

УДК581.15:582.47 (477)

ПОПУЛЯЦІЙНА БІОЛОГІЯ ДЕРЕВНИХ РОСЛИН: НАУКОВА ОСНОВА ЛІСОЗНАВСТВА Й ЛІСІВНИЦТВА

В. І. Парпан¹, Т. В. Парпан², М. М. Миленка¹

1 – Кафедра біології та екології, Прикарпатський національний університет імені Василя Стефаника

2 – Український науково-дослідний інститут гірського лісівництва імені П. С. Пастернака

На основі аналізу літературних даних і результатів власних досліджень розглянуті основні популяційні підходи у лісовій геоботаніці – популяційно-генетичний і популяційно-екологічний. Доведено, що їх прикладне впровадження є передумовою і фундаментальною основою нового конструктивного лісознавства і оптимізації лісівництва майбутнього.

Ключові слова: популяційна біологія, екологія популяцій, деревні рослини, лісознавство.

Parpan V. I., Parpan T. V., Mylenka M. M. Population biology of woody plants: scientific basis of forestry and syviculture. *Based on the analysis of literature data and results of own research the main population approaches in forest geobotanics: population-genetic and population-ecological are considered. There are proved, that practical implementation of this approaches is the basis of a new constructive forestry and optimization of silviculture in the future.*

Keywords: population biology, population ecology, woody plants, forestry.

Вступ

За сучасних умов популяційну біологію деревних рослин розуміють як науку про взаємозв'язки генетичних, екологічних і географічних закономірностей структури, функцій, динаміки і мікроеволюції популяцій [28; 35; 40; 41].

Для реалізації еколого-популяційних принципів у лісознавстві на зміну традиційному таксаційному (лісосировинному) аналізу деревостанів повинно прийти біологічне розуміння, вивчення генетичної сукупності особин лісоутворюючих видів-едифікаторів, які заселяють екотоп і включають дерева різних поколінь, а також підріст, сходи, насіння та пилок.

Виятковою гетерогенністю, мозаїчністю всіх ландшафтно-екотопічних чинників існування і розвитку лісових екосистем відрізняються гірські умови Українських Карпат, де лісовий покрив формують популяції домінуючих деревних видів: ялини європейської, ялиці білої, сосни звичайної, бука лісового та дуба звичайного і скельного. Вони утворюють ієрархічно підпорядковані популяції: географічні, едафічні, елементарні, мегапопуляції, мікропопуляції та інші [22; 23].

Незважаючи на таку очевидність проблеми, засади популяційної біології у сучасному гірському лісознавстві та лісівництві не враховуються. Це обумовлено тим, що немає впорядкованості базових популяційних понять, які визначають об'єкт, завдання і методи у лісовій популяційній біології.

Результати та їх обговорення

В лісовій геоботаніці популяційний принцип розглядають у двох аспектах: популяційно-генетичному і популяційно-екологічному, які базуються на концепціях біологічної ієрархії та біологічної різноманітності, що забезпечують цілісність і стійке функціонування популяцій у конкретних екотопах.

Популяційно-генетичний принцип у лісознавстві сформульований відносно недавно [11; 14; 15; 24; 27]. Суть його полягає у підтримці достатньо високого рівня генетичної мінливості в популяціях лісоутворюючих видів шляхом збереження природних лісів, а продуктивність популяцій, їх стійкість і самовідновлення пов'язані з рівнем генетичного різноманіття, поліморфізмом і гетерозиготністю видів [2].

Пізнання популяційно-генетичної структури деревних видів є одним із ключових проблем сучасної біології. Основною складовою є встановлення меж і обсягу природних популяцій, особливо в безперервному ареалі виду, де прослідковується клінальна мінливість природних факторів [28; 29]. Щодо обсягу, границь та критеріїв виділення популяцій деревних видів немає єдиної думки. Одні автори вважають, що обсяг елементарних локальних популяцій не перевищує 1,5-3,0 га [42], інші – що популяції займають сотні гектарів [20] із загальною чисельністю репродуктивних видів близько 10 тис. особин [15]. Є думка, що локальна популяція поширюється в межах типів лісу [24], або об'єднує однорідну групу корінних типів, які формуються у відповідних типах лісорослинних умов [32].

З позицій синтетичної теорії еволюції сучасні принципи популяційно-генетичного підходу включають систему оригінальних індексів імовірного міжпопуляційного схрещення, фенологічну складову, дистанційні гірсько-механічні й інтегральні ізоляції, метод градієнтів генетичної і фенотипічної дистанцій [21; 28; 30], які застосовуються у популяційній біології при генетичному підході.

У сучасних популяційно-генетичних дослідженнях застосовується аналіз фенологічної ізоляції суміжних популяцій (на суходолі і верхових болотах), інтегральної ізоляції в басейнах рік, на гірських схилах при різній висоті місцезростання [3; 12; 19; 26], а також генетичні дистанції H_{ei} та їх градієнти [43] (табл. 1).

Таблиця 1. Середня генетична дистанція H_{ei} * між популяціями *Pinus sylvestris* суміжних річкових басейнів [28].

Водозбірний басейн ріки	Генетична дистанція ($M \pm m$)	
	DN72	DN78
Свіча	0,026 \pm 0,004 (група популяцій)	0,021 \pm 0,005
Лімниця	0,037 \pm 0,006 (географічна раса)	0,032 \pm 0,005
Бистриця Надвірнянська	0,025 \pm 0,001 (група популяцій)	0,021 \pm 0,001
Прут	0,029 \pm 0,004 (географічна раса)	0,021 \pm 0,005

* - за шкалою популяційно-генетичних внутрішньовидових таксономічних рангів сосни звичайної (по незміщеній генетичній дистанції): 0 – 0,008 – субпопуляція; 0,008 – 0,016 - локальна популяція; 0,016 – 0,025 - група популяцій; 0,025 – 0,050 – географічна раса; більше 0,050 – підвид; більше 0,100 – вид [43].

Як фенотипові маркери внутрішньовидової структури популяцій часто використовують популяційно-генетичні морфологічні ознаки генеративних і вегетативних органів [17].

Популяційно-екологічний принцип в сучасних геоботанічних дослідженнях є основним, оскільки популяційна екологія – це науковий напрямок, що досліджує закономірності взаємозв'язків між організмами певного виду та оточуючим середовищем, у результаті чого відбувається формування біосистем (популяцій) здатних до самовідновлення і розвитку [4]. Суть популяційної екології полягає в дослідженні особливостей процесів розмноження та смертності, їх життєвості, характеру онтогенезу, способу підтримки, стійкості, типу стратегій через вплив екологічних факторів, що дозволяє оцінити перспективу майбутнього популяцій і розробити заходи, скеровані на їх збереження.

Головним об'єктом у популяційно-екологічному підході є “ценопопуляція” – частина локальної популяції виду, яка функціонує у межах одного фітоценозу [7; 10; 25; 36] і характеризується відносною однорідністю генофонду і фенотипічних характеристик. Основою такого підходу є теорія онтогенезу виду з поділом на періоди і вікові стани, описана московською [1; 6; 33; 34; 39] та львівською школами [5; 8; 13; 37]. Стосовно деревних видів проведений аналіз вікових станів у ясеня звичайного [6], клена гостролистого [1], липи дрібнолистої [39], сосни звичайної [30], бука європейського [18], ялини тьяншанської [9], сосни гірської [31] та інших.

Необхідно відзначити, що при популяційно-екологічних дослідженнях вичленити вклад окремих екологічних факторів складно. Тому необхідним етапом таких досліджень є розробка пропозицій щодо класифікації екоотопів як основи популяційно-екологічного принципу. На нашу думку, методичною основою для такої класифікації може бути лісівничо-екологічний підхід, за яким виділено лісорослинні умови, тип лісу і тип деревостану (рис. 1).

Трофотопи і гіротопи в межах типів лісорослинних умов і типів лісу є макроекотопами. Мікроекотопами виступає тип ґрунтового субстрату у відповідних типах лісового біогеоценозу, який визначає напрямок самовідновлення ценопопуляцій головних і супутніх видів у фітоценозі.

Практичні аспекти популяційної біології у лісівництві та лісовому господарстві. Найбільш масштабний вплив на генетичну структуру лісів Карпат мають рубки та різні способи лісовідновлення. Зміна лісового покриву за останні 200 років охопила всі лісові формації Карпат [16] і змінила видову та вікову структуру ценопопуляцій (табл. 2).

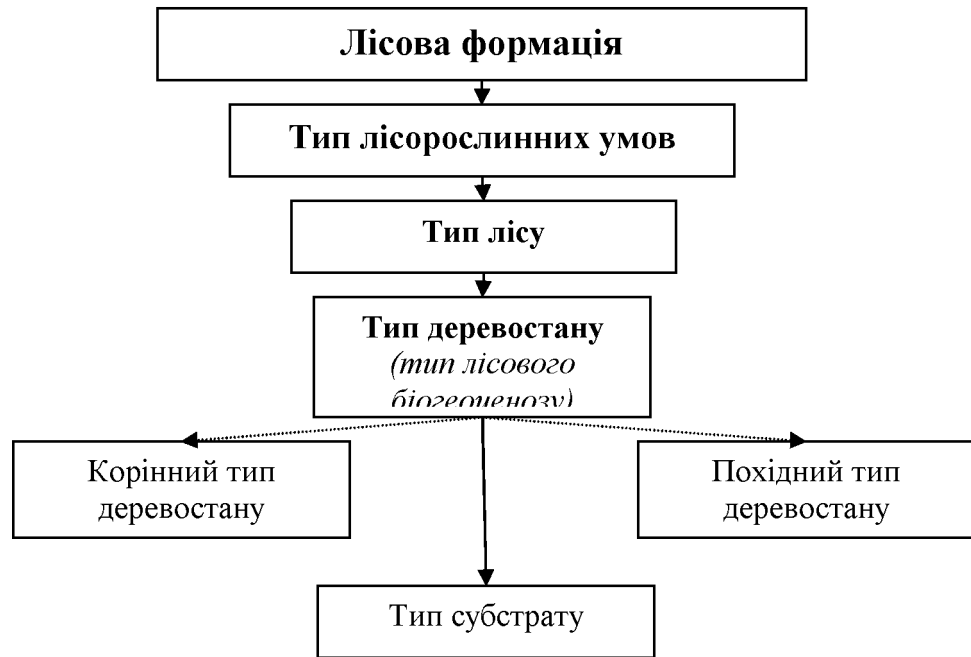


Рис. 1. Синтаксони лісівничо-екологічної класифікації для популяційно-екологічних досліджень.

Сучасна вікова структура за таксаційними класами віку представлена переважно молодняками, середньовіковими, пристигаючими і стиглими деревостанами, які присутні майже на 90% площі. Перестійні природні ліси, як осередки генофонду, займають площу біля 10%. З позицій популяційної біології вони не оцінені, хоча їх частка включена в генетичні резервати, які мають бути об'єктами популяційного насінництва. Природні пралісові екосистеми, які представлені повночленними популяціями є об'єктами ценопопуляційних досліджень, скерованих на вивчення структурної організації в умовах глобальних і регіональних змін клімату. В господарських лісах ценопопуляційний аналіз є основою пізнання особливостей відтворення популяцій і їх динаміки в конкретних типах лісу з врахуванням макро- та мікроекоотопів [17].

Таблиця 2. Трансформація лісового покриву Українських Карпат, тис.га / %.

Формація	Площа формації	Переважуючі деревні види					
		Дуб черешчатий	Дуб скельний	Бук європейський	Ялиця біла	Ялина європейська	Інші види
Дуба черешчатого	129,3	88,1	1,2	3,3	1,5	4,0	31,2
	100,0	68,1	0,9	2,6	1,2	3,1	24,1
Дуба скельного	25,8	5,8	9,4	7,6	-	0,1	2,9
	100,0	22,5	36,4	29,5		0,4	11,2
Бука європейського	508,1	19,1	5,7	401,8	7,9	57,3	16,3
	100,0	3,8	1,1	79,1	1,5	11,3	3,2
Ялиці білої	258,5	7,3	0,2	48,9	81,3	100,4	20,4
	100,0	2,8	0,1	18,9	31,5	38,9	7,9
Ялини європейської	376,4	-	-	9,2	3,3	359,6	4,3
	100,0			2,5	0,9	95,5	1,1
Загальна площа	1298,1	120,3	16,5	470,8	94,0	521,4	75,1
	100,0	9,3	1,3	36,2	7,2	40,2	5,8

Відповідно до структурної організації в повночленних популяціях необхідно проводити систему вибіркового рубок. При застосуванні рівномірно та нерівномірно поступових рубок спосіб лісовідновлення має бути природний.

Понятійний апарат і система методів ценопопуляційного підходу дозволили пояснити і кількісно описати структурні організації дубових [33] і букових лісів [38], окреслити напрямки їх динаміки, раціонального використання, відтворення та охорони.

Висновки

В сучасному лісознавстві крім лісотипологічного необхідно використовувати методи кількісної популяційної біології (популяційно-генетичний та популяційно-екологічний принципи). За популяційно-генетичного аналізу необхідно визначити границі і розмір популяції через обмін генетичним матеріалом. При популяційно-екологічному підході необхідно аналізувати просторову й вікову структуру ценопопуляцій деревних рослин, а також їх життєвість як в природних, так і в антропогенно змінених біогеоценозах.

Література

1. Вахромеева М.Г. Морфологическая характеристика возрастных состояний остролистого клена / М.Г. Вахромеева // Вестник МГУ. – 1975. – № 6. – С. 116-119.
2. Грант В. Эволюционный процесс: критический обзор эволюционной теории / В. Грант. – М.: Мир, 1991. – 488 с.
3. Гут Р.Т. Морфогенетична мінливість та біохімічні механізми стійкості сосни звичайної у ценопопуляціях заходу України: автореф. дис. на здобуття наук ступеня докт. с/г наук : спец. 06.03.03 «Лісознавство і лісівництво» / Р.Т. Гут – Львів, 2010. – 40 с.
4. Дідух Я.П. Популяційна екологія / Я.П. Дідух. – Київ: Фітосоціоцентр, 1998. – 192 с.
5. Жилияев Г.Г. Жизнеспособность популяций растений / Г.Г. Жилияев. – Львов, ДПМ НАНУ, 2005. – 304 с.
6. Заугольнова Л.Б. Онтогенез и возрастные спектры популяции ясеня обыкновенного в фитоценозах лесостепной зоны: автореф. дисс. канд. биол. наук / Л.Б. Заугольнова – М., 1968. – 21 с.
7. Злобин Ю.А. Принципы и методы изучения ценологических популяций растений / Ю.А. Злобин. – Изд-во Казан. ун-та, 1989. – 146 с.
8. Кияк В.Г. Малі популяції рідкісних видів рослин високогір'я Українських Карпат: структура, стратегія і життєздатність: автореф. дис. на здобуття наук ступеня докт. биол. наук : спец. 03.00.16 «Екологія» / В.Г. Кияк – Львів, 2009. – 41 с.
9. Кожевникова Н.Д. Биология и экология тьянь-шаньской ели / Н.Д. Кожевников – Фрунзе: Ильм, 1982. – 238 с.
10. Корчагин А.А. Видовой (флорестический) состав растительных сообществ и методы его изучения / А.А. Корчагин // Полевая геоботаника. - 1964 - Т. 3. – М. – Л. – С. 39-131.
11. Коршиков І. Аналіз популяційно-генетичної мінливості п'яти видів хвойних Українських Карпат / І. Коршиков, Я. Пірко, Н. Пірко, С. Приваліхін // Вісник Львів. нац. ун-ту. Серія біологічна. – 2004. – Вип. 36. – С. 108 - 115.
12. Криницький Г.Т. Морфофизиологические основы селекции древесных растений: автореф. дисс. на соискание ученой степени докт. биол. наук / Г.Т. Криницький – Київ, 1993. – 52 с.
13. Малиновський К.А. Популяційна біологія рослин: її цілі, завдання і методи / К.А. Малиновський // Український ботанічний журнал. – 1986. – Т. 43, №4. – С. 5 - 12.
14. Мамаев С.А. Проблемы лесоведения и лесной экологии / С.А. Мамаев, С.Н. Санников // Принципы современной лесной экологии. – 1992. - М. - С. 34 - 35.
15. Мамаев С.А. О популяционном подходе в лесоводстве / С.А. Мамаев, Л.Ф. Семериков, А.К. Махнаев // Лесоведение. – 1988. – № 1. – С. 3 - 9.
16. Парпан В.И. Лесной фонд / В.И. Парпан // Украинские Карпаты. Природа. – К.: Наукова думка, 1988. – С. 94 - 99.
17. Парпан В.И. / Структура, динамика, экологические основы рационального использования буковых лесов Карпатского региона Украины : автореф. дисс. на соискание ученой степени доктора биол. наук : спец. 03.00.16 «Экология» / В.И. Парпан – Днепропетровск, 1994. – 41 с.
18. Парпан В.И. Возрастные состояния в онтогенезе бука европейского / В.И. Парпан, Чистякова А.А. // Лесоводство и агролесомелиорация. – 1990. – Вып. 80. – К.: Урожай. – С. 23 - 24.
19. Парпан Т.В. Біоекологічні особливості ялиці білої (*Abies alba* Mill.) в лісових біогеоценозах Передкарпаття (генеза, відновлення, прогноз) : автореф. дис. на здобуття наук ступеня канд. біол. наук : спец. 03.00.16 «Екологія» / Т.В. Парпан – Дніпропетровськ, 2004. – 22 с.
20. Петров С.А. О минимальной численности деревьев в охраняемых популяциях / С.А. Петров // Лесоведение. – 1989. – № 6. – С. 338 - 345.
21. Петрова И.В. Изоляция и дифференциация популяций сосны обыкновенной / И.В. Петрова, С.Н. Санников. – Екатеринбург: УрО РАН, 1996 – 159 с.

22. Подгорный Ю.К. Ландшафтный метод идентификации популяционных систем растений в горных условиях / Ю.К. Подгорный // Экология популяций. – 1988. – Ч. 1. – М., – 456 с.
23. Подгорный Ю.К. Методические рекомендации по выделению природных популяций растений в горных условиях / Ю.К. Подгорный – Ялта, 1988. – 24 с.
24. Правдин Л.Ф. Сосна обыкновенная. Изменчивость, внутривидовая систематика и селекция / Л.Ф. Правдин. – М., 1964. – 191 с.
25. Работнов Т.А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах / Т.А. Работнов // Тр. ботан. инст. АН СССР, Сер. 3. Геоботаника. – Вып. 6. 1950. – С. 7 – 204.
26. Санников С.Н. Полиморфизм и дифференциация популяций *Pinus sylvestris* в Украинских Карпатах / С.Н. Санников, И.В. Петрова, Т.В. Филиппова, Н.С. Санникова, Парпан Т.В. и др. // Вісник Дніпропетровського університету. Біологія. Екологія. – 2011. – Вип. 19, Т. 1. – С. 101 – 112.
27. Санников С.Н. Очерки по теории лесной популяционной биологии / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Петрова. – Екатеринбург: УрО РАН, 2012. – 270 с.
28. Санников С.Н. Изоляция и типы границ популяций сосны обыкновенной / С.Н. Санников // Экология. – 1993. – № 2. – С. 4 -11.
29. Санников С.Н. Популяционно-экологический подход к изучению естественного лесовосстановления / С.Н. Санников, В.И. Парпан // Проблемы лесоведения и лесной экологии. – 1990. – М., – С. 57 - 59.
30. Санников С.Н. Популяционная структура сосны обыкновенной в Зауралье / С.Н. Санников, Н.С. Санникова, И.В. Гришина // Лесоведение. – 1976. – № 1. – С. 76 - 81.
31. Сварник Н.И. Структура популяции растений в сообществах сосны горной в Черногоры (Карпаты): автореф. На соискание дисс. канд. биол. наук : спец. 03.00.16 «Экология» / Н.И. Сварник – Днепропетровск, 1988. – 16с.
32. Семериков Л.Ф. Изменчивость дуба черешчатого (*Quercus robur* L.) на восточной границе ареала / Л.Ф. Семериков // Экология. – 1976. – № 5. - С. 13 - 21.
33. Смирнова О.В. Методические рекомендации по воспроизводству разновозрастных широколиственных лесов европейской части СССР (на основе популяционного анализа) / О.В. Смирнова, Р.В. Попадюк, В.И. Парпан и др. – М.: ВАСХНИЛ, 1989. – 19 с.
34. Смирнова О.В. Ценопопуляционный анализ и прогнозы развития дубово-грабовых лесов Украины / О.В. Смирнова, А.А. Чистякова, Т.И. Дробышева // Журн. общей биол. – 1987. – Вып. 48, № 2. – С. 200-212.
35. Тимофеев-Ресовский Н.В. Очерк-учения о популяции / Н.В. Тимофеев-Ресовский, А.В. Яблоков, Н.В. Глотов. - М.: Наука, 1973. – 278 с.
36. Уранов А.А. Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов / А.А. Уранов // Биол. науки. – 1975. – № 2. – С. 7 -34.
37. Царик Й.В. Ценопопуляционная структура высокогорных сообществ Карпат: автореф. дисс. на соискание науч. степени д-ра. биол. наук: спец. 03.00.16 «Экология» / Й.В. Царик. – Днепропетровск, 1991. – 45 с.
38. Чистякова А.А. Популяционная структура буковых лесов Карпат и возможности ее оптимизации / А.А. Чистякова, В.И. Парпан // Экология популяций. – М.: Наука, 1991. – С. 198 - 213.
39. Чистякова А.А. Большой жизненный цикл *Tillia cordata* L. / А.А. Чистякова // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1979. – Вып. 24, № 1. – С. 85 - 98.
40. Шварц С.С. Экологические закономерности эволюции / С.С. Шварц. - М.: Наука, 1980. – 280 с.
41. Яблоков А.В. Популяционная биология / А.В. Яблоков. – М.: Высш. шк., 1987. – 303 с.
42. Harper J.L. Population biology of plants. / J.L. Harper. - L. etc.: Acad. Press, 1977. – 892 p.
43. Nei M. Estimation of average heterozygosity and genetic distance from a small number of individuals / M. Nei // Genetics. – 1978. – Vol. 89. – P. 583 – 590.

Стаття поступила в редакцію 10.11.2012. Стаття прийнята до друку 05.12.2012.

Парпан В. І. – доктор біологічних наук, професор, зав. кафедрою біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.

Парпан Т. В. – кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник лабораторії екології та захисту лісу Українського науково-дослідного інституту гірського лісівництва імені П. С. Пастернака.

Миленька М. М. – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та екології Прикарпатського національного університету імені Василя Стефаника.