibirica* Ldb.), формирующие преимущественно горные леса, представлены популяциями не менее, чем с двумя фенотипами — цельнолиственными и выемчатолиственными. Виды с

узким ареалом характеризуются преобладанием одного фенотипа.

Для анализа фенотипической структуры популяций бука взяты альтернативные пары филогенетических признаков дифференцирующих современные виды. Из вегетативной сферы взяты типы выхода жилок в край листа: брохиодромный и краспедодромный (Колаковский, 1960). Краспедодромность (Cooper, Mercer, 1977) специфична для американского бука (*F. grandifolia*). Из генеративной сферы взяты типы придаточных образований у основания кувулы (плюски): пластинчатые с заметным жилкованием прилистники (лопастные, ланцетные или ложковидные) или шиловидные образования без расширений и жилкования. Эти признаки считаются разделительными между буком восточным и буком европейским.

Анализ материала позволил рассматривать в качестве фенотипов типы околоцветников тычиночных цветков. Изучение этих признаков приводит к заключению об их значительной изменчивости, вопреки мнению В. Е. Вульфа (1935). Различия околоцветников тычиночных цветков носят альтернативный характер. Зубчатость четко отличается от рассеченности (лопастности). Зубчатая или мелковыемчатая трубка околоцветника более свойственна для восточного бука, а глубоко-рассеченная или лопастная — для европейского (Сукачев 1934), (Вульф, 1935). Эти признаки в совокупности с другими (прилистники у кувул, число пар жилок и др.) используются в систематике как дифференцирующие, ими обуславливается корректность систематики *F. orientalis* и *F. sylvatica* L., хотя и высказывались сомнения в этом (Гребенщиков, 1938).

Общие характеристики растений даны с учетом описанных признаков. Признаки листьев взяты с учетом физиологического и таксономического значений: число пар боковых жилок, длина, ширина, удаленность максимальной ширины от основания и др. В качестве индексов площади листа использовано произведение длины его на ширину, а также отношение этого признака к числу пар жилок, т. е. определенная площадь, приходящаяся на пару жилок (удельная площадь). Этим осуществлена преемственность исследований на конкретных объектах (Сахаров, 1939). Сочетание у особей трех пар фенотипов дает 8 фенотипов. Из них 4 с брохиодромными листьями: плюска восточного бука — зубчатый околоцветник, плюска европейского бука — зубчатый околоцвет-

ник, плюска европейского бука — лопастный околоцветник, аналогичны 4 с краспедодромными листьями).

Семья в биоэкологической структуре популяции и биогеоценоза

Под семьей древесного растения нами понимается совокупность близкородственных особей, состоящая из родителей (или, возможно, одного из них) и всех генераций потомства, имеющих общее происхождение и существующих в популяции в течение периода, не менее продолжительности жизни материнского поколения. Семьи образуются древесными растениями, размножающимися половым путем, однако, обнаружить их в популяциях нелегко, сделать это удастся за пределами ценоареала вида в сообществах других лесообразователей или на свободных от леса территориях. Природный феномен поселения семьи в группе смежных биогеоценозов позволил вскрыть ценозоспецифичное преобразование ее фенотипического состава, что в комплексе неодинаковой селективной ценностью фенотипов ведет к микроэволюции. Даны характеристики семей и фитоценозов, ими заселяемых. Три из них расположены в полосе широколиственных лесов среднегорья в бассейне р. Шахе.

Семья 1 (площадь 1 га) произрастает в букняке колхидском (табл. 3), расположенном на южном склоне отрога г. Фишт. От нижней границы ценоареала пихты она отстоит на расстоянии 1000 и расположена ниже нее на 100 м.

Семья 2 на южном склоне подножия г. Хуко занимает участки (2,5 га) водосборов двух ручьев в водораздельную площадку между ними на высоте 690 м. От пихтового массива расположена на расстоянии 2,5 км и на 400 м ниже.

Семья 3 (0,05 га) находится на крутом склоне в спелом каштано-букняке колхидском на высоте 600 м в 1,5 км от основного массива пихты и ниже его на 490 м.

Для анализа территориальных соотношений ареала популяции и территории биогеоценоза использованы следующие предпосылки. Семья — субпопуляционная структура. Совокупность близкородственных семей (групп родственных между собой генотипов) и отдельных, в том числе временно не репродуцирующих индивидов, образует популяцию. Ареал семьи, как правило, меньше его у популяции.

СООТНОШЕНИЕ ФЕНОТИПОВ СЕМЕЙ ПИХТЫ В РАЗНЫХ БИОГЕОЦЕНОЗАХ

№№ семей	№№ пробных площадей	Элементы рельефа, высота м н у. м.	Экспозиция, крутизна склона, град.	Типы биогеоценозов	Состав древостоя	Состав подроста	Соотношение фенотипов (цельностиные; выемчатые)	
							числен особей	%
1	19	Ровный; склон 1000	Ю-В 20	Букняк колхидский	4Б 3Г 2Д 1 Кш ед. П	10П ед. В	415:1000	29:71
2	4А	Эродированный склон 590	Ю-ЮВ 18	Каштанодубняк лещиновый	4Д 3Кш 2Г 1 Грш ед. Б	9Г 1Б ед. П	20:20	50:50
▶	4Б	Ровный склон	В-ЮВ 20	Дубо-каштанник орияковый	5Кш 3Д 2Г ед. Б	8Б 2Г ед. П	44:26	63:37
▶	4В	Водораздельный уступ	Ю 10	Дубо-грабовник колхидский	5Г 2Д 2Грш 1 Кш ед. Л. Б	8 П 1Б 1Г.Л. Кш, ед. Грш	357:743	33:67
▶	4Г	Выпуклый склон	В-ЮВ 30	Грабо-дубняк овсянцевый	4Д 3Г 2Б 1Грш	8Б 2Г ед. 11	13:5	72:28
3	3А	Эродиро-ванный склон, 500	В 35	Грабо-каштанник колхидский	Итого по семье 2:		434:794	35:65
					5 Кш 5Г	3Б 3Кш 2П 2Г, ед. Чрш. Д	73:64	53:47
					Всего:		913:1867	33:67

Феномен поселения изолированной семьи на территории четырех фитоценозов (табл. 3, рис. 1) служил моделью для решения задач этой части работы. Фитоценозы различают по экспозиции и крутизне склонов, почвам, составу древостоя, подроста и других ярусов растительности. Следовательно, они относятся к различным биогеоценозам. Часть пихтовой семьи входит в состав дубограбовника колхидского (В).

Материнская пихта, с диаметром у основания 150 см и высотой 38 м, составляет 10% надземной фитомассы древостоя. Семья формирует основную долю подроста материнского сообщества (80%), создавая предпосылки для смены эдификаторов. В этом биогеоценозе (В) сосредоточена подавляющая часть особей всех возрастных генераций (88%). Остальные поселились в смежных сообществах: в каштано-букняке лещиновом (А) — 3%, в дубо-каштаннике орляковым (Б) — 7%, в грабо-дубняке овсянцевом (Г) — 2% от общей численности семьи. Отдельная семья дает существенный вклад в фитоценоз исходного биогеоценоза, однако в целом ею «охвачены» четыре сообщества. Перекрывание ареалом семьи группы биогеоценозов — не случайность. Очевидно, популяция тем более способна занимать несколько биогеоценозов.

Превышение ареала популяции над территорией биогеоценоза характерно и для других третичных реликтов. Так, в Хостинском заповедном участке третичного колхидского леса популяция тиса ягодного охватывает тисовник и букняк лавровилицевый и др. сообщества, а популяция самшита — самшитники моховой и сложный. Популяция сосны пицундской включает в свой ареал три группы биогеоценозов: сосняки прибрежные, грабниниковые и сложные. Подобные закономерности обнаружены у многих видов с изолированными участками ареалов: у каштана в Бабук-Аульской котловине, у ели восточной в бассейне р. Тихой. Популяции основных лесобразующих видов страны превосходят по объему их внутриценозные группировки (Мамасв, 1967), однако и население вида в пределах биогеоценоза (ценопопуляция) обладает специфическим фенотипическим свойством. Таким образом, ценопопуляция — реальная структурная единица популяции, элемент ее биоэкологической структуры.

Представители семьи, являясь потомством одной особи, а вследствие этого обладая некоторой генетической однородностью, в разных, хотя и смежных, биогеоценозах образовали различные по генотипическому составу, плотности и биомассе совокупности особей (табл. 4, рис. 2). Таким образом,

ЭФФЕКТЫ ВЫХОДА СЕМЕЙ ЗА ПРЕДЕЛЫ БИОЭКОЛОГИЧЕСКИХ СТРУКТУР

Вид, семья, высота над ур. м., № пробной площадки	Биоэкологические структуры		Пределы перемещения: растостой, км превышение, м	Эффекты	
	преодолеваемые семьи	поселения семьи		динамические	эколого-популяционные и микроэволюционные
Пихта кавказская, семья вблизи ареала популяции, 1000 (19)	Популяция, бгц, формация	Формация широколиственных лесов среднегорья, бгц: грабобушняк колхидский	0,75	Смена фитоценоза и формации (широколиственной на пихтово-широколиственную)	Расширение экологической ниши (1) репродукция близкородственных фенотипов (2); усложнение экологической и генотипической структуры популяции (3)
			100		
Пихта кавказская, семья изолированная, 600, (3А)	Популяция, бгц, формация, ступень лесного пояса	Формация широколиственных лесов низнегорья	2,0	»	1-3
			500		
Пихта кавказская, семья изолированная, 650, (4)	»	Формация широколиственных лесов низнегорья, 4 бгц	2,0	»	1-3
			450		
Ель восточная, семья изолированная, 1000 (Соснии, 1949)	Популяция, бгц, формация	Формация буковых среднегорных лесов; бгц: ельник овсянцевый	22,0	Смена фитоценоза формации (буковой на еловую)	1-3
			—		
Ель восточная, семья изолированная, 900, (Соснии, 1949)	»	Формация среднегорных буковых; бгц — бушняк колхидско-кустарниковый	44,5	Смена фитоценоза и формации (буковой на буково-еловую)	1-3
			700		
Сосна крымско-августовая, семья вблизи ареала, 2050 (5В)	бгц, формация	Формация: березово-сосновые субальпийско-разнотравные леса; бгц — сосняк субальпийско-высокотравный	0,5 100	Смена фитоценоза и формации (пихтово-сосновой на сосново-березовую)	1-3

лесообразовательный процесс в разных биогеоценозах в течение короткого отрезка времени (40 лет), не превышающего даже продолжительности жизни одного поколения пихты, дифференцированно действует на состав семьи и популяции пихты Нордманна.

Объяснить различия соотношений генотипов в разных ценозах правомочно действием «принципа основателя» как возможного варианта «дрейфа генов», поскольку, действительно условия расселения разных генотипов в различные биогеоценозы в сложных условиях рельефа неодинаковы. Однако нет оснований отвергать и действие избирательной элиминации как формы естественного отбора, так как рассматриваемые генотипы обладают различной выживаемостью, а именно цельнолистные более жизнестойки. Скорее всего мы имеем дело с действием естественного отбора в кооперации с «дрейфом генов», как это показано на популяциях видов, быстро сменяющих свои поколения (Дубинин, 1966; Новоженев, 1970). Приведенный пример показывает, что амплитуда изменчивости долей состава семьи в этом случае довольно высока, но в связи с тем, что сравнительно небольшое число особей семьи попало за пределы исходного ценоза, общее соотношение генотипов семьи оказалось почти таким же, как и в исходном (35:65). В целом факты различия состава семьи по биогеоценозам свидетельствуют о преобразовании ее генотипической структуры в ходе расселения в смежные биогеоценозы, взаимоположение которых определяется сложным рельефом.

Селективное преимущество цельнолистного фенотипа обусловлено корреляциями: формирование его хвои имеет прямую связь с быстротой роста, темпом побегообразования и продолжительностью жизни хвои. Генетическая обусловленность роста этого фенотипа подтверждается его устойчивостью в экологически контрастных природных семьях, популяциях и в интродукции. Соответствие фенотипа генотипу подтверждается проявлением закона гомологической изменчивости. Популяции кавказской и белой пихты имеют общие гомологические фены и сходные фенотипы. По ряду признаков роста альтернативные фенотипы обоих видов различаются достоверно. Родство и общность происхождения семей и популяций приводят к заключению о фитоценозе как о системе, связанной семейными и популяционными синузиями доминантов (и других элементов).

Эколого-эволюционные факторы динамики биогеоценозов

Синтез динамических и эколого-эволюционных аспектов развития леса существенно расширяет и углубляет представление о фитоценозе как о ведущем компоненте лесного биогеоценоза, который в свою очередь признается этапом исторического развития биогеоценотического покрова. Обусловливается это положение прежде всего тем, что обмен генетической информацией между индивидами в ценозе (в группе ценопопуляций одного вида) происходит на большем протяжении его, нежели размеры фитогенных полей особей. Иллюстрацией и доказательством существенности вклада популяционно-биологических данных в углубление концепции фитоценологии и понятия фитоценоза являются приводимые выше данные о семьях как ценоцических и популяционно-биологических образованиях, а также принятие во внимание того факта, что и семья, и любая местная (или конкретная) популяция по существу выступают в роли прообраза фитоценоза. Об этом же свидетельствуют материалы о фенотипическом составе семей и популяций: фенотип «Ц» выполняет роль доминанта, а фенотип «В» — подчиненного яруса. Кроме того, сходность роли одноименных фенотипов в популяции и семье, а также соизмеримость изменчивости многих морфологических показателей у них подтверждают этот вывод. Фенотипическое богатство семей соизмеримо с таковыми популяциями, выборки из которых взяты и анализированы из разных ступеней лесного и субальпийского поясов. Численность, состояние, возрастная и пространственная структура семей кавказской пихты позволяет рассчитывать на смену эдификатора фитоценоза (и даже растительной формации). Семьи играют существенную роль в экспансии популяции за пределы современного ценоареала, в восстановлении ее исходных позиций, а также, что особенно важно, в возможном изменении хода развития растительности не только в сторону смены эдификатора и доминанта фитоценоза, но даже и формации широколиственного колхидского леса на смешанный пихтово-широколиственный.

Наряду с семейными характерны значительные популяционные сучузии кавказской пихты на южных склонах г. Хуко, отрогов г. Фишт, хребта Псехоко, г. Аишха и на других участках южного макросклона Главного Кавказского хребта, что свидетельствует о современном расширении ареала пихты в

нижних ступенях лесного пояса посредством поселения семей. Это же наблюдается и в Кубанской провинции. Следует подчеркнуть, что именно семьи — однородные биоструктуры — участвуют в расселении популяции и вида, «завоевая» пространство. В свою очередь, семья пихты, попав в обстановку отсутствия влияния материнского полога в сообществе сопутствующих видов, реализует возможности достижения определенной численности потомства и проявления его изменчивости. Попадая в иные условия развития (размножение, расселение и выживаемость), где проявляет себя отбор, семьи характеризуют не общую совокупность потомства популяции, а специфические изолированные элементы ее. Эти и другие факты приводят к заключению, что мы имеем дело со сложным процессом, в котором тесно связаны и взаимообусловлены явления микроэволюции и элементы развития леса в классическом представлении. Кроме того, расселение растений семьями имеет исключительно важное значение в миграции растений, эцезисе, т. е. закреплении их на новом месте.

С одной стороны, процесс развития лесного биогеоценоза, благодаря расселению вида семьями и популяциями и преобразованию при этом структуры, выступает как фактор микроэволюции. С другой, — микроэволюционные преобразования, вытекающие из сущности популяционной формы существования вида и семейно-структурных изменений, как частного проявления ее, включая и отбор наиболее приспособленных фенотипов, выступают в качестве важнейшего фактора динамики биогеоценоза.

Оценка направления и интенсивности естественного отбора в развивающемся биогеоценозе — комплексная проблема. Один из путей элементаризации ее — поиск простых звеньев микроэволюции, к которым принадлежат изменения фенотипического состава семей.

В связи с этим целесообразно остановиться на основных эволюционных аспектах развития биогеоценоза, понимая под ними моменты микроэволюции, связанные с этапами в его динамике. Выделяются следующие аспекты. Результаты изучения отдельных из них приведены выше, результаты других — излагаются далее.

1. Эффекты выхода семей за пределы современного ареала вида и популяции, расширение предела экологической ниши в другой ступени лесного пояса (широколиственного леса), образование в связи с этим других формаций (пихто-

во-широколиственных), обогащение в целом популяции за счет новых поселений семей разной экологической пространственно-возрастной и фенотипической структуры.

2. Преобразование биогеоценоза, т. е. в ходе межбиогеоценозной миграции первого поколения основателя семьи. Новые ценозы, принимая в свой состав долю иммигранта, выступают в роли фактора изменения ее структуры соответственно специфике новой экологической обстановки.

Сходные явления, но как бы в негативном изображении, происходят, когда иммигранты другого вида нарушают установившуюся ценогическую структуру популяции, в частности, производят существенные изменения в пространственной структуре, создавая, например, перфорации в ее полигоне. Это приводит к изменению пространственной и половой структуры и способствует увеличению изоляции между особями и ценоячейками. Это обнаружено во взаимоотношении ягодного тиса и восточного бука в хостинских популяциях.

3. На разных этапах возрастных и восстановительных смен лесного биогеоценоза происходят изменения в динамике численности доминантов и содоминантов — «популяционные волны». Это ведет к преобразованию фенотипического состава, как результат дифференциальной выживаемости и различной направленности отбора.

4. Дифференциальная выживаемость, обусловленная спецификой фенотипов и положением их в структурных образованиях, т. е. в связи с различными фитоценозами и эффектами групповых поселений («эффект группы», по Титову, 1978). Этот аспект подтверждается данными по истинной динамике изменения числа ценоячеек особей разных видов эдификаторов (бука и пихты), а также и по преобладанию формирования разнообразных, разнофенотипических и разнополовых (у тиса) ценоячеек по сравнению с однородными (Придня, 1981). Взаимодействие комплекса названных микроэволюционных факторов лесообразовательного процесса приводит к заключению о неизбежности закономерного формирования специфичной феногеографии и популяционной структуре основных эдификаторов лесов. Эта особенность связана с соотношением фенотипов в фитоценозах на разных высотных ступенях лесного и субальпийского поясов.

Методологические принципы оценки микроэволюции, которые соответствуют логике действия эволюционных факторов динамике лесных биогеоценозов, могут быть применены для выявления, оценки и сохранения богатства генофонда (по

фенофонду), а также для мониторинга микроэволюционного процесса.

Известными случаями выхода семей основных лесообразователей за пределы исходных биоценологических и биологических структур обнаруживается существенный эффект как в фитоценологическом, так и в эколого-популяционном аспектах (табл. 4). Семьи — выходцы из одной популяции кавказской пихты — различаются по величине ареала, объему, пространственно-возрастной и фенотической структуре. Это исходное обстоятельство чрезвычайно важно для последующего различного протекания микроэволюционных процессов: в этих семьях срабатывает «принцип основателя», но, несомненно, что в каждой семье процессы развиваются по-своему. Не менее важным является то, что семьи существенно различаются по размаху миграции от биогеоценозов до формации и даже ступени лесного пояса, от пределов популяции и почти за пределы современного ареала вида. Фитоценологический эффект этих миграций — в смене ассоциаций и даже формаций. Эколого-эволюционный эффект соответственно различному размаху миграций выражается от расширения ареала популяции, экологической ниши и репродукции близкородственных генотипов, включая и повышение уровня гомозиготности, до обогащения экологической (пространственно-возрастной и фенотической) структуры.

По другим видам семейства Pinaceae (восточной ели и сосны крючковатой) и некоторыми видами семейства Fagaceae число примеров не позволяет сделать аналогичные сравнения, но сами они по сравнению с пихтой, свидетельствуют о не меньшем фитоценологическом и эколого-эволюционном эффектах выхода семей при известных для них амплитудах, в общем, превышающих размеры биогеоценоза. Поскольку все рассмотренные виды, кроме ели восточной и сосны крючковатой, обладают малой парусностью семян, можно ожидать, что эффекты выхода семей у видов с большей парусностью будут значительно больше.

Популяционные экосистемы, проблемы их эволюции

Исходя из стоящих перед биосферными заповедниками проблем (см. «План действий...»), возникает ряд методических и методологических вопросов, которые рассмотрим ниже.

Прежде всего возникает вопрос, почему проводимые ранее биогеоэкологические стационарные исследования в ряде заповедников (например, в Тебердинском, Крымском ГЗОХ и др.) не привели к достаточно надежным результатам по сохранению биоресурсов (генофонда, ценофонда) и в целом экосистем этих заповедников, не привели к оздоровлению экологической обстановки в их регионе. Более того, вокруг некоторых биосферных заповедников при наличии рядом с ними мощных академических центров экологическая обстановка резко ухудшилась, например, в зоне действия Приокско-Террасного биосферного заповедника, тесно сотрудничающего с Пушкинским Научным Центром биологических исследований РАН, экологическая обстановка в радиусе 20 км резко ухудшается. Ни заповедник, ни НИЦБИ не имеют пока надежных рекомендаций ее улучшения. Хотя названные исследования в заповедниках проведены на соответствующей (тому времени) биогеоэкологической основе большим числом различных по профилю специалистов, т. е. были проведены комплексные исследования, однако во многих случаях посвящены они были частным вопросам или выяснению продуктивности отдельных компонентов биогеоценозов, или выяснению частных трофических связей в бгц, мало отражающих общезаповедный природно-территориальный комплекс и его продолжение в едином с ним сопредельном ландшафте. При этом, как правило, заповедник признавался как навсегда заданный природный объект с постоянными границами, без должного анализа соответствия объема заповедника, конфигурации его территории таковым естественно исторически сложившимся природно-территориальным комплексам или географическим ландшафтам. Выбор объектов работ определялся не целями и задачами защиты заповедника и региона, который он представляет, а стандартами, принятыми в обычных исследованиях, пробными площадями (например, в лесоведении, луговедении, или по программе МБП). Вместе с этим недостаточно учитывались принципы и методы общей экологии и, особенно, популяционных — экологии и биологии. Не избежали этих методических недостатков более ранние исследования природных объектов в Кавказском заповеднике, так, если и предпринимался более или менее полный охват природно-территориального комплекса в ряде работ, то это относится к отдельным видам охраняемых животных или растений, если же прибегали к комплексным стационарным исследованиям, то объекты ока-

зывались узкими, стандартными. Ускользал в обоих случаях главный вопрос о территории заповедника, масштаб ее, достойный названия заповедника, а также во многом случайность ее выбора или точнее «остаточный» принцип выделения территории. Начиная с 1978 года, коллектив научных сотрудников, имея определенный опыт научной работы в природном комплексе заповедника, зная, опять же из личного опыта (работы вне заповедных комплексов), упомянутые «беды», пришли к заключению (методом экспертных оценок разных специалистов) о необходимости начать комплексные экосистемные исследования, которые бы по своим подходам не потеряли названные выше методические недочеты. К счастью, заповедник, как объект работ и цели его сохранения, оказались в этом отношении удовлетворяющими этим требованиям. На ряде рабочих совещаний, включая и Ученый совет, было принято это направление исследований и выбран объект их. Опыт работы с конкретными видами животных и растений, лесными и луговыми экосистемами приводит к заключению, что стационарные экосистемные исследования должны проводиться на достаточно обширной части природно-территориального комплекса заповедника и окружающего его региона. При этом они должны выполняться на уровне исследования взаимодействия популяций или их достаточно представительных структурных образований. Среди целей работы сохраняется определение: достаточна ли заповедная территория для длительного естественного функционирования системы природных популяций.

Не придавая значения законченному объему названной единицы исследований, в рабочем порядке был выбран объект стационара, как сгусток численности особой популяции большинства видов охраняемых животных (хищники, копытные) и сообществ растений, согласован с большинством специалистов (зоологов, ботаников, геологов, почвоведов и др.). В дальнейшем мы пришли к заключению, что имеем дело с биологическими макросистемами в соответствии с концепцией М. М. Камшилова (1970, 1974) и методологической разработкой И. Н. Смирнова (1978). В нашем представлении эта единица была конкретизирована как популяционная экосистема, совпадающая в общих чертах с теоретическим построением М. А. Голубца (1982). Размер ее территории принимается соответствующим объему географического ландшафта — основной единице физико-географической дифференциации земной поверхности, что согласуется с рекомен-

дацией популяционной биологии (Подгорный, 1988) по выделению границ популяций лесообразующих видов по ландшафтному принципу, а также заключением о принципиальном сходстве объема популяции древесных лесообразователей и крупных млекопитающих (Stebbins, 1950). Однако в каждом конкретном случае специфика ландшафтов в их более мелких структурах, как среды обитания и фактора отбора в популяциях, не обязательно ведет к формированию иерархии популяций (разного ранга). Напротив, наряду с формированием разноранговых могут формироваться и равноранговые смежные популяции, а также может сложиться своеобразная кольцевая система популяции с невыясненными еще формами связей (Яблоков и др., 1981).

Симптоматично появление дискуссионной работы о соотношении популяции и биогеоценоза (Гладышев, 1990), в которой обосновываются «своеобразные» взаимоотношения популяции и биогеоценоза, в частности, доказывается, что «в биогеоценозе неделимость популяции и целостность ее функций «исчезает». Однако, это исчезновение в рамках биогеоценотической системы следует лишь понимать в том смысле, что она не является элементом биогеоценоза.

Как уже отмечалось, популяция — реальный объект материального мира, объективно существующий в природе так же, как и биогеоценоз. И вполне естественно, что между ними существуют тесные связи. Но биогеоценоз выступает по отношению к популяции не как надсистема, а как среда (по Гладышеву, 1990); как системы различного типа интеграции популяция и биогеоценоз функционируют в различном времени: популяция в «биологическом» (его единицей является промежуток от одного элементарного акта функционирования — обмена генами между особями путем полового размножения — до другого), а биогеоценоз — в физическом (Гладышев, стр. 17, 18).

Можно было бы не останавливаться на замечаниях по поводу подобных дискуссионных работ после работ Л. М. Голубца (1982), В. Н. Сукачева (1964), Н. В. Тимофеева-Ресовского (1958), если бы не крайне медленное «внедрение» в современные эколого-популяционные исследования принципа историзма изучаемых объектов, т. е. признания неизбежного их естественно-исторического развития и эволюции. Достаточно напомнить огромный фактический материал, логический арсенал отечественных и зарубежных школ по пробле-

мам естественной динамики биогеоценозов, их доминантных и других популяций в фитоценозах, смены доминантов и эдификаторов и смены энергетического и матеряльного обмена в бги в связи с тем, чтобы стало ясно, что связь популяции с биогеоценозом (и экосистемой) не столь слаба, как она трактуется в названной выше работе Гладышева (1990). И, конечно, не только особь растения является элементом бги, но и популяции могут быть и нередко являются ими. Другой вопрос как «ведут себя» популяции, выступая в качестве различных элементов структуры бгц и фитоценоза: доминанта, эдификатора, подчиненного яруса, случайных видов и т. д.

Если к сказанному добавить еще материалы по проблеме эволюции биогеоценозов, экосистем, витасферы, биосферы, то трудно себе представить, что она может идти без эволюции популяций (Stern, Rohe, 1977; Камшилов, 1974). И совсем нам представляется нелогичным, недиалектичным существование популяции в биологическом времени, а биогеоценоза — в физическом.

С этой недооценкой иных возможностей жизнедеятельности экосистемы связано желание объяснить ее на основе классических подходов, в том числе подхода трофодинамического, страдающего определенной односторонностью (Панов, 1973). Так, недооцениваются эволюционные механизмы в структуре популяций животных, эволюции их биосоциальных механизмов.

В нашем конкретном случае рассматриваем систему популяций в пределах высокогорного массива хр. Аспидный — Джуга, относящуюся к общему географическому ландшафту темнохвойно-бореальных лесов, высокогорных лугов и низовальных включений (рис 3).

Многие популяции крупных млекопитающих (медведь, волк, рысь, зубр, олень, кабан, тур, серна) существенной частью своих ареалов (до 0,5) выходят за пределы заповедника. Это вызывает ряд острых вопросов и накладывает особую ответственность за дальнейшую эволюционную судьбу не только названной экосистемы, но и других подобных единиц заповедного природного комплекса и его окружения.

В дальнейшем мы исходим из ряда принимаемых нами методических принципов, разделяемых многими нашими и ведущими зарубежными экологами, позволяющими сформулировать и предпринять поиски решения актуальных вопросов

организации, функционирования и эволюции биологических макросистем, включая популяционные.

1. Биологическая макросистема существует благодаря слаженному функционированию относительно независимых частей: биоценозов, видов, популяции, особей, всегда выступающих в форме взаимодействия фенотипов (Камшилов, 1974). Современные популяционные экосистемы сложились в ходе совместной деятельности популяций множества видов в геологическом прошлом. Дальнейшее выживание биологических макросистем будет определяться возможностью сохранения сложившейся в ходе естественно-исторического развития организованности (как следствия эволюции), с ней же связана дальнейшая эволюционная судьба системы, в ходе эволюции идет трансформация (обмен между биоструктурами информацией — мерой организованности).

2. Годичные циклы развития и длительная эволюция экосистем обусловлены обменом энергии, вещества и информации между популяциями в пределах видов, биоценозов, а также между ними и средой. Со времен Ч. Дарвина известно, что строение каждого органического существа самым существенным, хотя и иногда скрытым образом, связано со всеми другими органическими существами, с которыми оно конкурирует из-за пищи или местообитания, или от которых оно спасается. Согласно У. Р. Эшби (1959) адаптации в системе могут накапливаться в том случае, если в системе нет полной взаимосвязи элементов. Биологическая макросистема может существовать и развиваться лишь в том случае, если она состоит из относительно независимых подсистем, которые могут изменяться самостоятельно. Благодаря возникновению новых признаков в относительно независимых популяциях возможна эволюция всей макросистемы. При наличии связей всех со всеми развитие невозможно.

3. Мы рассматриваем отбор как результат взаимодействия двух систем: 1) популяций различных в наследственном отношении организмов, т. е. система, характеризующаяся различными конкурирующими тенденциями развития; 2) внешняя среда, преимущественно популяции других видов. Система среды обуславливает, какая из конкурирующих тенденций получит развитие (рис. 4).

В связи с изложенным, в ходе дальнейших исследований необходимо решить следующие актуальные вопросы организации, функционирования и эволюции популяционной экосистемы (ниже приводятся пути практического решения неко-

торых из них, при этом использованы современные подходы природоохранных направлений биологии, фенетики популяций).

1. Выявление критических периодов во взаимосвязи популяций охраняемых животных (крупных хищников и копытных) и кормовых ресурсных растений, факторов, определяющих выживание популяций, ресурсы кормов в эти периоды.

2. Оценка общего биологического разнообразия популяционной экосистемы (видовая насыщенность), генофонда и ценофонда, составляющих ее биоценозов; от степени разнообразия биоценозов зависит устойчивость экосистемы, ее буферности, репарационная способность к повреждающим факторам, способность противостоять внедрению несвойственных (чуждых) экосистеме видов, удержать «собственное» население, сохранить эволюционно сохранившиеся структуры: фитоценозы, биоценозы, формации и инкумбации ярусов растительности, связанных с ней зооценозов.

3. Масштаб обмена генетической информацией как в результате панмиксии (генетический механизм), ее размеры, так и через отбор фенотипов взаимодействующих видов (экологический механизм). Важная роль принадлежит определению эффективной численности популяции, инбредной депрессии, минимальному размеру популяции и др. генетическим приемам оценки устойчивости популяции.

4. Оценка «дезорганизирующей деятельности хищников». Популяция хищника, как «самоорганизующаяся система», живет за счет «дезорганизации» популяций травоядных, отсюда необходимость сопоставления масштабов этой «дезорганизации» с масштабами собственной «организации». Необходимо также оценка эволюционных последствий дезорганизирующей деятельности хищника, насколько совмещается функция «дезорганизатора» и фактора отбора, т. е. фактора, ответственного за прогресс травоядных. В какой мере, «извлечение упорядоченности» из живых организмов, дезорганизация их популяций, одновременно оказывается и организующим фактором, т. е. фактором прогресса. Немаловажное значение имеет система поведения жертвы и ее роль в «обучении» хищника в охоте на нее.

5. Оценка филогенетического (ценогенетического и фенетического богатства) в разных по масштабу и времени их естественно-исторического развития формациях и биоценозах.

6. С предыдущими вопросами и особенно с последним связана актуальная задача оценки «стандарта жизни» в экосистемах заповедника и вне его. Насколько существен островной эффект в заповеднике (еще Дарвин пришел к выводу: стандарт жизни на материке выше) или, напротив, заповедник — «остатки» материка, а за его пределами — «острова» бывлой естественной природы.

Фенотипы ныне живущих видов представляют собой своеобразные концентраты способов взаимодействия организмов и среды, сформировавшихся в течение естественной истории их жизни, адекватны не только условиям существования в настоящем, но и в прошлом. Поэтому фенотип обладает способностью приспособительно реагировать на диапазон условий, значительно более широкий, чем современный.

В качестве конкретных, более широких направлений нами приняты следующие, отражающие цели и задачи, изложенные выше:

— факторально-экологическое: специальные методы климатической съемки для целей выявления факторов существования популяций растений и животных, их сообществ, периодическая съемка снегового покрова и площадей, доступных в качестве пастбищ для животных;

— экология и биология популяций: определение условий выживаемости популяций в конкретных местообитаниях на основе определений основных параметров: возрастная, пространственная, фенотипическая структура, эффективная (репродуктивная) численность, показатели плотности, показатели динамики популяций, зависящие от плотности, эффекты группы и другие популяционные подходы;

— географо-биоресурсные исследования: составление биоресурсных карт по основным биотическим компонентам с точки зрения оценки их как ресурсного потенциала для вышестоящего трофического звена и как потребителя нижестоящего уровня, а также конкурентных взаимодействий в пределах одного и разных уровней, включая и конкретные связи. Важная роль принадлежит фенографии популяций и видов, поскольку фенотипы обладают неодинаковой биопродуктивностью, а гетерогенность популяций — всеобщий закон;

— эколого-биохимические исследования, включающие наряду с оценкой ресурсов почв, ландшафтов, также основных биохимические показатели кормовых растений, состава их питательных элементов, особенно включающихся в клеточные циклы животных, загрязнителей, которые по мере на-

копления становятся опасными для них, с учетом видового и популяционного состава;

— построение концептуальных моделей взаимодействий между блоками-уровнями (и по каждому компоненту в пределах блоков-уровней): хищники — копытные — другие группы животных-консументов — луговые формации — пастбищные формации — лесные — почвенно-ландшафтные единицы;

— построение общей модели популяционной экосистемы.

Оценка воздействия копытных на структуру лесных популяций

Важная роль в оценке воздействия копытных животных на растительные ресурсы принадлежит методам популяционной экологии и географического биоресурсоведения. Наши зимние и ранне-весенние наблюдения (начиная с 1983 года) за состоянием древесных растений в ходе и после зимовок копытных позволили внести существенные коррективы в направленность работ. Особенно была информативна для этих целей зима 1986—1987 гг. Необычный по плотности и территориальному распределению в верхнегорном поясе снеговой покров, сформировавшийся в короткий период (в течение февраля—марта) и продержавшийся до конца мая — начала июня, оказал отрицательное влияние на численность копытных (зубр, олень, серна, кабан, тур и др.), что в таких случаях сопряжено со специфической формой отбора в результате элиминации под действием векторизованного фактора — бескормицы и ограниченности передвижения животных. Сдвиги почти на месяц в вегетации растительности не могли бесследно пройти для животных. Поэтому необходимо внести поправку в представление о роли зимовок для выживания копытных. Зимние пастбища (ресурсы кормов на зимовках) не только определяют динамику популяций крупных копытных, как это было принято считать, но в такие экстремальные зимы (они бывают в регионе 1 раз в 100 лет) констелляция неблагоприятных факторов среды ставит их на грань выживания.

Мы апробировали два подхода к оценке взаимоотношений популяций копытных и растительных сообществ: 1) определение интенсивности использования (по времени) растительных ресурсов в критические периоды выживания животных

и емкости растительных сообществ в связи с этим; 2) определение показателей использования ресурсов основных кормовых растений копытными в те же периоды жизни. Конкретно остановимся на методах и приведем наиболее важные результаты за ряд последних лет наблюдений.

Для оценки интенсивности использования животными растительных ресурсов целесообразно выделить основные моменты взаимоотношений крупных копытных к популяциям растений: 1) отрицательное воздействие животных на растительность; 2) положительное (кормовое и защитное) влияние растительных сообществ на животных. В обоих случаях вопрос заключается в оценке объема и интенсивности использования животными растительных ресурсов. При этом объем оценен по времени использования животными растительных сообществ. За единицу времени целесообразно принять сутки: в течение суток проявляются так называемые циркадные циклы активности — это своего рода «кванты» времени. Под интенсивностью понимаем объем суточной активности определенного числа особей (особи \times сутки), отнесенного к площади, где обитает та или иная группировка того или иного вида животных. Таким образом, интенсивность может быть выражена в количестве особей-суток на 1 га (или на 1000 га) площади растительных сообществ. Интегрируя эти величины по всей площади стаений в годовом цикле динамики микропопуляций, представляется возможным оценить объем использования и годовую интенсивность его. Это же возможно получить дифференцированно по урочищам и сезонами года. Отнесение площади, реально используемой животными в течение сезона, к общей площади, доступной для использования в данный период, дает размеры потенциальных вероятностей экологической ниши для конкретных группировок животных. Хотя в данный момент эта часть ниши и не используется, но она показывает запасные убежища при изменении экологической ситуации в выгодном для популяции направлении.

Ежегодно проводимые (начиная с 1983 г.) в одних и тех же местообитаниях и в один и те же сроки наблюдения за копытными и ресурсами их кормов в пределах стационара «Джуга» позволили получить фактические материалы, часть которых приведена в табл. 5. Следует отметить, что за последние годы наблюдений в конце апреля — первой половине мая 1987 год выделяется высокой концентрацией копытных в узкой полосе субальпийских лесов и лугов на уровнях 1800—

2200 м. Причиной этого явилось запаздывание вегетации лесной и луговой растительности, обусловленное высокой долей заснеженности территории, низкими (нередко отрицательными) температурами вышележащих ступеней гор и периодическими снегопадами, скрывающими под снегом корма «выдувов» и «выгревов». В таких условиях копытные, особенно гурь и серны, с каждым днем медленно расширяли свои места пастбы, постепенно поднимались выше по луговым склонам, но в отдельные дни при внезапных снегопадах они резко спускались на опушки субальпийских лесов (из березы повислой, клена высокогорного, рябины обыкновенной, ивы козьей и др.) и лишь при установлении ясной погоды и схода снега возвращались на прежние участки пастбы. Нагрузка животных на пастбища за период наблюдений в связи с этим была различной и колебалась в довольно широких пределах. Например, у тура она изменялась от 1 до 10, а у серны — от 1 до 3 особей × сутки на 1 га. Площадь альпийских лугов, занятых их группировками (до 30 особей) не превышала 100 га, а их общая доля от доступных в этот период в ближайших урочищах составила 2 — 10%.

Микропопуляции каждого вида «придерживаются» своих местообитаний. Некоторые из них, например, урочище «поляна Бурьянистая» оказались в 1987 году в ранне-весенний период «общим перекрестком» для зубров, оленей, серн, кабанов и др. По-видимому, их повышенная концентрация там обусловлена была многолетним «тяготением» к лесным полянам с крупнотравьем и солонцам среди них.

Объем использования лесных и луговых фитоценозов турами и зубрами достигает тысячи особей-суток, оленя — двух тысяч, в большинстве же случаев для этих видов он выражается сотнями, а у кабана — десятками особей-суток.

Наибольшие площади лугов и лесов в этот ранне-весенний период используют зубры. Так, с хребта Челепсинского до поляны Бурьянистой по субальпийским лугам и лесам они проšli в спокойном темпе за двое суток около семи км. Стадо из 25 голов при этом продолжало активно пастись весь световой день вплоть до сумерек (до 20 часов).

Наивысшие нагрузки, как и численность стад, оказались у оленя, она достигает 14 особей-суток на 1 га. Велика изменчивость их (1,4 — 14,0), т. е. десятикратное варьирование нагрузок. Наименьшими они оказываются у серн — 2 раза, у кабана они тоже велики, следует заметить, что в последние годы, особенно зимой в 1987 году наблюдалась массовая ги-

бель кабана от бескормицы из-за высокого снегового покрова. Значительна также изменчивость использования кормовых ресурсов в этот короткий весенний период, но средние величины между годами не столь контрастны.

В целом по годам (табл. 5) видна тенденция возрастания (за короткий период сезона) площади использования лесных и луговых фитоценозов, численность особей и объема использования растительных ресурсов. Однако нагрузка туров снижается практически мало, у других животных заметна тенденция к ее уменьшению. Это подтверждается данными фактического использования древесно-веточного корма — подроста основного кормового растения оленя на зимовках (кавказской пихты). О напряженности пищевых связей в

Таблица 5

ИЗМЕНЧИВОСТЬ ИСПОЛЬЗОВАНИЯ КОПЫТНЫМИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

№№ п. п.	Вид копытных, год наблюдений	Число суток	Число особей	Площадь, занятая стадом, га			
					X	XX	XXX
1.	Тур Северцова,						
	1986	11	30	62	320	6,3	45
	1987	17	61	221	1937	4,7	20
	1988	16	54	180	864	4,8	35
1990	11	70	140	770	5,5	25	
2.	Серна кавказская,						
	1987	17	20	66	340	5,2	26
	1988	16	23	430	368	0,9	40
1990	11	39	270	429	1,7	30	
3.	Олень благородный						
	1986	11	53	88	583	6,6	28
	1987	17	99	317	1683	5,3	30
	1988	16	146	1556	2336	1,5	55
1990	11	68	210	726	3,4	31	
4.	Зубр,						
	1986	11	12	56	132	2,4	13
	1987	17	30	84	510	6,1	28
	1988	16	46	450	736	1,6	30
1990	11	42	120	460	3,9	28	
5.	Кабан,						
	1987	17	4	11	63	6,2	23
	1988	16	5	220	80	0,3	40
1990	11	4	30	44	1,5	32	
6.	Косуля,						
1990	11	3	80	33	0,4	46	

X — объем использования ресурсов; особи X сутки.

XX — нагрузка; особи X сутки/га.

XXX — возможное увеличение нагрузки, раз.

критический для популяций копытных период свидетельствуют и результаты зоотехнического анализа обоих фенотипов кавказской пихты и эпифитных лишайников из рода *Usnea*, выполненного по нашей инициативе на кафедре кормления животных ДонСХИ инж.-аналитиком Е. Г. Рудиной. Даже небольшой набор вариантов для анализа дает интересный материал для сравнения. Заметно различие содержания протеина в побегах и хвое 1-го и 2-го лет жизни цельнолистного фенотипа пихты (у первого оно выше), выемчатолистный фенотип такого возрастного различия не обнаруживает. Но у него проявляется различие в содержании жиров в сторону увеличения с возрастом, в то время как у цельнолистного этого различия нет. Заметно также различие в содержании протеина в двухлетних побегах с хвоей цельнолистного и выемчатолистного фенотипов, у последнего оно выше. Заметна тенденция превышения количества жиров выемчатолистного фенотипа (побегов двухлетнего возраста) над таковым цельнолистного. Содержание фосфора и каротина подчиняется такой же тенденции.

Сравнение содержания питательных веществ в изученных органах пихты и лишайников из рода *Usnea* показывает, что эти важные показатели у пихты выше, чем у лишайников (жир, протеин, кальций, фосфор, каротин) и, естественно, у пихты выше содержание клетчатки и органического вещества в целом. Ценность доступных в зимний период кормов — ветвей и хвои пихты, лишайников по содержанию протеина в 3 раза ниже, чем травостоя злаково-разнотравного луга в ранне-летний период, по содержанию кальция и фосфора эти зимние корма близки к летне-луговым. Соотношение этих элементов (показатель ценности кормов) близки у зимних лесных и летних луговых кормов. Содержание клетчатки в веточном корме оказалось в два раза, а в лишайниках в 20 раз ниже, чем в луговых травах. Учитывая малую доступность зимних кормов в отдельные годы для копытных и их низкие кормовые качества (по протеину), вполне логично заключить, что многие животные, особенно олени, длительное время зимой испытывают недостаток кормов.

Влияние животных выражается в повреждении подроста на зимних пастбищах, поэтому задача сводится к оценке этого влияния на фенотипический состав молодых генераций популяции пихты. Эта работа начата с 1984 года на зимовках в местах концентрации копытных, прежде всего оленя, как основного потребителя этого корма.

Суть методики такова. В связи со спецификой распределения кормовых растений и избирательным отношением животных к кормам за критерий состояния зимних кормовых ресурсов принимается количество поврежденных растений, в данном случае преимущественно подроста, в процентах от числа обследованных экземпляров. Для этой оценки учетные площадки закладываются регулярным способом на специальных маршрутах. На основе анализа повреждений, в основном обкусов ветвей, определяется индекс поедаемости «ИП» (отношение числа поврежденных экземпляров данного вида к общему числу учтенных растений, выраженное в процентах). По значению индексов поедаемости растения распределяются на три группы: I — интенсивно поедаемые, индекс более 50%, II — умеренно поедаемые, индекс 10—50%, III — слабо поедаемые, индекс менее 10%.

Ценные результаты дают также вычисления среднего показателя использования (объедания) побегов («ПИП»). Для этого растения целесообразно группировать в три категории. К первой категории относятся растения, поврежденные побеги которых составляют 1—50%, ко второй — 51—90%, и к третьей — 91—100%. В указанный метод оценки состояния подроста на пастбищах (Голгофская, 1990), нами вводятся два новых момента: 1) прижизненное определение возраста каждого растения, 2) определение фенотипического состава учитываемых растений.

Приведем наиболее важные результаты влияния копытных на подрост пихты на зимовках по весенним учетам 1984—1990 гг. Учетами охвачены все лесные формации субальпийского и отчасти лесного поясов с подростом пихты. Результаты учета подроста пихты на 85 учетных площадках (размером от 40 до 200 кв. м, в зависимости от густоты подроста) позволяют выяснить следующие вопросы: фенотипический состав молодых генераций пихты и степень использования разных ее фенотипов как кормовых растений. Вместе с этим рассматривается адаптивная роль фенотипов и возможности их выживания после действия на них копытных. Определение фенотипов дано выше.

В большинстве случаев высмчатолостный фенотип преобладает над цельнолистным, как и следовало ожидать в соответствии с нашими данными по другим районам Кубанской фитогеографической провинции, к которой полностью относится и стационар «Джуга». Продуктивность цельнолистного фенотипа, оцениваемая по росту в высоту и по диа-

метру у основания ствола, в большинстве случаев оказались выше, чем выемчатолистного (при одинаковом их возрасте в ценопопуляциях). Возрастная структура молодых генераций пихты показывает, что в ряде случаев (у которых различие в возрасте в пределах ценопопуляции оказалось достоверным) цельнолистный фенотип был старше выемчатолистного, что свидетельствует о более успешном выживании первого. В целом же возрастной спектр молодых генераций популяции пихты довольно широк, возраст фенотипов колеблется от 15 до 67 лет, что позволяет рассчитывать на их основе на естественное восстановление будущих поколений леса. Вместе с этим, такая продолжительность жизни подростка свидетельствует об отсутствии критического прессы копытных на зимовках в прошлом.

Значительная часть подростка, на 29 из 85 участков, не выходит за пределы умеренной поедаемости, 19 случаев из 85 — сильной поедаемости и 37% — слабой. Таким образом, более 2/3 участков не выходит за пределы умеренной поедаемости, что свидетельствует о благополучном состоянии подростка пихты на большей части ее формаций на стационаре.

Однако, поедаемость разных фенотипов неодинакова. Так, цельнолистный фенотип в категории сильнопоедаемых уже на 33 участках, умереннопоедаемый — на 21, слабопоедаемый — на 31 участках (из 85). В ином положении выемчатолистный фенотип: 25 — сильно-, 24 — умеренно- и 36 — слабопоедаемых. Средняя протяженность части кроны вдоль ствола, поврежденной животными, и средняя высота ее выше у цельнолистного фенотипа. Это же относится и к проценту повреждения побегов.

В последние годы заметна тенденция увеличения поедаемости подростка (рис. 5), однако, частота случаев с сильным поеданием остается на одном уровне (около 50%), происходит увеличение поедаемости цельнолистного фенотипа и уменьшение ее у выемчатолистного.

Обобщая показатели использования побегов подростка, заметим, что во всех случаях преобладают категории слабого использования побегов. В фенотипическом составе явной тенденции предпочтения использования побегов не выявлено, видна лишь флюктуация этих величин, но в суммарном выражении они близки у обоих фенотипов. В связи с повышенной продуктивностью цельнолистный фенотип имеет большую вероятность выживать в условиях данной экосистемы, как, впрочем, и на всей территории запоевника.

Анализ территориального распределения степени использования подростка позволяет выделить ряд «горячих» точек. При умеренном использовании на преобладающей части стационара обнаруживаются участки с почти полностью уничтоженным подростом в северной части в урочище Порт-Артур в сосновоберезовых лесах остались последние 3—4 куртины общей численностью 250—300 особей в средней и сильной степени использования побегов (67—100%) и сильной степени поедаемости, т. е. с повреждением 100% растений. Здесь мы застали одну из фаз зоогенной сукцессии — фазу элиминации подростка из лесных фитоценозов, полное отсутствие подлеска приводит к такому же заключению и о нем. При этом активно разрастается травяной покров, леса постепенно уступают свои позиции луговой растительности. Ряд хребтов в лесном поясе в южной части горного массива также «потерял» подрост, последние его кипарисообразные и обильные особи свидетельствуют об этом. На склонах хребта Бурьянистого на правом берегу р. Бамбачки (1600—1700 м и. у. м.), на левобережье реки Уруштен, между пол. Бурьянистой и первым ручьем в направлении от нее к р. Аспидному и в островном участке на пол. Бурьянистой. Вместе с этим заметно уменьшается поедаемость подростка по мере снижения абсолютных высот. Так, на левобережье реки Киши с ее притоками Грустной, Туровой и в урочище «Сенная Поляна» (1200—1500 м) подрост практически не испытывал пресса копытных.

За последние годы наблюдений на стационаре и в заповеднике отмечены две катастрофически суровые зимы (1986, 1990 гг.), что не могло не отразиться на зимовках популяций копытных и хищников. В эти годы отмечалась гибель оленей, кабанов, зубров, а также массовая гибель деревьев пихты и других пород от ветровала и бурелома. В предшествующий период также отмечались суровые зимы (например, 1982, 1983 гг.), становятся частыми засушливые годы, особенно, летние сезоны, как например лето 1986 года повсеместно, а 1990 г. — в нижнегорье. Все это характеризует дестабилизацию климата в регионе.

Заключая сказанное в разделе, отметим напряженность трофических связей копытных с лесными и луговыми растительными формациями в зимний и ранневесенний периоды. Предложенные методы анализа крупных популяционных экосистем, на наш взгляд, эвристичны, информативны и могут быть рекомендованы для практических целей и научных ра-

бот в заповедниках, национальных парках и других природоохранных учреждениях, требующих контроля и прогнозирования развития природных экосистем. Численность групп ливорок копытных в описанной экосистеме не превышает кормовую и защитную емкость ее. На относительно устойчивом уровне численность копытных и кормовых ресурсов в течение ряда лет сохраняется благодаря сдерживающим ее факторам условиям критических зимних и весенних периодов: многооснежность и недоступность кормов на подавляющей части территории.

Системно-организующая (интегрирующая) роль генофонда популяционных экосистем и проблемы его сохранения в регионе

Для сохранения генофондов популяций горных экосистем региона в условиях интенсификации природопользования в их окружении необходимы знания закономерностей организации и функционирования популяционных экосистем. Решению этой проблемы служат развиваемые нами популяционные направления биологии и экологии, в частности, феноетики и генетики популяций, методы и результаты которых весьма эффективны для выявления признаков целостности экосистем, оценки генотипической структуры популяций и изменения ее в пространстве и времени.

Целостность экосистем определяется рядом популяционных и биоценологических механизмов.

1. Длительный, многовековой обмен генетической информацией (заклученной в гаметах, семенах и органах вегетативного размножения и возобновления), формируя интегрированный генофонд популяций доминантов экосистем, обуславливает их целостность. Подчиненные ярусы ценозов связаны при этом собственными популяционными системами, адаптированы жизненными формами и циклами развития к среде экосистемы, формируемой в основном доминантами и эдификаторами. В Кавказском биосферном регионе ведущими доминантами и мощными эдификаторами экосистемы выступает кавказская пихта и восточный бук, занимая соответственно 40 и 31% среди лесных формаций заповедника. Среди других древесных видов существенную роль в формировании лесных экосистем играют береза повислая (7,8%), сосна крючковатая (5%). Оригинальные лесные экосистемы образованы каштаном благородным (1,5%), дубом скальным

(2%), елью восточной, тисом ягодным, самшитом колхидским и др.

2. У популяций симпатрических видов генетические связи формируются кроме того путем интрогрессивной гибридизации (т. е. гибридизации между близкими видами), что ведет к «слиянию» формаций в зоне их контактов — интрогрессии формаций. Этим определяется связность популяций видов, фитоценозов и формаций. Этот механизм характерен для берез (повислая и пушистая), кленов (явора и высокогорного), рододендронов (понтийского и кавказского).

3. Важная роль в формировании фитоценозов как целостных компонентов экосистем крупного ранга (соизмеримых с географическими ландшафтами) принадлежит явлениям инкумбации (наложений) ярусов растительности и связанных с ней консортными связями животных, а также эпифитных и симбиотических организмов, например, грибов, лишайников, мхов, водорослей и бактерий. Инкумбации образуются ярусами бука восточного, березы повислой и пушистой, клена высокогорного, рододендронов понтийского, кавказского и желтого, черник-кавказский и обыкновенный и представителей субальпийского высокогорья.

4. Дифференциацией популяций древесных растений (кавказской пихты, восточного бука, тиса ягодного и др.) на фенотипы разной продуктивности формируется прообраз фитоценоза, в котором образуются доминантный и подчиненный ярусы. При этом выявляются лидеры роста, а динамика ценоза подчиняется специфическим закономерностям рангового роста.

5. Различные экосистемы обладают неодинаковым запасом феногенетической и ценогенетической формации, накопленной в ходе естественно-исторического развития биогеоценозов и эволюции биологических таксонов. Закономерности формирования фило- и ценогенетического состава наиболее древних в регионе экосистем Колхидского и Гирканского третичных реликтовых центров выявляются на основе биологии, экологии и феногеографии и фенетики популяций. Использование для этих целей таксонов и экосистем разного геологического возраста имеет неопределимое значение в расшифровке генресурсов Средиземноморья и Кавказа: поскольку происходят в убыстряющемся темпе их потери, что подтверждается докладами на I Международном конгрессе по биосферным заповедникам (Минск, 1983). Ряд лесных экосистем: гирканские, колхидские, средиземноморские, бо-

реальные, в которых убывает филогенетическое богатство и число реликтов с уменьшением геологического возраста — важный объект для оценки генофонда и ценофонда естественного ряда экосистем и соответствующая основа формирования особо охраняемых природных территорий.

Развиваемое направление позволило получить конкретные результаты по выявлению и сохранению генофонда экосистем в заповеднике и регионе, при этом выяснено, что соблюдение традиционного заповедного режима даже в таких относительно крупных заповедниках, как Кавказский, не гарантирует сохранность естественного состояния и разнотия генофонда экосистем. Слишком велик пресс антропогенного воздействия в сопредельных ландшафтах в виде присковых рубок в плюсовых популяциях, пастьбы скота в высокогорных лугах, интродукции близкородственных заповедным видов растений, например, бука лесного вблизи популяций бука восточного. Популяции крупных копытных (олень, зубр) изменяют направление сукцессий биоценоза и преобразуют структуру популяций доминантов и подчиненных ярусов, например, уничтожают подрост пихты и подлесок на значительной площади. Обеспечению условий сбалансированного, паритетного развития популяций растений и животных в значительной мере служит выявление закономерностей динамики их генофонда. При этом наряду с традиционным этапом — определением видового состава и организацией его контроля — оно включает и новый этап по определению генетической структуры популяций доминирующих и подчиненных видов. Разработка принципов и методов осуществления второго этапа во многих заповедниках страны, по сути, даже еще не начата. В Кавказском заповеднике для целей сохранения естественной структуры генофонда экосистем успешно осуществляется разработка методологических и методических принципов — синтез методов фенетики, популяционной экологии, биогеоценологии, феногеографии, биогеографии и теории охраны живой природы.

Существо наших предложений (рис. 6) сводится к практическому осуществлению следующих этапов выявления генофондов популяций экосистем биосферного заповедника и представительного для него региона, формирование системы их защиты, включающей сеть особо охраняемых природных территорий (создаваемую на эколого-популяционной основе) и специализированные районирования природопользования,

сохранения и обогащения биоэкологического потенциала региона.

Ниже приведен комплекс этапов выявления генофондов, принципы и основные результаты формирования системы по их защите и обогащению в регионе.

1. Выявление фенотипов — качественных, альтернативных, дискретных, филогенетических признаков, дифференцирующих таксоны и внутривидовые единицы. Установление подчиняемости проявления фенотипов закону гомологической изменчивости. Определение фенотипов как проявлений генотипов в онтогенезе ведущих лесообразователей.

Результаты: у кавказской пихты выявлены 2 пары фенотипов. а) цельность и выемчатость хвои; б) выход кроющей чешуи за пределы семенной, кроющая чешуя в пределах семенной. Это даст 4 группы фенотипов: цельнолистные с кроющей чешуей обычного типа (выходящей за пределы семенной, цельнолистная с кроющей чешуей в пределах семенной (типа чешуй *Abies firma*), выемчатолистной с кроющими чешуями обычного типа и выемчатолистной с кроющими чешуями в пределах семенных. Фенотипы цельнолистной группы превосходят по продуктивности выемчатолистные в 1,5—2,5 раза, это играет важную роль в формировании лесов будущего и сохранении современных популяций. На популяционно-генетической основе разработано и введено в действие в лесхозах лесосеменное районирование.

У восточного бука аналогично выявлено 3 пары фенотипов и установлено 8 групп фенотипов. Найденные фены и свойства детерминируемых ими фенотипов сходно проявляются у близких к кавказским видам, соответственно, у пихты белой и лесного бука, этим подтверждается проявление закона гомологических рядов в изменчивости, что используется на обширных территориях Западного Кавказа для целей ведения лесного хозяйства и формирования системы заповедных территорий. Практически внедрено действующим «Лесосеменным районированием основных лесобразующих пород СССР».

II. Выявление субпопуляционных единиц — семей, клон, пачмиктических ценоячеек (био групп), определение их экологической и фенотипической структуры. Эти естественные образования в экологической структуре популяций свидетельствуют о богатстве их генофонда. В выявленных семьях пихты, прошедших через конкуренцию в биоценозах, численность особей колеблется в пределах 137—1415 особей,

соотношение групп фенотипов: цельнолистных и выемчатолистных — от 29:71% до 53:47%. Аналогичны результаты выявления семей у восточной ели. Для дуба скального, каштана благородного, бука восточного, клена высокогорного, берез (ловислой и пушистой) важную роль в выживаемости их на верхнем пределе леса играют клоны, благодаря их устойчивости к резким колебаниям факторов среды позволяют удерживать популяции свои позиции. Для таких древнестреличных реликтов, как тис ягодный, характерно образование панмиктических ценозаев (соседств, биогрупп), которые обеспечивают выживание тиса в условиях давления покрытосеменных древесных растений на биогруппы раздельнополых организмов. В таких случаях играет роль эффективная (репродуктивная) численность популяций и панмиктической группы, которая оказалась, по нашим определениям, существенно ниже их общей численности и зависит от соотношения половых групп.

III. Определение пространственных и функциональных связей субпопуляционных единиц (семей, клонов) с популяциями и биогеоценозами, экосистемами ранга географических ландшафтов.

Обнаружено превосходство ареала семьи пихты кавказской над площадью биогеоценозов и показана соразмерность популяций с географическими ландшафтами. На относительно узкой части ареала кавказской пихты выявлены 5 плюсовых ее популяций, включающие названные выше и ряд других семей. К таким популяциям принадлежат: 1) Кишиневская, 2) Аспидновская, 3) Уруштенская, 4) Пелухская, 5) Верхнезымтинская (в буферной зоне заповедника). Они превышают по продуктивности обычные в 1,2—1,5 раза. Ввиду слабой эффективности селекции на основе плюсовых деревьев, выявленным плюсовым популяциям принадлежит решающая роль в перспективном лесном семеноводстве на генетико-популяционной основе. Аналогичны результаты с буксом восточным, каштаном благородным, тисом ягодным и елью восточной, у которых выявлены плюсовые популяции, которые используются для обогащения лесов сопредельных лесхозов.

IV. Вскрытие связей фенотипической и экологической структуры популяций и семей с возрастными и восстановительными стадиями развития биогеоценозов.

На серии постоянных пробных площадей прослежена истинная динамика состава буково-пихтовых лесных фитоцено-

знь, установлено, что за 50 лет (пробные площади 1940 г.) существенно увеличивается доля участия бука в фитоценозах с доминированием пихты (до 10%). Заметно также уменьшение доли тиса ягодного под давлением бука и других широколиственных пород. На разных этапах возрастных и восстановительных смен обнаружено различное соотношение фенотипов лесообразователей: так на стадии доминирования пихты в биоценозе в ее популяции преобладает выемчатолистный фенотип, а на стадии бука — цельнолистный. Это показывает, что лесообразовательный процесс выступает в роли фактора микроэволюции, сходные процессы идут в популяциях бука: в зависимости от доминирования лесообразователя изменяется состав фенотипов в его популяции и в популяции подчиненного яруса. Таким образом, генофонд подвержен динамическим процессам, которые закономерно учитываются при обосновании режима охраны в заповедных экосистемах и рационального использования за их пределами.

V. Установление связи структуры популяций с ландшафтами высотных поясов гор и биогеографическими подразделениями.

В структуре популяций разных высотных ступеней лесного и субальпийского пояса проявляются закономерности в фенотипической структуре, близкие к тем, что наблюдаются во взаимоотношении буков восточного и лесного при биогеографическом взаимоположении их ареалов: по мере движения к субальпийскому поясу возрастает доля признаков, свойственных лесному буку, и убывает соответственно доля их восточного бука аналогично, так как если бы мы двигались от центра ареала бука восточного к центру ареала лесного бука. Эти закономерности учтены при формировании системы особо охраняемых природных территорий (ООПТ) Западного Кавказа (внедрена при проектировании генсхемы охраны природы Краснодарского края, ведущая организация «Кубаньгипроводхоз», 1987 г.), они играют важную роль в разработке проблем эволюции, филоценогенезиса и в решении других научных и практических задач.

Целесообразность формирования ООПТ заключается в необходимости оптимизации важнейших биосферных функций региона: биопродукционного и эволюционного процессов, стабилизации гидрологического и атмосферного режимов. Организация системы охраняемых природных объектов обуславливается естественноисторическими предпосылками, из которых важнейшими являются следующие:

1. Геоморфологическое единство Западного Кавказа, в пределах которого бассейны Кубани и рек Причерноморья на Северном и Южном макросклонах Главного Кавказского хребта являются водосборами относительно обособленного участка единого Азово-Черноморского бассейна.

2. Биogeографическое единство определяется общностью растительности и животного мира лесов, субальпийских и альпийских лугов, принадлежащих в основном к общей Эвксинской ботанико-географической провинции.

Формирование системы охраняемых природных комплексов обуславливается соблюдением следующих принципов:

1. Обеспечение естественного развития (динамически равновесного состояния) всех типичных и уникальных наземных и водных био- и экосистем: фенотипов, семей, клонов, популяций, видов, биогеоценозов, их ландшафтных комплексов, участка витасферы и биосферы региона. Это принцип признания суверенности спонтанной эволюции единиц филогенетического ряда и естественноисторического развития единиц биогеоценологического ряда в иерархии природных биосистем. Осуществление этого принципа призвано обеспечить увязку отраслевых сетей природоохранных объектов: особо ценных ботанических, диких сородичей культурных растений, редких и охотничье-промысловых видов, геолого-минералогических и, в особенности, источников минеральных вод, формирование в системе заповедников участков морских акваторий.

2. Обеспечение оптимизации взаимодействия экосистем, не подверженных современному прямому антропогенному влиянию в заповедниках с экосистемами за их пределами. Этим предусматривается поддержание развитых в сопредельных ландшафтах коренных устойчиво-производных и луговых биоценозов, а также восстановление компонентов бывших экосистем и экологических связей, что нашло закрепление в плане действий по биосферным заповедникам (1984, 1986) как принцип интеграции охраны природы и социально-экономического развития региона.

Целесообразно остановиться детальнее на предлагаемой нами системе сохранения генофондов популяций горных экосистем Кавказского биосферного заповедника — региона Западного Кавказа. Она может служить в качестве примера для других регионов, включающих заповедники, экосистемы которых обладают свойствами поддерживать генетический и экологический потенциалы региона. Она может внести решающий вклад в стабилизацию генетических ресурсов и эко-

логического баланса при условии осознания природопользователями императива защиты природного потенциала как основы дальнейшего выживания популяций человека в регионе. Для этого в ближайшей перспективе необходимо решить ряд важных проблем защиты природных комплексов и, в первую очередь, жизнеобеспечивающих экосистем по номенклатуре Всемирной стратегии охраны природы (1980). Наиболее очевидные и острые проблемы, вытекающие из анализа предложенной схемы (рис. 6), следующие.

Потери генофонда обычно фиксируются на уровне потери биологических видов, а выявление общего видового состава даже на особо охраняемых природных территориях, обычно, лишь в заповедниках, ограничивается так называемой «инвентаризацией биотических компонентов». Не останавливаясь более на примитивности понятия — «инвентаризация» (введенного с легкой руки Программы «Летописи природы» ВНИИ природы Госкомагропрома СССР, 1984) по отношению к сложнейшим биогеоэкологическим и эволюционным процессам, которые отражаются в нашей схеме как этапы выявления генофондов, следует заметить, что в планах научной работы заповедников мало уделяется внимания именно тем биоструктурам, в форме которых существуют и эволюционируют виды: фенотипам, генотипам, семьям, клонам, популяциями и их динамике в ходе естественноисторического развития экосистем разных уровней, включая и популяционные экосистемы. Это же относится к неизбежному преобразованию генофонда популяций и других внутривидовых единиц, а нередко и целых эндемичных видов, в ходе взаимодействия биогеоценозов разных ландшафтных комплексов и, особенно, в разных функциональных зонах биосферного заповедника (БЗ). Это в свою очередь затрагивает проблему жизнеобеспечения далеко за пределами БЗ, так как в число его функциональных зон входит и зона традиционного природопользования его окружения, как раз и составляющая основу биогеоэкологического покрова, витасферы, биосферы-ноосферы. Таким образом, наряду с проблемой выявления и оценки генетического и экологического потенциалов (1 — что защищается в регионе БЗ), встает проблема (2), кто защищает, так как эта биогеоэкологическая основа биосферного региона за пределами ядра и узкой (1 км) охранной зоны БЗ практически не имеет статуса защиты и подвержена использованию без учета ценности ее генетического и экологического потенциалов, без учета ущерба приносимого жизне-

способности популяций человека, нарушению условий их экологии и выживания в связи с этим.

К сожалению, до сих пор с момента объявления у нас в стране червых семи заповедников биосферными, включая и Кавказский (1979), с момента принятия нашими правительственными ведомствами (МСХ СССР, Госкомгидромет СССР, АН СССР) международной концепции биосферных заповедников, а также после разработки и признания международным сообществом (ЮНЕСКО) и нашей страной «Плана действий по биосферным заповедникам» (Материалы первого международного конгресса по БЗ, 1983, «План действий по БЗ», 1984) почти ничего не сделано для реализации основных направлений этого плана, за исключением инициатив работников заповедников, как например, отраженных в данной работе (книга в целом). Дополнительных функциональных зон кроме узких охранных зон (за редкими исключениями) БЗ не получили. Жизнеобеспечивающие экосистемы в регионе БЗ используются разными ведомствами, не только не соблюдая «План действий по БЗ», но зачастую даже не подозревая о его существовании. Пока не приняты элементарные действия для реализации «Плана действий по БЗ», привлечения к этому серьезному направлению природозащиты правительственных кругов. Ведущие ученые, представляющие нашу страну на названном конгрессе, показали пропасть между идеалом БЗ и нашими заповедниками этого плана, сделали заключение о том, что «советские биосферные заповедники вовсе не «биосферные». План действий по БЗ даже может быть опасным для заповедников, если он окажется в руках несведущих администраторов (Соколов и др., 1988). Между тем, даже особо охраняемые природные территории принадлежат самым различным ведомствам. Так национальные природные парки в нашем регионе создаются под эгидой Госкомлеса, лесопользование в них мало чем отличается от обычных лесхоззагов и леспромхозов со всеми наборами рубок: от рубок ухода до рубок восстановительных и реконструкции, приносящих неисчислимый ущерб природным сообществам и ландшафтам. Это характерно не только для Западного Кавказа, последствия лесозаготовок проявились во всей своей губительной силе на Украине (Удра, 1981), в Молдавии и других регионах страны. Никто пока не оценивает ущерб, приносимый плановыми заготовками в Сочинском Причерноморье (Западный Кавказ), он, по нашим предварительным оценкам, может в несколько раз превы-

сильный доход от получения и реализации продукции переработки древесины, если учесть ущерб от истребления редких растений и других организмов, занесенных в Красные Книги СССР и РСФСР, то он составит десятки млн. руб. в год в лесхозе. Поэтому следующей проблемой за проблемой экологизации природопользования в жизнеобеспечивающих экосистемах под эгидой государственного природоохранного органа (таким органом должно стать Министерство экологии и природных ресурсов России) должна решаться проблема (3) формирования системы особо охраняемых природных территорий региона, а на основе интеграции региональных систем создается система ООПТ республик и страны под руководством того же государственного полномочного природоохранного органа.

Региональная система ООПТ, на наш взгляд, должна формироваться из названных выше элементов — охраняемых объектов: национальных парков, заказников, заповедных урочищ и т. д., с включением сетей охраняемых объектов разных отраслей и объемов (ботанические, зоологические, микологические и др., см. рис.) на основе учета специализированных районирований, полученных в результате предшествующих разработок базовых и отраслевых дисциплин и имеющих практический выход для экологизации природопользования.

Эти аналитические составляющие в едином природно-ландшафтном комплексе жизнеобеспечивающих экосистем региона должны войти как несотъемлемые исходные информационные потоки в синтезирующее природоохранное генотипо-досберегающее районирование на популяционно-экосистемной и биосферно-ноосферной основах. Один из важнейших аспектов его использования для планирования социально-экономического развития региона и контроля экологической обстановки в нем, в частности, путем включения в Генсхему охраны природы и ТерКСОП-ы.

Следующая немаловажная проблема — это проблема упорядочения контроля защиты генотипа популяций живых организмов, включая и популяции человека; в схеме даны лишь некоторые более или менее организованные ее структуры. Например, местные комитеты охраны природы почти бездействуют (в частности, в Сочи) в связи с чем появилась необходимость учреждения природоохранных органов прокуратуры и милиции. В настоящее время, в связи с организацией Минэкологии России органы его на местах должны осу-

шествить функциональную перестройку, а биосферные заповедники должны стать в регионах организующими центрами системы ООПТ в регионах.

И последняя (5), хотя по значимости, вероятно, наиболее важная проблема — проблема формирования ноосферного мировоззрения, основные институты, занимающиеся ее решением, дабы на схеме, к выполнению своей особой роли в этой важной благородной миссии биосферные заповедники многих регионов пока еще не приступили.

Решение этих взаимосвязанных проблем может быть достигнуто при условии коренной переориентации мировоззрения современных поколений людей, в частности осознания ими роли человечества в биосфере, понимания того объективного естественноисторического процесса, в результате которого под воздействием человечества оказались все без исключения структурные уровни организации жизни и экосистемы. Деятельность человечества ведет к коренному изменению структуры биогеоценотического покрова целых континентов и способна отразиться на организации всей биосферы.

Концепция о всех видах хозяйственной деятельности как о возмущающих факторах по отношению к функционированию экосистем позволяет по новому подойти к определению задач человечества на современном этапе развития отношений между обществом и природой. Поэтому представляются недостижимыми предложения о гармонизации отношений между человечеством и природой, о сознательном включении результатов человеческой деятельности в общий биотический круговорот или подчинения ее биотическим законам развития. Биотическая форма движения материи (как низшая) лежит в основе существования социальной формы, последняя же полностью зависит от первой и не может существовать без нее. С тех пор как ум и управляемый им труд стал мощной геологической силой, на нем лежит вся ответственность за последствия хозяйственной деятельности на Земле (Голубец, 1982). Рассматривая биосферу как подсистему социосферы, тем самым определяем ведущую роль человеческого разума в функционировании как всей системы, так и ее подсистемы. Это означает, что уже на современном этапе соотношений между биотическими и социальными силами будущее биосферы зависит оттого, насколько разумным, предвиденным, предсказуемым будет возмущающее воздействие любых форм общественной деятельности на структурно-

функциональную организацию биосистем. А так как человек с одной стороны, является биотическим видом, связанным неразрывными материально-энергетическими каналами с окружающим органическим миром и средой его существования, а с другой, — элементарным носителем общественной формы движения материи, то судьба биосферы вообще, и человеческого общества, в частности, также зависит от результатов производственного воздействия на среду своего существования, в том числе, и главным образом, на биосферу. Направление эволюции биосферы и будущее человеческого общества определяется его умом, его умственной деятельностью, и прежде всего тем, насколько эта деятельность будет разумной.

ЛИТЕРАТУРА

- Бобров Е. Г. Нитрогрессивная гибридизация, формообразование и смена растительного покрова // Ботан. журн., 1972, 57, № 8, с. 586—879.
- Быков Б. А. Гипотеза генетической обусловленности организации и функционирования биоценозов // Экология, 1980, № 2, с. 81—82.
- Вавилов П. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Докл. III Всероссийскому селекционному съезду. Саратов, 1920, 16 с.
- Всемирная стратегия охраны природы. МСОП. Рукопись. Фонды ВНИИ природы. Пер. В. А. Чичварина. 1980, 250 с.
- Вульф Е. В. Кавказский бук, его распространение и систематическое положение // Ботан. журнал СССР, 1935, № 5, с. 494—544.
- Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л.: Наука, 1976, 155 с.
- Гидяров А. М. Эволюция на уровне экосистем // Журн. общ. биол., т. 35, № 1, с. 13—20.
- Гладышев М. И. Концепция биогеоценоза с позиций общей теории систем // Экология, 1980, 4, с. 11—19.
- Голгофская К. Ю. Методические указания по оценке состояния лесных зеленых пастбищ диких копытных животных в горных районах. М.: Комиссия по заповедникам АН СССР, 1989, 15 с.
- Гелубец М. А. Актуальные вопросы экологии. Киев: Наукова думка, 1982, р. 158 с.
- Гочаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск, 1969, 286 с.
- Дарвин Ч. Изменение животных и растений в домашнем состоянии. М.: Сельхозгиз, 1941, 620 с.
- Дарвин Ч. Происхождение видов. М.: Госуд.: изд.-во с.-х. литературы, 1952, 483 с.
- Долуханов А. Г. Колхидский подлесок. Современные позиции в лесах Кавказа, ботанико-географические связи и вопросы происхождения. Тбилиси: Мецниереба, 1980, 261 с.
- Дохман Г. И. История геоботаники в России. М.: Наука, 1973, 286 с.
- Дубинин Н. П. Эволюция популяций и радиация. М.: Атомиздат, 1966, 743 с.

- Завадский К. М. Проблема вида у апомиктических растений // Материалы совещ. по проблеме апомиксиса. Саратов, 1966, с. 17—23.
- Зозулин Г. М. Исторические свиты растительности // Ботан. журн, 1970, т. 55, № 1.
- Камшилов М. М. Биотический круговорот. М.: Наука, 1974, 254 с., 160к.
- Камшилов М. М. Эволюция биосферы. М.: Наука, 1974, 254 с.
- Камшилов М. М. Преобразование информации в ходе эволюции. М.: Знание, 1974, 64 с.
- Колаковский А. А. К истории бука в Евразии. Тр. МОИП, отд. бот., секц. ботан., 1960, т. 3, с. 141—156.
- Комаров В. Л. Флора Маньчжурии, т. 1. Сиб. 1901, 559 с.
- Коржинский С. С. Гетерогенезис и эволюция // Зап. Императ. академии наук, физ.-мат. отд., 1989, 9, 12, с. 4—94.
- Кузнецов Н. И. Элементы Средиземноморской области в Западном Закавказье. // Зап. Русск. геогр. о-ва, 1891, т. 23, № 3. с. 1—1907.
- Кузнецов Н. И. Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции // Зап. Акад. наук, серия 8, физ.-мат., отд., 1909, 24, № 1, с. 1—174.
- Лесков А. И. Принципы естественной системы растительных ассоциаций // Ботан. журн. СССР, 1943, № 2, с. 37—50.
- Малеев В. П. Растительность Причерноморских стран (Эвксинской провинции Средиземноморья), ее происхождение и связи // Тр. БИН АН СССР, 1940, сер. 3, вып. 4, с. 135—251.
- Мамаев С. А. Опыт исследования структуры вида древесных растений на примере уральской части сосны обыкновенной. — В. кн.: Совещание по объему вида и внутривидовой систематике // Тез. докл. Л.: Наука, 1967, с. 45—46.
- Мамаев С. А., Семриков Л. Ф. Актуальные проблемы популяционной биологии // Экология, 1981, № 2, с. 5—14.
- Машенко А. Е. Пихты Восточного полушария // Тр. БИН АН СССР, 1964, сер. 1, вып. 13, с. 3—103.
- Медников Б. М. Дарвинизм ХХ века. М.: Советская Россия, 1975, 224 с.
- Медников Б. М. Закон гомологической изменчивости. М.: Знание, 1980, 64 с.
- Мишин В. Реликтные полидоминантные сообщества с буком и их значение для объяснения происхождения, развития и ценологической дифференциации современных буковых лесов Балканского полуострова // Тр. Тбилисского института леса, т. 21, Тбилиси: Мецнисреба, 1974, с. 1, 116—139.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. Л.: Госиздат, 1926, 368 с.
- Мюнтцинг А. Генетика (общая и прикладная). М.: «Мир», 1967, 610 с.
- Новоженков Ю. И. Популяция — элементарная хорогенетическая единица эволюции, ее изменчивость и границы: Автореф. докт. дисс., Свердловск, 1973, 44 с.
- Панов Е. Н. Организация и эволюция популяционных систем // Вопросы философии, 1973, № 11, с. 132—139.
- Пачоский Н. К. Описание растительности Херсонской губернии. 1. Леса, Херсон, 1915, 202 с.
- Петров Д. Ф. Генетически регулируемый апомиксис. Новосибирск, Изд-во АН СССР, 1964, 186 с.
- План действий по биосферным заповедникам (ЮНЕСКО) // Природа и ресурсы, 1984, с. 15—22.

- Подгорный Ю. К. Методические рекомендации по выделению популяций растений в горных условиях. Ялта, ГНБС, 24 с.
- Правдин Л. Ф. Лесная генетика и селекция в СССР // Лесоводение, 1977, № 5, с. 27 — 36.
- Программа по ведению «Летописи природы» в заповедниках СССР. М.: ВНИИ природа, 1984, 57 с.
- Придия М. В. К моделированию микроэволюции лесообразователей Западного Кавказа. — Моделирование биогенетических процессов. М.: Наука, 1981, с. 86 — 94.
- Ронс В. М. Генетический анализ лесных популяций. — Отбор лесных древесных. Рига: Зинатне, 1978, с. 5 — 68.
- Сахаров М. И. Некоторые материалы по изучению изменчивости бука восточного в Кавказском заповеднике // Научно-методические записки Комитета по заповедникам, 1939, вып. 3, с. 180 — 186.
- Синская Е. Н. Основные черты эволюции растительности Кавказа в связи с историей видов // Ботан. журн. СССР, 1933, т. 18, № 5, с. 370 — 407; № 6, с. 487 — 515.
- Синская Е. Н. Динамика вида. М.-Л.: Сельхозгиз, 1948, 527 с.
- Синская Е. И. Проблема популяций у высших растений. (О категориях и закономерностях изменчивости в популяциях высших растений). Л.: Сельхозгиз, 1963, 123 с.
- Скворцов А. К. Основные этапы представлений о виде // Бюлл. МОИП, отд. биол., 1967, т. 72 /5/, с. 11 — 17.
- Смирнов И. П. Материалистическая диалектика и современная теория эволюции. М.: Наука, 1978, 288 с.
- Сочана В. Б. О происхождении буковых лесов Кавказа // Изв. АН СССР, сер. биол., 1849, с. 224 — 236.
- Сукачев В. П. Растительность верхней части бассейна р. Тунгиря Олекминского округа Якутской области // Тр. Амурской экспедиции, 1912, вып. 16, Ботан. исслед. 1910 г., т. I, 286 с.
- Сукачев В. Н. Дендрология с основами лесной геоботаники. Л.: Гослестехиздат, 1934, 614 с.
- Сукачев В. Н. Идея развития в фитоценологии // Сов. ботаника, 1942, № 1, 2, 3, с. 5 — 17.
- Сукачев В. Н. О принципах генетической классификации в биоценологии // Журн. общ. биол., 1944, № 5, с. 213 — 227.
- Сукачев В. П. Основные понятия лесной биоценологии. — Основы лесной биоценологии. М.: Наука, 1964, с. 5 — 49.
- Соколов В. Е., Пузаченко Ю. Г., Гукин П. Д., Зыков К. Д. Биосферные заповедники: цели и проблемы // Природа, 1988, № 1, с. 34 — 46.
- Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978, 247 с.
- Тимофеев-Ресовский П. В. Микроэволюция. Элементарные явления, материал и факторы эволюционного процесса // Ботан. журн., 1958, т. 43, № 3, с. 317 — 336.
- Тимофеев-Ресовский П. В. Популяции, биоценозы и биосфера Земли. — Математическое моделирование в биологии. М.: Наука, 1975, с. 19 — 29.
- Тимофеев-Ресовский П. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В. Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969, 407 с.
- Тимофеев-Ресовский П. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973, 227 с.
- Титов Ю. В. Эффект группы у растений. Л.: Наука, 1978, 151 с.

- Удра И. Ф. Хозяйственное воздействие на леса Украины // География и природные ресурсы. 1981, № 4, с. 76 — 83.
- Хохлов С. С. Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений. — Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1976, с. 7 — 33.
- Шварева Н. Я. Род *Fagus* из Нижнесарматских отложений горы Куртумовой (г. Львов) // Ботан. журн., 1864, т. 49, № 4, с. 523 — 533.
- Яблоков А. В. Фейетика, Эволюция, популяции, признак. М.: Наука, 1980, 132 с.
- Яблоков А. В., Баранов А. С., Розанов А. С. Популяционная структура вида (на примере *Laccra agilis* L.) // Журн. общ. биол., 1981, № 5, с. 645 — 656.
- Grebenshikoff O. On the occurrence of *Fagus orientalis* in Greece // Bull. of Miscellaneous Inform., Kew, London, 1938, 1, № 6, p. 38 — 45.
- Cooper A. B., Mercer E. P. Morphological variation in *Fagus grandifolia* Ehrh. in North Carolina // T. E. Mittel Sci. Soc., 1977, 93, № 3, p. 130—149.
- Dobzanski Th. Genetics and the origin of species. N. Y.: Columbia Univ. Press, 1937, 364 p.
- Heslop-Harrison I. W. Forty years of geneecology. — Advances in ecological research, v. 2, 1965, p. 159—240.
- Johansen W. Uber Erbllichkeit in Populativen und reichen Linien. Jena: Fischer, 1903, 238 p.
- Langlet O. Two hundred years of geneecology // Taxon, 1971, 20, 5/6, p. 653—722.
- Maticov P. On naval timber and arboriculture. Ld., 1831, 120 p.
- Rehmanes G. Darwin and after Darwin. London: Green and C^o, 1892, 460 p.
- Skal R., Crovello T. The biological species concept: a critical evaluation // The Amer. Naturalist, 1970, 104, № 936, p. 127 — 153.
- Stebbins G. L. Variation and evolution in plants. N. Y.: Columbia University Press, 1950, 643 p.
- Stern K., Rohe L. Genetics of forest ecosystems. N. Y. — Heidelberg — Berlin: Springer-Verlag, 1974, 320 p.