

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ПРОБЛЕМАМ ЭКОЛОГИИ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ РАН
НАУЧНЫЙ СОВЕТ ПО ГОСУДАРСТВЕННОЙ НАУЧНО-ТЕХНИЧЕСКОЙ ПРОГРАММЕ
РОССИИ "БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗНООБРАЗИЕ"
ИНСТИТУТ ПРОБЛЕМ ЭКОЛОГИИ И ЭВОЛЮЦИИ им. А.Н. СЕВЕРЦОВА РАН
ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И ФОТОСИНТЕЗА РАН

ЭКОЛОГИЯ ПОПУЛЯЦИЙ: СТРУКТУРА И ДИНАМИКА

**Материалы Всероссийского совещания
(15-18 ноября 1994 г., Пущино)**

ЧАСТЬ I

Москва, 1995 г.

**Сбор материалов и публикация
сборника выполнена при финансовой
поддержке Российского Фонда
Фундаментальных Исследований и
Научного Совета по Государственной
научно-технической программе
"Биологическое разнообразие"**

**Ответственный редактор
академик РАН И. А. Шилов**

**Подготовлено к печати Научным советом
по проблемам экологии биологических систем РАН
и группой популяционной экологии Института
проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН**

**Редакционная коллегия
Алякринская И.О., Заутольнова Л.Б., Попов С.В.,
Чабовский А.В., Шилова С.А., Щипанов Н.А.**

ДЕМОГРАФО-ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ИЗУЧЕНИЮ ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ

Н. В. Глотов, Л. А. Жукова

Биологический НИИ С.-Петербургского университета,
г. Санкт-Петербург

Марийский государственный университет, г. Йошкар-Ола

Цель настоящей работы — обсудить перспективы и возможности демографо-генетического подхода к изучению природных популяций растений.

Одним из крупнейших обобщений биологии XX века является представление об иерархичности организации жизни на планете Земля: жизнь представлена в виде упорядоченных относительно друг друга уровней — клеточного, организменного, популяционного и биоценотического (Тимофеев-Ресовский и др., 1973). При этом каждый вышестоящий уровень, обладающий своими особенностями (эмержентными) свойствами, включает в качестве составных элементов нижестоящие. Пожалуй, на популяционном уровне наиболее сильно ощущается "дыхание" всех других уровней. Так, мутации, клеточные события, влияя на течение биохимических процессов, меняют структуры и функции организма. Перестройки на разных этапах онтогенеза, в свою очередь, могут приводить к трансформации правил формирования следующих поколений (изменение признаков, связанных с распространением гамет и особей, признаков системы размножения: относительных частот само- и перекрестного опыления, интенсивности вегетативного размножения). С другой стороны, они приводят к изменению относительной приспособ-

ленности вновь возникших и существовавших до этого времени генотипов формированию иных функциональных соотношений между особями постоянно генетически и экологически гетерогенной популяции, иных отношений разных генотипов с биоценотическим окружением, другими словами, к изменению векторов естественного отбора. Популяция, таким образом, оказывается структурой, для понимания жизни которой необходимы усилия как биологов разных специальностей (морфологов, эмбриологов, физиологов, геоботаников, генетиков, экологов и т. д.), так и представителей смежных дисциплин (почвоведов, ландшаftоведов, климатологов и т. д.). Популяция комплексная структура, "природное тело", как этот термин употребил В. И. Вернадский (1991).

Необходимость комплексных исследований природных популяций становится все более очевидной. Одним из лучших примеров начала реализации такого подхода является цикл многолетних работ голландских исследователей с популяциями видов подорожника (*Van der Aart*, 1985; *Plantago...*, 1992). В этих исследованиях участвуют представители нескольких институтов и университетов Нидерландов - почвоведы, фитоценологи, физиологи растений, генетики, экологи. Речь идет о подлинно пионерных мультидисциплинарных исследованиях, имеющих к тому же основательную предысторию (см. *Stebbins*, 1950). В соответствии с особенностями опыта и традиций голландских ботаников меньше внимания они уделяют демографо-морфологическим аспектам.

Последнее направление работ, однако, имеет глубинные корни в российской ботанике, где на базе синтеза данных геоботаники, морфологии и экологии растений в течение нескольких десятилетий развивается представление о ценопопуляциях (Ценопопуляции расте-

ний..., 1988). Отчасти это направление перекликается с популяционной биологией растений в понимании западных исследователей (Нагрег, 1977), но по существу глубоко оригинально и основано на концепции описания дискретных возрастных состояний в онтогенезе растений, сформулированной Т. А. Работновым (1950) и А. А. Урановым (1975).

Полный онтогенез семенного растения охватывает: 1. Латентный период: семя (*se*); 2. Прегенеративный период проросток (*p*), ювенильное (*j*), имматурное (*im*), виргинильное (*v*) состояния; 3. Генеративный период: молодое (*g1*), зрелое (*g2*), старое (*g3*) генеративные состояния; 4. Постгенеративный период: субсенильное (*ss*), сенильное (*s*) и отмирающее (*sc*) состояния. Выделение этапов онтогенеза основано на качественных изменениях энергетики и структурно-морфологической ориентации в течение жизни растения (Уранов, 1975). Критериями выделения возрастных состояний служат различные качественные признаки: наличие зародышевых, ювенильных и взрослых структур, в том числе форма и степень расчлененности листа, число жилок, состояние корневищ, клубней, луковиц; степень сформированности биоморфы (наличие побегов разного типа, способы ветвления, образования крон или дерновин); соотношение процессов новообразования и отмирания.

Сейчас идет поиск новых качественных признаков, совершенствование диагностики ранее установленных. Недавно Э. В. Шестаковой (устное сообщение) выделено ранее генеративное состояние *g0*, отличающееся наличием у виргинильных растений в почках зачатков цветков и соцветий. Ею показано, что состояние *g0* характеризуется определенными морфологическими признаками: у зонтичных - степенью расчленения листа, у сложноцветных - формой листа и его края. В

качестве подспорья в диагностике возрастных состояний используются и количественные признаки: число листьев, их размеры и т. п.

С точки зрения генетика, интерес представляет дифференциальная характеристика генетического состава популяции по возрастным группам. До сих пор в популяционной генетике растений ограничивается как правило, изучением изменчивости генеративных растений, не подразделяя их на g1, g2, g3. Если же рассмотреть всю последовательность возрастных состояний, то это позволит подойти к оценке компонент приспособленности на разных этапах онтогенеза в разных экологических условиях, прежде всего, при разной локальной плотности. Для этого можно использовать и наследственно детерминированные морфологические признаки, и физиологические признаки, и изоферменты. Анализ структуры изменчивости количественных признаков, выявление генетической компоненты изменчивости станет возможным только в том случае, если эти признаки будут исключены из диагностики возрастных состояний. Иначе мы попадаем в порочный круг: сперва используем количественные признаки для диагностики возрастного состояния, а потом анализируем их изменчивость в данном возрастном состоянии. Наконец, при всей несомненной объективности выделения возрастных состояний хотелось бы иметь сведения о точности их установления разными исследователями на массовом материале из природных популяций.

Исследование возрастных спектров популяций (распределение растений популяции по возрастным группам) у разных видов и у одного вида в разных экологических условиях (географическое положение популяции, мозаичность среды обитания, фитоценотическое окружение, плотность популяции, антропогенные воздействия и т. д.) дало очень много для понимания демографических процессов. Придавая определен-

ный вес каждому возрастному состоянию. А. А. Уранов (1975) предложил оценивать среднюю возрастность популяции. Сейчас предложен и ряд других популяционных демографических характеристик (Денопопуляции растений..., 1988). К сожалению, большинство этих параметров сильно коррелированы друг с другом.

С точки зрения генетика, интерес представляет выяснение вопроса, насколько длительность возрастных состояний, вероятность и скорость переходов из одного возрастного состояния в другое наследственно обусловлены, каков вклад в эти процессы взаимодействия генотип-среда. М. М. Паленова (1991) на экспериментальном участке БИИИ СПбГУ в Старом Петергофе проводила наблюдения за посемейными посадками клевера ползучего (*Trifolium repens* L.) из природных популяций Среднего Приобья. Используя стандартные шкалы, принятые в демографии растений, она показала наличие статистически значимых различий между возрастными спектрами семей в разные календарные сроки, наличие межсемейных различий по фенологии и интенсивности цветения. В опытах С. В. Балахонова (в печати) на агробиостанции МарГУ с посемейными посадками разной плотности из природных популяций подорожника большого (*Plantago major* L.) показаны межсемейные различия по длительности возрастных состояний и периодов онтогенеза. При этом разные семьи неодинаково реагируют на изменение плотности.

Эти примеры подводят к интереснейшему явлению - динамической поливариантности онтогенеза (Жукова, 1986; Жукова, Комаров, 1991). Здесь возможны и количественные вариации ускорения и (или) задержки на разных (нескольких) этапах онтогенеза. Однако особо важны качественные изменения онтогенеза, пропуски возрастных состояний реверсии в предыдущие возрастные состояния, переход в состояние

вторичного вида (табл.). Возможны и сочетания этих типов поливариантности. В связи с тем, что растение в течение своей жизни фиксировано в пространстве, а среда обитания во времени претерпевает регулярные и нерегулярные, прежде всего логодно-климатические флуктуации, не устойчивые год от года, феномен динамической поливариантности должен иметь огромное адаптивное значение. Популяции "выгодно иметь" достаточное разнообразие норм реагирования, "представляющее" в каждый момент времени реально складывающимся условиям среды фенотипы (генотипы) на разных этапах онтогенеза. Динамическая поливариантность, по-видимому, - одно из проявлений фенотипической пластичности растений (Bradshaw, 1965; Schlichting, 1986), позволяющей популяции "уходить" от изменений векторов отбора во времени. Принципиально важно оценить, насколько это свойство является общевидовым, насколько определяется условиями среды обитания и насколько детерминируется генетически. Это можно выяснить, регистрируя частоты разных типов нарушения алгоритмов онтогенеза у разных генотипов при клонировании и в посемейных посадках в разных условиях среды.

Латентный период (семена) в жизни растений имеет особое значение вследствие наличия в природных условиях долгоживущих (десятки лет) (Работнов, 1982) банков семян. Поскольку банки семян формируются (и расходуются) в течение ряда лет, они являются способом накопления и хранения генетического разнообразия. По сути дела, популяция вида на данной территории представлена не только особями, фиксированными на поверхности, но и "потенциальными" особями, хранящимися в почве. Было бы важно выяснить количественные закономерности разнообразия, в том числе генетического, связанного с банком семян.

Типы динамической поливариантности онтогенеза

Типы онтогенеза	Последовательность этапов
Нормальная последователь-	
ность:	se-p-j-1m-g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
Задержка развития:	se-p-j-j-1m-v-g0-g1-g2-g2-g3-
	ss-s-sc-x
Ускорение развития при	
пропуске состояний:	
-прегенеративного периода	se-p-j-im-/g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
	se-p-j-/-g0-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
- генеративного периода	se-p-j-1m-g0-g1-/-g3-ss-s-sc-x
- трех периодов	se-p-j-/-g0-g1-/-g3-ss-/-x
Реверсии (омоложение)	
- короткие (неглубокое омо-	se-p-j-im-g0-g1-g2-g3-ss-g3-ss-
ложение)	s-sc-x
- средние(глубокое омоложе-	se-p-j-im-g0-g1-g2-g3-ss-g1-g2-g3-
ние)	ss-s-sc-x
- длинные(глубокое омоложе-	se-p-j-im-g0-g1-g2-g3-ss-j-1m-v-g1-
ние)	-g2-g3-ss-s-sc-x
Вторичный покой в периодах	
-прегенеративном	se-p-j-im-o-g1-g2-g3-ss-s-sc-x
-генеративном	se-p-j-im-v-g0-g1-o-g3-ss-s-sc-x
-постгенеративном	se-p-j-im-g0-g1-g2-g3-ss-o-s-x
-в двух	se-p-j-im-o-g1-g2-o-g3-ss-s-sc-x

Примечание: o - состояние вторичного покоя;

x - отмирание, / - пропуск.

Особенностью семян (зародышей) является и то, что их формирование протекает на конкретных материнских растениях, живущих в конкретной "микрографической" среде. Условия формирования семян определяют их качество и в какой-то мере качество, признаки растений следующего поколения. Таким путем у растений возможно осуществление негенетической связи: мать - потомки через корреляцию по среде. Экологическое последствие в реальных природных условиях усиливается довольно ограниченными радиусами распространения семян от материнского растения (Levin, Kerster, 1974). Этот феномен можно рассматривать как частный и своеобразный случай интенсивно развивающейся сейчас теории негенетической связи между поколениями у животных через поведенческие реакции, обучение "gene-culture evolution" (Cavalli-Sforza, Feldman, 1981; Feldman, Zhivotovsky, 1992).

У растений (при их неподвижности в пространстве) важную роль играют закономерности формирования пространственно приуроченных подразделений популяций, как бы их ни обозначать - субпопуляции, популяционные локусы и т. п. Они отличаются и по характеристикам среды обитания, и по генетическому, и по демографическому составу. Одним из путей к пониманию формирования мозаичной внутривидовой структуры является, с нашей точки зрения, построение и имитационных демографо-генетических пространственных моделей популяций (Глотов и др.; наст. сборник).

Много внимания в демографии растений уделяется характеристике жизненности (виталитета) особей в пределах данного возрастного состояния (Злобин, 1981; Ценопопуляции растений..., 1988). Жизненность оценивается мощностью растений (по отдельным признакам и комплексам признаков роста и развития), их плодовитостью и дает

представление о "здоровье" особи, перспективе ее выживания и вкладе в следующее поколение. Не говоря уже о достаточной субъективности балльных оценок жизненности (их точность никогда специально не исследовалась, но она несомненно много ниже точности диагностики возрастных состояний), совершенно непонятно, как оценивать жизненность особей из популяций, находящихся в экологически контрастных местообитаниях. Строить единую для разных популяций шкалу вряд ли имеет смысл, поскольку в ряде случаев мы знаем, что особи, определяемые как имеющие низкую жизненность в одной популяции, составляют основу другой, устойчиво существующей во времени, при этом во второй популяции нет особей, обладающих большей жизненностью по единой шкале. Задача чрезвычайно трудная. Ее принципиальное решение, с нашей точки зрения, может заключаться в попытке рассмотрения жизненности в рамках популяционно-генетической концепции приспособленности с определением для конкретного вида наборов компонент приспособленности, из которых складывается общая приспособленность (Глотов, 1988). Не исключено, что популяции из разных, экологически контрастных местообитаний будут сильно различаться по компонентам приспособленности при сходстве средних приспособленностей популяций.

До сих пор мы стремились показать целесообразность и эффективность совмещения методов демографии и генетики при изучении природных популяций. Применение генетических методов может оказаться полезным и при решении задач демографии растений. Покажем это на одном примере. Для понимания популяционной структуры видов с интенсивным вегетативным размножением необходимо знать доли особей, возникших из семян и путем вегетативного размножения. На протяжении ряда лет нами изучались популяции одного из видов кавказ-

ких примул - *Primula sibthorpii* Hoffm. Оказалось, что в популяциях, произрастающих на каменистых открытых местах, ветвление корневищ достаточно редко, в то время как в тенистых буково-грабовых лесах, на влажных почвах на одном корневище мы находили более десятка розеточных побегов. Однако, при анализе скоплений этого вида часто обнаруживаются полностью изолированные одиночные розеточные побеги. Что это - клоны или группа особей семенного происхождения? Использование электрофореза белков (например, анализа изоизимов десятка локусов) или нуклеиновых кислот (метод "фингерпринта") дало бы однозначный ответ на этот вопрос.

В нашем случае, однако, удалось найти технически гораздо более простое решение. Мы использовали известный у примул со времен Ч. Дарвина феномен гетеростилии: длинно (Д) - коротко (К) столбчатость определяется одним супергеном; при этом, на огромном материале множеством исследований показано, что в природных популяциях строго выдерживается соотношение 1:1 для численности Д- и К-растений. Если это так, то при семенном происхождении особей в скоплениях должно выполняться это соотношение. Если же имеет место вклад вегетативного размножения, то в разных скоплениях будут наблюдаться отклонения в ту или иную сторону от соотношения 1:1. Оказалось, что из 113 скоплений примулы в 110 все растения были представлены только Д- или только К- формой, в трех были обнаружены одновременно и Д-, и К-формы, т.е. абсолютно превалирующим механизмом образования скоплений является ветвление и партикуляция корневищ (Арнаутова, 1991).

Однако для популяций вегетативно подвижного вида клевера ползучего с помощью электрофоретического анализа полигаллельного (до 20 аллелей!) локуса лейцинаминопептидазы было показано огромное гено-

(фено-) типическое разнообразие и редкость распространения отдельных клонов (Денисова, наст. сборник).

Если популяция природное тело, в понимании В. И. Вернадского, то разные подходы к ее исследованию должны преследовать цель изучения того и так, что и как позволило бы понять структуру и функционирование популяции. В этом мы видим смысл комплексных, мультидисциплинарных исследований популяций растений, в том числе и смысл демографо-генетических исследований.

Работа выполнена при поддержке грантов по исследованиям в области фундаментального естествознания Госкомвуза РФ и Государственной Научной Программы "Университеты России".

Л и т е р а т у р а

- Арнаутова Г. И. Ветвление корневищ в природных популяциях примулы Сибтюпа.-В кн.: Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. - Йошкар-Ола: МарГУ, 1991, с. 18-19.
- Вернадский В. И. Научная мысль как планетарное явление. М.: Наука, 1991, 271 с.
- Глотов Н. В. Необходимость эколого-генетического синтеза в теории микроэволюции. В кн. Дарвинизм: история и современность. Л: Наука, 1988, с: 45-46.
- Жукова Л. А. Поливариантность онтогенеза луговых растений. В кн.: Жизненные формы в экологии и систематики растений. М., 1986, с. 104-114.

- Жукова Л. А., Комаров А. С. Количественный анализ динамической поливариантности в ценопопуляциях подорожника большого при разной плотности посадок. - Биол. науки, 1991, N 8, с. 51-66.
- Злобин Ю. А. Об уровнях жизнеспособности растений. Журн. общ. биол., 1981, 42, N 4, с. 492-505.
- Паленова М. М. Эколого-генетический подход к исследованию искусственной популяции клевера ползучего. В кн.: Популяции растений: принципы организации и проблемы охраны природы. Йошкар-Ола, 1991, с. 90.
- Работнов Т. А. Жизнеспособные семена в почвах природных биогеоценозов СССР. В кн.: Теоретические и прикладные аспекты биогеографии. М.: Наука, 1982, с. 35-58.
- Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. - Труды БИН АН СССР, сер. 3, геоботаника, 1950, вып. 6, с. 7-204.
- Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Глотов Н. В. Очерк учения о популяции. - М.: Наука, 1973, 277 с.
- Уранов А. А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. Биол. науки, 1975, N 2, с. 7-34.
- Ценопопуляция растений (очерки популяционной биологии). - М.: Наука, 1988, 184 с.

Bradshaw A. D. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. - Adv. genet., 1965, 13, p. 115-155.

Cavalli-Sforza L. L., Feldman M. W. Cultural transmission and evolution: a quantitative approach. - Princeton: Princeton Univ. Press, 1981.

- Feldman M.W., Zhivotovsky L.A. Gene-culture coevolution: To- word a general theory of vertical transmission. - Proc. Nat. Acad. Sci. USA, 1992, 89, p. 1935-1938.
- Harper J.L. Population biology of plants. N.-Y.: Acad. Press, 1977, 892 p.
- Levin D.A., Kerster H.W. Gene flow in seed plants. Evol. Biol., 1992, 7, 892 p.
- Plantago: a multidisciplinary study (Kuiper P.J.C., Bos M. et al.). Berlin: Heidellerg Springer Verlag, 1992, 362 p.
- Schlichting C.D. The evolution of phenotypic plasticity in plants. Ann. Rev. Ecol. Syst., 1986, 17, p. 667-693.
- Stebbins G.L. Variation and evolution in plants. N.- Y.: Columbia Univ. Press. 1950, p.
- Van der Aart P.J.M. Demographic, genetic and ecophysiological variation in *Plantago major* and *P. lanceolata* in relation to vegetation type. In : The population structure of vegetation. Ed: J. White. Boston, Lancaster: Dordrecht, 1985, p. 441-462.