

ИСТОРИЯ НАУКИ

УДК 061.75

ШЕСТЬЕ СУКАЧЕВСКИЕ ЧТЕНИЯ

18 ноября 1987 г. в Москве состоялись очередные — шестые Сукачевские чтения, посвященные популяционным проблемам в биогеоценологии. Глубокие изменения, происшедшие в популяционной экологии в последние десятилетия, безусловно отражают расширение и укрепление контактов между науками, изучающими различные уровни и аспекты организации жизни в биосфере (особи, популяции, сообщества, биогеоценозы). Одним из перспективных направлений развития этих контактов является изучение популяций растений и животных как систем, взаимодействующих друг с другом в сообществах и биогеоценозе. Растительные и животные организмы, эволюционируя в разных направлениях и в то же время тесно взаимодействуя, обладают как общими, так и специфическими чертами на организменном и популяционном уровнях. Познание и анализ этих черт несомненно очень важны для дальнейшего развития теоретических концепций экологии.

Чтения были представлены тремя докладами, два из них посвящены популяционной жизни растений, один — популяциям животных.

В докладе чл.-кор. АН СССР И. А. Шилова «Принципы организации популяций у животных» было подчеркнуто, что популяция представляет собой биологическую систему надорганизменного уровня, обладающую специфическими функциями, структурой и комплексом механизмов, определяющих целостность и функциональную устойчивость системы на фоне динамичных условий ее существования. Рассматривая механизмы поддержания целостности популяций, следует иметь в виду их широкое биологическое значение: обеспечение популяционного гомеостаза лежит в основе поддержания устойчивого функционирования всего ряда взаимосвязанных биологических систем повышающейся интегрированности.

Основой устойчивого функционирования популяционных систем является их структурированность; в первую очередь — закономерное расположение особей и их группировок в пространстве (пространственная структура) и система взаимоотношений отдельных особей (этологическая структура). Пространственно-этологическая структура лежит в основе поддержания популяционного гомеостаза и постоянного осуществления общепопуляционных функций в условиях сложной и динамичной среды. При всем многообразии конкретных форм структуры можно схематично выделить два принципа ее построения. Один свойствен одиночно-семейным оседлым видам, интенсивно использующим ресурсы пространства, другой — видам, для которых характерен групповой кочующий образ жизни со слабой привязанностью к территории и экстенсивным ее использованием.

У животных с оседлым одиночно-семейным образом жизни принцип организации пространственной структуры популяций заключается в формировании системы индивидуальных участков обитания, используемых в течение длительного времени. Такой тип пространственной дифференциации особей обеспечивает рациональное использование ресурсов территории, долговременное пребывание на которой открывает ряд преимуществ, связанных с ее активным освоением. Большое значение имеет «знание» территории: в системе знакомых ориентиров обитатели участков быстро находят убежища от хищников и непогоды, что повышает вероятность выживания. Наиболее жесткая форма территориального поведения — активная защита участка, территориальная агрессия. Как правило, и тому есть экспериментальные подтверждения, территориальные схватки заканчиваются победой «хозяина», тогда как у «нарушителя», находящегося на незнакомой территории, доминирует ориентировочный рефлекс, легко перетекающий в бегство под влиянием агрессивных действий «хозяина».

Один из путей преодоления конкуренции — переход к кочующему образу жизни. Групповой образ жизни, при котором животные постоянно или периодически образуют стада или стаи, имеет свои биологические преимущества: более легкое обнаружение и добывание корма, раннее обнаружение хищников, возможность коллективной обороны и др. Элементарная единица популяции — это стадо (стая), имеющее собственную структуру как в виде закономерного расположения особей в пространстве, так и в форме взаимоотношений, обеспечивающих сохранение целостности группы при постоянных перемещениях ее в пространстве. В пределах рассматриваемого экологического типа животных пространственная и этологическая структура связаны в единое целое. Усложнение структуры стадных отношений открывает возможность более эффективного использования ресурсов среды на относительно небольшой территории, что

приводит к совмещению биологических выгод группового образа жизни с преимуществами обитания на хорошо освоенной территории.

Со структурой популяции связаны и циклы численности, характерные для многих видов животных. Причины циклических изменений численности многообразны — от прямого влияния факторов среды до сложных взаимодействий видов в биогеоценозах. Важно, что благодаря механизмам авторегуляции все эти воздействия трансформируются на уровне популяции в закономерные циклы, включающие не только динамику численности и плотности населения, но и адаптивные сдвиги в демографической структуре популяции, ее генетическом составе, интенсивности размножения.

Устойчивость популяций во времени и пространстве, их относительная самостоятельность и индивидуальность зависят от того, насколько структура и внутренние свойства популяции сохраняют свои приспособительные черты на фоне изменчивых условий жизни. Понимание принципов гомеостаза популяций как целостных биологических систем открывает широкие перспективы управления популяционными процессами в целях рационального использования биологических ресурсов, повышения продуктивности экономически важных видов, борьбы с вредителями, оздоровления природных очагов инфекций и т. д.

О взаимоотношении ценопопуляций растений в фитоценозах и их количественной оценке шла речь в докладе В. И. Василевича. Он отметил, что в настоящее время никто не может оспаривать, что внутри- и межвидовые отношения растений играют важную роль в определении состава, строения и количественных отношений между видами в большинстве растительных сообществ.

Сложность изучения взаимоотношений между растениями в естественных сообществах определяется рядом обстоятельств. Варьирование условий среды оказывает большое влияние на жизненность и обилие растений, как непосредственно, так и через изменение конкурентной способности видов. В пределах одного фитоценоза существует довольно значительное варьирование условий среды. В докладе была представлена концептуальная модель варьирования растительности, в которой объединены несколько компонент варьирования: общее, связанное с неоднородностью условий абиотической среды и случайное. Пока не существует методов выделения таких компонент, но это является одной из основных задач при исследовании растительности.

Докладчик подробно остановился на методах, позволяющих оценить количественно напряженность внутри- и межвидовых взаимоотношений у растений. Эти методы основываются на изменениях в фитоценозе, происходящих после снятия эдификатора, или на изменении веса и размеров растений в зависимости от расстояния между ними. Существующие методы изучения взаимоотношений между растениями можно подразделить на несколько групп, в каждой из которых должны быть свои методы количественной оценки напряженности отношений. Каждый из методов имеет свои сильные и слабые стороны и, соответственно, достоинства и ограничения в количественных оценках.

Прежде всего, необходимо рассматривать отдельно взаимоотношения между растениями естественных растительных сообществ и созданных в эксперименте. Результаты, полученные в естественных ценозах, вернее отражают обстановку, в которой виды произрастают длительное время. В естественных сообществах можно изучать взаимоотношения как экспериментальным путем, так и в ненарушенных сообществах, определяя взаимное расположение растений и изменение их веса и других показателей жизненности. Суть изучения взаимоотношений растений в искусственно созданных ценозах состоит в том, что возможно исследование одного или двух видов в заданных и выровненных условиях, а главное, вне влияния других видов.

Хорошо известно, что в результате конкуренции меняется не только масса растений, но происходит элиминация, т. е. сокращается численность ценопопуляции. Изменяется среднее расстояние между растениями и напряженность конкуренции. Изучение напряженности межвидовых отношений тесно связано с решением проблемы о степени различий экологических ниш разных видов растений, растущих в одном растительном сообществе.

В. И. Василевич отметил, что на интенсивность конкуренции между растениями оказывает влияние плотность распределения, соотношение численности видов и характер размещения растений по площади. В результате возникает большее число вариантов эксперимента, каждый из которых дает различающиеся показатели взаимоотношений одной и той же пары видов, а если учесть, что и экологические условия (удобрения, влажность и пр.) также влияют на напряженность конкуренции между видами, то становится ясным, что каждая оценка взаимоотношений в отдельном варианте — весьма относительная характеристика. Были предложены методы расчета суммарного воздействия внутри- и межвидовых отношений на распределение видов по площади фитоценоза и их жизненность.

В докладе Л. Б. Заугольной, Л. А. Жуковой и Н. И. Шориной был дан очерк современных представлений о популяционной жизни растений. В настоящее время популяционная биология растений привлекает к себе интересы широкого круга исследователей. Развитие этого раздела биологии интересно не только само по себе; оно способствует, с одной стороны, выявлению общебиологических закономерностей популяционного уровня, свойственных как растениям, так и животным, а с другой,

стимулирует совершенствование представлений о функциональной организации фитоценозов, как совокупностей популяций.

Главная цель популяционной биологии растений — установить закономерности популяционной жизни растительных видов в связи с процессами, определяющими строение и динамику фитоценозов. Популяционные исследования необходимы при решении прикладных задач по охране редких и исчезающих видов, организации мониторинга, реконструкции нарушенных сообществ, рациональному использованию хозяйственно важных растений и повышению продуктивности искусственных ценозов.

В настоящее время усилиями разных школ, как отечественных, так и зарубежных, убедительно показано, что популяции растений — сложные системы разновозрастных фенетически и генетически неоднородных особей, закономерно размещенных по площади ценоза.

Специфика растительных организмов накладывает отпечаток на структуру и динамику популяционных систем. Прикрепленность растений обуславливает относительно четкое разграничение популяционных единиц по территориальному признаку. Подавляющее большинство растений — автотрофные организмы, совокупность которых определяет первичную продуктивность и само существование биогеоценоза. Эти причины привели к тому, что элементарной единицей при изучении популяционной жизни растений оказалась ценопопуляция, или фитоценогическая ценопопуляция.

Для существования ценопопуляции первостепенное значение имеют такие показатели, как численность и плотность элементов, определяющие позицию вида в сообществе. Уровень плотности в ценопопуляции зависит от соотношения противоположно направленных процессов: рождаемости и смертности. В результате ограниченности ресурсов среды семенная продукция у растений выступает как альтернатива их вегетативного роста. Для количественной характеристики этих соотношений предложено понятие репродуктивного усилия, которое измеряется отношением массы репродуктивных органов к общей массе растения. Взаимосвязь вегетативной и репродуктивной массы достаточно сложна и в общем виде может быть выражена параболической кривой. Такая форма связи объясняется не только перераспределением ресурсов между органами, но и корреляциями формообразовательной деятельности меристем. Подвижность корреляций между вегетативным ростом и репродукцией весьма типична для растений и проявляется как в онтогенезе, так и под влиянием внешних условий.

Динамические процессы в ценопопуляциях определяются сочетанием экзо- и эндогенных факторов. В качестве одного из эндогенных факторов можно рассматривать развитие ценопопуляции от возникновения до полного отмирания. На определенном этапе развития ценопопуляции достигается равновесного состояния. Процессы одностороннего изменения ценопопуляций относятся к разряду сукцессий; параметром такой сукцессии может служить развитие ценопопуляции от инвазионного до регрессивного состояния. Обратимые изменения параметров ценопопуляций рассматриваются как флюктуации. Они свойственны всем видовым ценопопуляциям и проявляются в виде колебательных изменений плотности, возрастного спектра, мощности растений и продуктивности ценопопуляции. Флюктуации различаются по размаху варьирования признаков и периодичности.

Наряду с флюктуационным и сукцессионным типами динамики, выявляется промежуточный тип, который получил название циклической сукцессии, или волнообразно-флюктуационного. В этом случае в течение некоторого времени процесс развития ценопопуляции протекает однонаправленно, а затем повторяется новый цикл. Такой тип динамики наблюдается в популяциях ряда видов при условии локальных нарушений в ценозе в результате действия экологических, зоогенных и антропогенных факторов. Виды этого типа названы Т. А. Работновым (1984) экологическими и сукцессивными флюктуантами.

Достаточно часто динамические процессы в ценопопуляциях носят скрытый характер, т. е. динамика выражается в кругообороте поколений, а общая численность и возрастной спектр оказываются относительно стабильными.

Пространственное размещение элементов ценопопуляции направлено на достижение оптимальной плотности в условиях ценогической конкуренции. Пространственную структуру можно рассматривать как в горизонтальном, так и в вертикальном направлении. Вертикальная структура тесно связана с размерами и возрастным состоянием растений. В качестве элементов горизонтальной структуры можно рассматривать ценопопуляционные локусы (субпопуляции), которые представляют собой любые участки ценопопуляции, при этом степень дискретности локусов может быть различной.

Между элементами, составляющими популяцию у растений, существуют взаимодействия, связанные с обменом генетическим материалом и вещественно-энергетическим обменом. Выявление различных форм поливариантности развития у растений, наличие в одной ценопопуляции групп, отличающихся по набору признаков, исследование фенотипической и генетической структуры ценогических, локальных и географических популяций позволяет говорить о том, что специфика генетического обмена в ценопопуляциях может иметь существенное адаптивное значение. В процессе вещественно-энергетического обмена происходит распределение органических ресурсов между элементами ценопопуляции, что приводит к взаимозависимым изменениям различных популяционных показателей.

В результате таких внутривидовых связей осуществляется регуляция ценопопуляции как системы. Процессы регуляции в одновидовых сообществах растений связаны прежде всего с тем, что плотность популяции в условиях конкурентного взаимодействия способна изменять другие параметры этой системы. Плотность влияет на интенсивность роста растений и соотношение органов, распределение ассимилятов, идущих на образование разных органов растений, скорость развития растений и, соответственно, длительность жизни. Популяция в значительном диапазоне плотности сохраняет стабильность такого важного параметра, как биомасса, созданная за период роста. Регуляторные возможности популяций у растений проявляются в процессе их возрастного развития, который сопровождается увеличением размера растений, элиминацией наиболее слабых особей и общим снижением плотности.

Функциональная структура любой биологической системы включает связи не только внутрисистемные, но и определяющие взаимодействия системы с внешней средой. Для ценопопуляции такой средой оказывается обстановка эко- и биотопа, в совокупности характеризующая количественный уровень популяционных показателей.

Своеобразной интеграцией всех знаний о популяционной жизни растений можно считать представление о типах стратегии (поведения), как совокупности приспособлений вида, обеспечивающих ему возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующем ценозе. Тип стратегии видов важно знать для разработки методов реконструкции нарушенных ценозов, рациональной эксплуатации сообществ, репатриации редких видов растений.

Н. К. Остроумова

Институт биологии развития АН СССР
