

частью геосистемного мониторинга, в заповеднике решены или находятся в стадии завершения. К их числу относятся наблюдения за состоянием эталонных биоценозов, что в принципе служит точкой отсчета, ведется поиск биоценозов-аналогов на антропогенной территории, проводятся систематические наблюдения за основными природными компонентами, завершена инвентаризация и картирование ведущих компонентов заповедного комплекса, совершенствуются и разрабатываются методики проведения наблюдений. В то же время необходимы разработки по определению критических значений показателей равновесия различных биогеоценозов, после которых равновесие не восстанавливается и происходят качественные изменения.

Сложность организационно-технического порядка экологического мониторинга по существу является проблемой организации геосистемного мониторинга.

#### Л и т е р а т у р а

- Израэль Ю. А., Филиппова Л. М., Ровинский Ф. Я. Экологический мониторинг и биосферные заповедники. М., 1981.
- Израэль Ю. А., Филиппова Л. М., Ровинский Ф. Я. Программа экологического мониторинга в биосферных заповедниках.—В кн.: Биосферные заповедники. Труды II советско-американского симпозиума. (США, 10—15 марта 1980 г.). Л., 1982.
- Ровинский Ф. Я. и др. Материалы комплексного фонового мониторинга в биосферных заповедниках.—В кн.: Биосферные заповедники...
- Ровинский В. Я., Буянова Л. И. Мониторинг фонового состояния окружающей природной среды в Восточно-Европейском регионе.—В кн.: Проблемы фонового мониторинга состояния природной среды, вып. 1. Л., 1982.
- Язан Ю. П., Рывкин И. Б., Васильев Н. Г. Биологический мониторинг в заповедниках СССР.—В кн.: Организация и охрана заповедных территорий. М., 1979.

УДК 581.845:5

М. В. ПРИДНЯ

### **ИЗМЕНЧИВОСТЬ И КОРРЕЛЯЦИИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ, ИХ РОЛЬ В ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОПУЛЯЦИЙ ВОСТОЧНОГО БУКА**

Изучая изменчивость морфологических признаков бука восточного, мы придерживались такой последовательности: эндогенная, индивидуальная, популяционная и географиче-

ческая (Мамаев, 1968, 1972; Правдин, 1967, Ирошников и др., 1973), сосредоточивая внимание на моментах микроэволюционных преобразований в популяциях. В качестве исходной позиции принималась во внимание специфичность индивидуальной изменчивости восточного бука: присущий каждой особи свой характер жилкования и выхода вторичной жилки в край листа, которые детерминируются как краспедодромный (С) и брахиодромный (В), характер придатков купулы (шиловидные—S, листовидные—О) и околоцветников тычиночных цветков (зубчатый—D и лопастный—L). Надежная выраженность генетической детерминированности этих признаков в онтогенезе подтверждается проявлением их у других видов бука, как, например, *Fagus silvatica* и *F. moesica* на Балканах (Mišić, 1957, 1960), *F. grandifolia* в США (Cooper, Mercer, 1977). Для сравнения совокупностей, объединяемых наличием общего фена, в популяции или между популяциями, в расчет брались средние данные количественных признаков по каждому дереву, чем учитывалась эндогенная изменчивость.

В пределах ценопопуляции наблюдаются большие размеры листа у краспедодромного фенотипа, а изменчивость, напротив, выше у брахиодромного (табл. 1), что свидетельствует о неодинаковой экологической значимости этих фенотипов в популяции и о различной их эволюционной судьбе. Напомним, что признаки, носящие характер краспедодромности и брахиодромности, обнаружены в палеоботанических остатках еще у дотретичных буков и являются ключевыми для филогенетического древа рода *Fagus* (Колаковский, 1960).

Интересно проследить связи фёнов с морфофизиологическими показателями у восточного бука. Сравнение признаков разных фенотипов бука в пределах одной популяции и фитоценоза, т. е. в одной ценопопуляции (см. табл. 1) показывает существенное различие их длины: краспедодромный длиннее брахиодромного на 19%. Это превышение при незначительных различиях ширины (но все же большей у краспедодромного) дает существенное превышение (на 39%) индекса площади листа первого над вторым. При близком числе пар жилок обоих фенотипов, в свою очередь, это различие площади листьев ведет к превышению С-фенотипа над В по удельной площади. Функциональные признаки альтернативных фенотипов существенно различны, что ведет к различной селективной ценности этих фенотипов. Изменчивость ширины листа и площади его выше у В-фенотипа, другие признаки у него варьируют тоже сильнее.

Иную картину дают результаты сравнения изменчивости

Изменчивость признаков листа бука восточного  
в Колхидской и Кубанской фитогеографических провинциях

Варианты сравнения	Признаки листа				
	N*	l	d	Q	q
1	2	3	4	5	6
Внутриценопопуляционная, в пределах фитоценоза, С:В	—	>1,19	—	>1,39	>1,38
С, %	—	—	—	—	—
Лесной пояс в Колхидской и Кубанской провинциях, С:В	>1,07	—	>1,07	—	—
С, %	—	—	—	—	>1,30
Субальпийские леса, С:В	—	>1,16	>1,17	>1,22	—
С, %	—	—	>1,79	—	<2,02
С-фенотип, Колхидская и Кубанская провинции, С:В	—	>1,20	>1,12	>1,30	—
С, %	—	—	<1,51	<1,43	<1,45
Субальпийские леса, О:С	—	—	—	—	—
С, %	>5,01	—	—	—	—
В-фенотип, Колхидская и Кубанская провинции, С, %	—	—	—	—	—
О-фенотип, Колхидская и Кубанская провинции, С, %	—	—	—	—	—
С, %	>1,27	—	>1,50	>1,76	—
С-фенотип, Колхидская и Кубанская провинции, С, %	>1,13	—	>1,80	—	—
С, %	—	<2,10	<1,50	<2,30	<1,84
С-фенотип, лесного и субальпийского поясов, С, %	>1,9	>1,13	>1,05	>1,30	—
С, %	—	—	>1,56	—	>1,70
В-фенотип лесного и субальпийского поясов, С, %	>1,7	>1,36	>1,31	>1,43	>1,43
С, %	—	—	—	—	—
О-фенотип лесного и субальпийского поясов, С, %	>1,32	>1,16	—	>1,27	>1,22
С, %	<1,89	—	—	—	—
С-фенотип лесного и субальпийского поясов, С, %	>1,09	>1,17	—	>1,36	>1,28
С, %	>3,95	—	—	—	—
С-фенотип в Западной и Восточной субальпийских популяциях Колхидской провинции, С, %	—	>1,20	<1,14	—	—
С, %	—	<2,22	<1,87	>1,55	—
С-фенотип субальпийских популяций Колхидской и Кубанской провинций, С, %	<1,31	<1,19	<1,31	<1,64	<1,32
С, %	<1,45	<3,85	<2,90	<3,82	<2,22
Формации пихты и бука в Кубанской провинции, С, %	—	—	—	—	—
С, %	—	<2,05	<1,63	<2,22	<1,63

1	2	3	4	5	6
Формации пихты и бука в обеих провинциях,					
С, %	<1,33	<1,86	<1,35	<1,50	<1,31
Формация бука в Колхидской и Кубанской провинциях,					
С, %	<1,06	<1,07	—	—	—
	—	>1,51	>1,71	>1,12	>1,39

\* N—число пар жилок; l—длина листа; d—ширина листа, Q—индекс площади листа; q—удельная площадь листа.

признаков этих фенотипов в лесном поясе двух провинций.

По абсолютным величинам основных показателей (индексу площади листа, его удельной площади) значимых различий между С и В не наблюдается, однако по такому важному таксономическому признаку, как число пар жилок, В-фенотип достоверно превосходит С. Изменчивость ряда показателей, особенно Q и q, выше у краспедодромного фенотипа. Таким образом, данные табл. 1 показывают существенно различные тенденции дифференциации в целом по группе популяций лесного пояса и отдельным ценопопуляциям. Интересно то, что обнаруженная локальная тенденция в лесном поясе характерна и для отдельных популяций субальпийского пояса (см. табл. 1): материалы обнаруживают существенно большие абсолютные показатели листьев краспедодромного фенотипа, чем брахиодромного. Однако изменчивость в данном случае выше у В-фенотипа, тенденция к чему наблюдается и в лесном поясе.

Из анализа данных табл. 1 следует, что различия в морфофизиологических показателях разных фенотипов и, как следствие, их изменчивости, имеют непосредственное отношение к экологическим закономерностям преобразования структуры популяций, поскольку связи различий с фенотипом затрагивают подразделения порядка фитогеографических провинций и даже их объединений. Соотношение данных фенотипов по провинциям, высотным поясам, формациям существенно различается. С другой стороны, в ареале исследованных популяций в этих провинциях наблюдается некая их общность. Поскольку объединение популяций обеих провинций не изменяет присущей каждой из них связи признаков с фенотипами, сохраняя общий характер различий, можно заключить о правомочности отнесения лесов этих провинций по сходству популяций лесного пояса к Эвксинской провинции стран Причерноморья —

фитогеографического подразделения более крупного ранга. В этом случае рассматриваемые провинции Колхидская и Кубанская должны сохранить свой ранг, как это принято в современном ботанико-географическом районировании (Гагнидзе, 1974).

Интересен вопрос о различии фенотипов в этих фитогеографических провинциях. Оказывается, особи краспедодромного фенотипа дифференцируются по ним. Так, все рассмотренные признаки С-фенотипа оказались заметно большими в Колхидской, а изменчивость их, кроме числа пар жилок, напротив, больше в Кубанской провинции. У брахиодромного фенотипа этой особенностью не обнаружено. Это позволяет сделать заключение: несмотря на то, что фенотип краспедодромности определяется признаком реликтовым, филогенетическим, «вес» которого не учитывается для современной систематики данного вида бука (*F. orientalis*), его ближайших родственников (*F. silvatica*) и близких к ним *F. moesica* и *F. taurica*, однако характеризуемый им фенотип подвергается дифференциации в связи с фитогеографическими провинциями. Признаки листьев брахиодромного фенотипа, как более характерного для вида, отличаются большей стабильностью, что можно сказать и о количестве пар жилок — признаке, принимаемом систематиками в качестве разделительного между буками восточным и европейским.

Решался также вопрос: связаны ли признаки листа с принадлежностью их к фенотипам, детерминируемым по прилистникам купул. Существенных различий в морфофизиологических показателях листьев у этих фенотипов в Колхидской, Кубанской и в целом в обеих провинциях не обнаружено, но заметна тенденция повышения изменчивости в Кубанской провинции. В субальпийских лесах существенно выше изменчивость у О-фенотипа. Однако сравнение фенотипов из разных провинций дает следующую картину: фенотипы с купулами восточного бука по признакам листьев существенно не различаются в разных провинциях, а изменчивость их проявляет тенденцию повышения в кубанских лесах (кроме числа жилок и ширины листа). Признаки листьев фенотипов с купулами европейского бука показали иные связи. Все они оказались значительно больше в колхидских лесах. Число пар жилок в них было выше, чем в кубанских. Это соответствует общей картине соотношения этого признака у европейского и восточного буков в пределах их ареалов и может служить одним из признаков для изучения микрофилогенеза. Изменчивость всех признаков, кроме числа пар жилок, выше в кубанских лесах. Из этого следует, что фенотипы с признаками купул лесного бука более

подвержены дифференциации, которая идет даже по такому стойкому признаку, как число пар жилок.

В качестве причин дифференциации выступает комплекс климатических, эдафических и биотических факторов, присутствующих в этих провинциях. Данные материалы подтверждают мнение о более молодом (по-видимому, четвертичном) возрасте признака купул европейского бука (Вульф, 1935) и продолжающемся сейчас действии отбора, дифференцирующего совокупность данного фенотипа. Повышенная изменчивость северных популяций объясняется большими амплитудами варьирования экологических условий в этой провинции.

Рассмотрим различия фенотипов в лесном поясе Колхидской и Кубанской провинций, с одной стороны, и субальпийских лесов — с другой. У краснеподромного фенотипа все показатели оказались существенно выше в популяциях лесного пояса по сравнению с субальпами. Изменчивость показателей листа заметно выше в лесном поясе (кроме числа пар жилок), что объясняется более широким диапазоном экологической ниши лесного пояса для бука, чем в субальпийском, относительно узком поясе.

Интересно, что и В-фенотип проявляет еще резче аналогичную закономерность. В лесном поясе все показатели выше у этого фенотипа, чем в субальпах; изменчивость, напротив, несколько выше в субальпах, но не достигает величин значимости. В целом эти последние примеры показывают более сильную дифференциацию между поясами, нежели между провинциями в пределах лесного пояса, поскольку в этот процесс вовлекается В-фенотип, более устойчивый в пределах лесного пояса.

С учетом изложенного намечаются две линии дифференциации популяций: а) между провинциями; б) между поясами. Среди них могут быть свои варианты, в частности, между ступенями лесного пояса. В этом аспекте сравнения проявляют себя и признаки купул. Размеры листа заметно больше у фенотипа с купулами восточного бука в лесном поясе обеих провинций, чем в субальпах, число пар жилок различается достоверно. Изменчивость в субальпах чаще бывает выше, чем в лесном поясе. Еще более контрастна изменчивость между провинциями у S-фенотипа, она заметно меньше в субальпах.

Таким образом, наблюдается согласованность изменчивости: при сравнении группы популяций поясов (лесного и субальп) повторяется и усиливается закономерность, проявляющаяся при сравнении популяций по провинциям. Это является результатом более интенсивной дифференциации популяций между поясами, чем между провинциями.

Интересен еще такой аспект сравнения. В группе популяций субальпийского пояса в пределах Колхиды обнаружено существенное превышение длины листа, расстояния до максимальной ширины, отношения длины к ширине листа у западной популяции над таковыми у восточной; в то же время ширина, показатели площади листа существенно не различаются. Изменчивость длины, ширины и удаленности максимальной ширины больше у восточной популяции, в то время как изменчивость площади листа больше у западной. Иное соотношение при сравнении двух популяций субальп из Колхидской и Кубанской провинций. Все показатели, кроме расстояния до максимальной ширины, оказались выше в популяции Кубанской провинции. Изменчивость в основном также выше у нее. Эти данные показывают существенно большую степень дифференциации в популяциях субальп разных провинций, нежели в пределах одной.

Сравнение рассматриваемых показателей в популяциях, принадлежащих к различным формациям (буковой и пихтовой), приводит к следующим результатам. Морфологические показатели существенно не различаются в популяциях бука из разных формаций, однако изменчивость их согласованно выше в популяциях из буковой формации, при этом превышение коэффициентов вариации колеблется от 35 до 122%, что свидетельствует о закономерном характере этого явления. В комплексе с изменением соотношения состава фенотипов в связи с этапами лесообразовательного процесса это свидетельствует о существенности различий в реализации генетической программы фенотипов (проявление различной нормы реакции) конкретных популяций, которая протекает различно в разных формациях, представляющих своими ассоциациями различные этапы лесообразовательного процесса. Это подтверждается материалами сравнения изменчивости — различия в пользу буковой формации остаются на высоком уровне.

Сравнение наиболее изменчивых популяций из буковой формации позволило выявить, что абсолютные показатели несколько больше в буковой формации Колхиды, чем Кубани (разница не превышает 10%), а изменчивость выше в популяции из буковой формации Кубани.

Таким образом, наряду с межпровинциальной и межпоясной линиями дивергенции несомненно существует линия, обусловленная лесообразовательным процессом. Освоение популяциями и их группами поясов и фитогеографических провинций — это проявление лесообразовательного процесса в более широком плане их эволюции.

## Корреляции признаков листа у восточного бука

Особое значение коррелятивной изменчивости в эволюции органических форм подчеркивалось еще Ч. Дарвином в «Происхождении видов», где приведен ряд примеров корреляций у растений и животных, которые в свете современных представлений можно отнести к генетическим, функциональным и физиологическим. Не возникает сомнений, что в большинство корреляций включены признаки, по которым фенотипы и соответствующие им генотипы подвергались отбору.

Дальнейший анализ корреляций преимущественно у животных выполнен И. И. Шмальгаузенем (1935); им разработаны теория, классификация и дана оценка их роли в эволюции. Существенный вклад в решение вопроса о значении корреляций для эволюции внесен Ю. А. Филипченко (1925, 1978), показавшим, что сведение наследственности к корреляции признаков предков и потомков не делает более ясным это сложное явление. Им подчеркнута наличие корреляций внутри чистых линий, т. е. внутрибиотических, и в смешанном материале — популяционных.

Особое внимание уделено корреляции при выявлении экологических закономерностей эволюции С. С. Шварцем (1980); им показано, что отбор по ведущему признаку доводит развитие сопряженного признака до уровня, имеющего селективное значение.

Анализируя корреляции признаков листа: числа пар жилок ( $N$ ), индекса площади ( $Q$ ) и удельной площади листа, приходящейся на одну пару жилок ( $q$ ), а также числа пар жилок и удельной площади в ценопопуляции (табл. 2), заметим, что эти признаки теснее скоррелированы у брахиодромного фенотипа, чем у краспедодромного. У последнего лишь общая площадь листа и удельная его площадь обладают положительной корреляцией, в то время как у брахиодромного все пары имеют положительную тесную связь. Из этого следует, что на уровне ценопопуляции у разных фенотипов наблюдаются различия морфологических корреляций, которые могут быть результатом различного действия отбора на эти фенотипы. С-фенотип более мезофилен, чем В-фенотип. У первого с уменьшением площади листа число пар жилок не уменьшается, повышается число выходов вторичных жилок в край листа и повышается общая нервация на единицу площади листа, что можно рассматривать как адаптацию к повышению транспирации в связи со значительной увлажненностью местообитания. По-видимому, различная скоррелированность рассматриваемых фенотипов

Корреляции признаков листа бука в Колхидской  
и Кубанской фитогеографических провинциях

Вариант сравнения	Коэффициент корреляции признаков*		
	N и Q	Q и q	N и q
1	2	3	4
С-фенотип отдельной ценопопуляции	0,643/0,10	0,983/0,006	0,501/0,128
В-фенотип той же популяции	-0,094/0,216	0,976/0,013	-0,327/0,196
С-фенотип в Колхидской провинции	0,675/0,113	0,960/0,018	0,435/0,169
В-фенотип в той же провинции	0,310/0,134	0,916/0,027	0,006/0,171
С-фенотип в Кубанской провинции	0,460/0,158	0,972/0,011	0,255/0,187
В-фенотип в той же провинции	0,759/0,095	0,957/0,018	0,564/0,152
С-фенотип в обеих провинциях	0,597/0,093	0,965/0,010	0,377/0,124
В-фенотип там же	0,491/0,103	0,929/0,018	0,204/0,130
О-фенотип в Кубанской провинции	0,801/0,089	0,980/0,625	0,621/0,133
С-фенотип там же	0,564/0,182	0,957/0,022	0,333/0,237
О-фенотип в Колхидской провинции	0,587/0,154	0,930/0,212	0,252/0,220
С-фенотип там же	0,357/0,186	0,880/0,048	0,051/0,223
О-фенотип в обеих провинциях	0,677/0,093	0,958/0,014	0,497/0,137
С-фенотип там же	0,484/0,127	0,928/0,023	0,196/0,160
С-фенотип в субальпийских лесах	0,759/0,122	0,805/0,101	0,230/0,274
В-фенотип там же	0,518/0,220	0,972/0,016	0,315/-0,271
О-фенотип в субальпийских лесах	0,785/0,128	0,867/0,083	0,387/0,283
С-фенотип там же	0,808/0,105	0,990/0,006	0,725/0,143
С-фенотип, изолированная ценопопуляция в Западной части Колхидской провинции (п. № 17)	-0,094/0,265	0,812/0,091	-0,653/0,153
То же в Восточной части Колхидской провинции (п. № 28А)	0,445/0,171	0,908/0,037	0,126/0,210
То же в формации пихты Кубанской провинции	0,515/0,164	0,965/0,095	0,285/0,205

\* Через дробь указана ошибка коэффициента корреляции.

небезразлична для их дальнейшей судьбы в ценопопуляции и имеет микроэволюционные последствия. Другие варианты сравнения, характеризующие популяции и их группы в пределах поясов и провинций, дают иную картину, как и группировки в пределах субальпийского пояса в их сравнении с лесным в одной провинции или между популяциями разных провинций. Так, коррелятивные связи рассматриваемых признаков краспедодромного фенотипа в популяциях лесного пояса Колхидской провинции сходны с таковыми брахиодромного фенотипа отдельной ценопопуляции (см. табл. 2) из этого же пояса, а корреляции брахиодромного фенотипа имеют сходство с корреляциями краспедодромного в лесном поясе Колхиды: наличие тесных связей у  $Q$  и  $q$  и отсутствие или отрицательные связи между другими показателями.

Это показывает, что на уровне группы популяций лесного пояса проявляется высокая положительная корреляция признаков у краспедодромного фенотипа. Это явление напоминает ситуацию, отмеченную Ю. А. Филипченко (1978) с биотическими и популяционными корреляциями. Такое различное «поведение» фенотипических корреляций на разных уровнях (от ценопопуляции до макросистем лесного пояса) является следствием различных селективных сил в пределах ценопопуляций и их ландшафтного комплекса в лесном поясе данной фитогеографической провинции. При различном характере проявления популяцией важных признаков листа, в случае отбора фенотипов по каждому из них, судьба их будет неодинаковой в разных условиях действия отбора. В этом скрываются возможности экологических механизмов микроэволюционных процессов даже в пределах одного пояса одной провинции благодаря различному соотношению фенотипов на разных ступенях лесного пояса.

Число пар жилок имеет отрицательную связь с абсолютной высотой, с увеличением которой оно падает (Сахаров, 1939). В Колхидской провинции, включая и субальпы, более тесная связь, чем в Кубанской. Это обусловлено более контрастным изменением экологических условий с абсолютной высотой в Колхиде, нежели в Кубанской провинции. По одному из основных таксономических признаков популяции бука неоднородны и корреляции среди них проявляются различно. По мере возрастания абсолютной высоты отбор идет на сохранение фенотипов, близких к буку европейскому по числу пар жилок и другим признакам.

Иная картина наблюдается в отношении частоты  $S$ -фенотипа с высотой. По мере поднятия в Колхиде она растет, связь

этого признака с высотой в ней теснее, чем на Кубани. По составу фенотипов (С и В) наблюдается согласованное изменение популяций с высотой, что также имеет эколого-эволюционное значение.

Таким образом, преобразование популяций в результате изменения их состава в различных экологических условиях происходит на основе действия многоступенчатой сети эколого-биоценологических факторов.

## Выводы

1. По изменчивости спектра фенотипических признаков у бука проявляются три линии дифференциации популяций: а) между лесным и субальпийским поясами; б) между Колхидской и Кубанской фитогеографическими провинциями; в) между формациями бука и пихты.

2. Более тесными положительными корреляциями обладает брахиодромный фенотип по сравнению с краспедодромным. По коррелятивной изменчивости наблюдается дифференциация популяций между высотными поясами, что с учетом различия состава фенотипов ведет к микроэволюции.

## Литература

- Вульф Е. В. Кавказский бук, его распространение и систематическое положение.—Ботан. журнал СССР, 1935, № 5, с. 494—544.
- Гагнидзе Р. И. Ботанико-географический анализ флороценологического комплекса субальпийского высокогорья Кавказа. Тбилиси, 1974.
- Ирошников А. И. и др. Методика изучения внутривидовой изменчивости древесных пород. М., 1973.
- Колаковский А. А. К истории бука в Евразии.—В кн.: Работы по геоботанике, ботанической географии, систематике растений и палеогеографии.—Тр. МОИП, отд. биол., т. 3, секция ботаники, 1960, с. 141—156.
- Мамзев С. А. О проблемах и методах внутривидовой систематики, т. 1. Формы изменчивости.—Тр. Ин-та экол. раст. и животных УФ АН СССР. Свердловск, 1968, с. 3—54.
- Мамаев С. А. Формы внутривидовой изменчивости древесных растений. М., 1972.
- Правдин Л. Ф. Направление и содержание работ по изучению природного разнообразия древесных пород и их значение для лесной селекции.—Лесоведение, 1967, № 3, с. 3—16.
- Сахаров М. И. Некоторые материалы по изучению изменчивости бука (*Fagus orientalis*) в Кавказском заповеднике.—В кн.: Научно-методические записки Комитета по заповедникам, вып. 3. М., 1939, с. 180—186.
- Филиппенко Ю. А. Изменчивость и методы ее изучения, 5-е изд. М., 1978.
- Шварц С. С. Экологические закономерности эволюции. М., 1980.
- Шмальгаузен И. И. Организм как единое целое. М., 1935.
- Cooper A. W., Mercer E. P. Morphological variation in *Fagus grandiflora* Ehrh. in North Carolina.—I. E. Mitchel Sci. Sos., 1977, 93. № 3, p. 136—149.

Mišić V. Variabilitet i ekologija bukve u Jugoslaviji.—Bioloski institut N. R. Srbije, Beograd, 1957, c. 181.

Mišić V. Relictni individualni, variabilitet Balkanske bukve u Carvan klimure (N. R. Makedonija) i kaukasske bukve u Batumu (ASSR).—In.: Zb. radova, kn. 3: Bioloski institut N. R. Srbije, Beograd, 1960, c. 1—31.

УДК 636.294(470.6)

Р. Н. СЕМАГИНА

## ВЗАИМОСВЯЗЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ВЫСОКОГОРНЫХ ЛУГОВ С ПОПУЛЯЦИЯМИ КОПЫТНЫХ ЖИВОТНЫХ ЗАПОВЕДНИКА

В связи с возрастающим вмешательством человека в природные комплексы все чаще приходится сталкиваться с явлениями нарушения в них естественных процессов. Примером этого могут служить нарушения баланса «пастбище—копытное», обусловленное перегрузкой пастбищ животными, следствием чего является подрыв кормовой базы, депрессия пастбищ.

Литература дает многочисленные примеры обсуждения взаимоотношений леса и копытных животных (Мишнев, 1970; Мерц, 1951; Юргенсон, 1959). Широко ставятся и вопросы нарушения естественных луговых фитоценозов под влиянием выпаса домашнего скота (Ларин, 1964; Работнов, 1974; Клапп, 1961; и др.).

Слабо представлена литература, отражающая взаимосвязь естественных луговых ценозов и диких копытных животных. Отчасти это можно объяснить меньшей площадью, занимаемой естественными лугами по сравнению с лесом. Примером взаимоотношений лугов и диких копытных животных могут быть горные системы, где высокогорные луга являются основной летней кормовой базой. Зимними пастбищами в горных условиях для большей части диких копытных служит лес. По свидетельству К. Ю. Голгофской (1970), зимние пастбища—это основной фактор, ограничивающий рост численности копытных (зубра, оленя) в заповеднике.

Известно, что заповедники являются системами, изъятыми из хозяйственной деятельности. Однако они не избежали прямого и косвенного влияния человека. Для Кавказского заповедника—это изменение его границ, когда часть территории изымалась, а затем вновь возвращалась заповеднику, отстрел