

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФГАОУ ВПО
КАЗАНСКИЙ ФЕДЕРАЛЬНЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
Биолого-почвенный факультет
Кафедра биоэкологии
Гарифуллина Диана Марселевна

**ИЗУЧЕНИЕ ПОЛОВОЙ СТРУКТУРЫ ПОПУЛЯЦИЙ ТОПОЛЯ
БАЛЬЗАМИЧЕСКОГО (*Populus balsamifera* L.)**

Выпускная квалификационная работа

Работа завершена

_____ 2012 г.

Д.М. Гарифуллина

Рекомендуется к защите:

Научный руководитель,

доцент, к.б.н.

_____ 2012 г.

К.К. Ибрагимова

Допускается к защите:

Заведующий кафедрой,

профессор

_____ 2012 г.

И.И. Рахимов

Казань – 2012

Оглавление

Введение	4
Глава 1. Литературный обзор (тополь бальзамический, его биологические и экологические особенности, ареал обитания и т. д.).....	6
1.1 Таксономия и естественное распространение.....	6
1.2 Эволюция и история миграция.....	9
1.3 Естественное распространение.....	9
1.4 Ботаническое описание.....	10
1.5 Гибридизация.....	13
1.6 Местообитание.....	14
1.7 Применение.....	17
Глава 2. Изучение популяций древесных растений.....	19
Глава 3. Половая структура популяций, ее изучение у растений и животных.....	23
Глава 4. Исследования половой структуры популяций тополя бальзамического в г. Казани и прилегающих районах.....	39
Выводы	45
Список использованной литературы	46

ВВЕДЕНИЕ

Популяционная экология, раздел экологии, изучающий популяцию как элементарную форму существования вида. Основной предмет популяционной экологии — исследование структуры популяции и её динамики, полового и возрастного состава популяции животных, определяющих её плодовитость и характер размножения, что служит приспособлением к условиям существования, т.к. обеспечивает темпы воспроизведения соответственно смертности особей. Колебания интенсивности размножения определяют плотность популяции, а также динамику численности животных, волны жизни и т.д. Основателями популяционной биологии растений справедливо считают отечественных ученых Т. А. Работнова (1904-2000) и А. А. Уранова (1901-1974).

В настоящее время популяционный метод исследований в ботанике и экологии завоевывает все большее признание, так как он базируется не только на визуальных методах, но и учитывает большое количество разнообразных показателей, характеризующих развитие вида в условиях конкретного сообщества. (Гиляров А. М., 1990)

Ценотическая популяция растений (фитоценопопуляция) – это совокупность особей одного вида в составе (в границах) одного растительного сообщества (фитоценоза). Ценопопуляция как любая система находится в развитии.

Ценопопуляционные исследования в целом не только вносят вклад в теоретическую экологию, ботанику, демэкологию и физиологию растений, но также имеют и практическую направленность. Они являются биологической основой для разработки способов рационального использования естественных растительных ресурсов и их охраны, выявления возможностей восстановления растительного покрова на нарушенных землях, изучения возможностей интродукции видов, определения адаптационных характеристик редких растений к факторам среды в

природных условиях и при их интродукции, определения диагностических признаков дикорастущих видов на начальных этапах онтогенеза для упрощенного их определения при проведении флористических и фитоценологических исследований и т. д. (Е. Л. Любарский, 1976)

В настоящее время популяционные исследования становятся незаменимыми при решении практических задач охраны редких и хозяйственно ценных видов растений, а также при рациональном использовании и восстановлении естественных и создании искусственных сообществ. Именно знание биологии видов и структуры их популяции является основой, с помощью которой можно прогнозировать как дальнейшее развитие популяции, так и реакцию растений на неблагоприятные воздействия среды обитания. (Пушкарь В.С., Майоров И.С., редактор: Александрова Л.И., 1994)

Работа посвящена широко распространенному в г. Казани растению - тополю бальзамическому (*Populus balsamifera* L.).

Половая структура популяции двудомных растений, являясь важной характеристикой репродуктивного статуса, заслуживает детального изучения.

Целью исследования является на примере демографической (половой) структуры ценопопуляций тополя бальзамического показать возможности адаптации вида к конкретным условиям обитания.

Для реализации этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Изучить литературный материал по исследуемому виду (распространение, экологические, биологические особенности и т. д.).
2. Выяснить значение половой структуры популяций видов растений и животных для сохранения и выживания видов в экосистемах.
3. Изучить состояние половой структуры популяций тополя бальзамического в пределах г. Казани и прилегающих районов.

ГЛАВА 1

Литературный обзор

1.1. Таксономия и естественное распространение

Тополь бальзамический относится к домену эукариот, к царству растения, к отделу цветковые, к классу двудольные, к порядку мальпигиецветные, к семейству ивовые, к роду тополя. Международное научное название тополя бальзамического - *Populus balsamifera* L. (<http://www.botsad.ru>)

Род традиционно подразделяется на таксономические группы. Широко признаются пять секций: *Turanga*, *Leucoides*, *Aigeiros*, *Tacamahaca* и *Populus*.

Разногласия по вопросам классификации видов тополя не прекращаются до сих пор. Широкое распространение многих видов тополя, частая интрогрессивная гибридизация, длительная история культивации и легкость вегетативного размножения привели к большой путанице в номенклатуре тополя из-за многочисленности синонимов, а также того, что видами часто назывались гибриды и культивируемые разновидности. Таким образом, в зависимости от источника, число видов, входящих в род, колеблется от 20 до 80. Классификация, предложенная Eckenwalder (1996) в его недавних публикациях, признает 29 видов.

Секция *Turanga*

Три вида этой секции происходят из Северо-восточной Африки и Азии. Наиболее значимым является *P. euphratica*, который, несмотря на отсутствие его широкой культивации в прошлом, способен расти на бедных почвах, переносить жару и соленость почвы. В настоящий момент он является ключевым видом, используемым в борьбе против опустынивания в Северном Китае (Wang, 1996).

Секция *Leucoides Spach* – Крупнолистные тополя

Несмотря на то, что ни один представитель этой секции не происходит из Канады, тополь разнолиственный (*P. heterophylla*) является вторым наиболее распространенным видом, обитающим на влажных участках в центральных или восточных районах Соединенных Штатов. Другие представители этой секции *L. lasiocarpa* и *P. glauca* происходят из умеренных областей Китая.

Секция *Tacamahaca Spach* – Тополя бальзамические

Северо-американскими представителями этой секции, как в Канаде, так и в Соединенных Штатах, являются тополь бальзамический – *P. balsamifera*, тополь волосистоплодный – *P. trichocarpa* и тополь узколистный – *P. angustifolia*. Эта секция включает в себя наиболее часто используемый для посадок тополь Симона – *P. Simonii* из Восточной Азии. К другим значимым представителям из Азии относятся *P. laurifolia* и *P. suaveolens*.

Секция *Aigeiros Duby* – Тополя трехгранные и тополя черные

Эта секция включает в себя “настоящие” виды тополя (термин, который также относится и к *Tacamahaca*). В Северной Америке эта секция представлена тополем канадским – *P. Deltoides spp. deltoides* и тополем равнинным - *P. deltoides ssp. monilifera*, встречающимся как в Канаде, так и в Соединенных Штатах, а также тополем Фремонта (*P. fremontii*) и тополем *Rio Grande* (*P. deltoides ssp. wislizeni*), как второстепенными видами на юго-западе Соединенных Штатов. Важными видами являются осокорь - (*P. nigra*), который происходит из Северной Африки, Центральной и Западной Европы, и культивируемая разновидность, известная как тополь Ломбарди - *P. nigra cv 'Italica'*, часто высаживаемый в Северной Америке.

Секция *Populus L.* (син. *Leuce Duby*) - Осины

Эта секция подразделяется на две подсекции, *Albidae* и *Trepidae*, в которые входят белый тополь и осина, соответственно. Оба североамериканских представителя этой секции: осина американская - *P. tremuloides* и тополь крупнозубчатый - *P. grandidentata*, относятся к подсекции *Trepidae*. *P. tremula* является важным и сильно изменчивым европейским видом, в то время как *P. sieboldi* признается видом из Японии. Тем не менее, в настоящее время осины по всей Евразии считаются расами одного, высокополиморфного вида *viz. P. Tremula*. Ни один вид тополя не является коренным для Северной Америки. Белый тополь - *P. Alba* был одним из первых видов, завезенных из Европы.

Имеются сообщения о естественной гибридизации почти между всеми симпатрическими, интродуцированными и коренными видами тополя, как в Северной Америке, так и в Европе. Естественная гибридизация обычно имеет место между видами одной секции в ограниченной степени, поэтому происходит наложение родительских видов, хотя встречаются и межсекционные гибриды. Виды различных секций, хотя и в значительной степени симпатрических, экологически изолированы друг от друга, так что гибридизация происходит в больших географических областях, но в пределах относительно узкого экологического ареала скрещивания. Сложные гибридные популяции могут также образовываться там, где симпатрическими являются три или более вида.

1.2. Эволюция и история миграции

Имеется давнее предположение о том, что *Populus* являются одними из наиболее древних покрытосеменных растений, которые появились в Китае и Японии во время триасового периода. Однако, по данным анализа древних окаменелостей в настоящее время они причисляются к другим таксономическим группам. В то время, как их ближайший родственник из сем. *Flacourtiacea* произрастает в тропической Азии, анализ окаменелостей указывает на то, что род *Populus* сформировался в тропиках Северной

Америки в позднем Палеоцене, около 58 миллионов лет назад. Первобытные окаменевшие листья сильно напоминают современную *P. mexicana* из секции *Abaso*. В позднем Эоцене появились первые евро-азиатские родственники из других секций, где представители *Turanga* были распространены в Старом Свете, а прародители секции *Leucoides* - в умеренной зоне. Во время Олигоцена появились предки *Tacamahaca* и *Aigeiros*, которые не образовывали четких секций до наступления Миоцена, в период которого также появились представители секции *Populus*.

1.3 Естественное распространение

Род *Populus* широко распространен по всему Северному полушарию, как в умеренных, так и субтропических зонах. Представители видов встречаются от Аляски и юга Лабрадора до Северной Мексики, а также в Европе, Северной Африке, Гималаях, Китае и Японии. Распространение некоторых видов очень широко. Например, в Северной Америке наиболее распространен *T. tremuloides*, ареал которого доходит до 110° западной долготы и 47° северной широты, он также является вторым наиболее распространенным видом в мире.

Всего существует пять видов бальзамических тополей. Таласский тополь растёт в горах Средней Азии (кроме Туркмении). Тополь лавролистный - на Алтае и в Саянах. Тополь душистый - обитатель сибирских лесов в Восточной Сибири, от Прибайкалья до Чукотки и Камчатки. Очень похож на него тополь корейский из Приамурья и Приморья. Только на Сахалине и в Приамурье встречается тополь Максимовича.

Собственно бальзамический тополь родом из Северной Америки, где разные виды тополей образуют целые леса, совместно с другими породами лиственных и хвойных деревьев. Произрастает от Лабрадора до Чукотки, от Новой Англии до Северной Дакоты и в Скалистых горах. Он часто встречается вдоль рек в прериях северо-запада Канады и является самым

крупным деревом американской Субарктики. (Консенсусный документ по биологии тополя *Populus L.*, 2000).

В России в диком виде встречается только на востоке Чукотки (реки Песцовая, Чегитунь), где растёт в виде маленьких кустарничков. Внесён в Красную Книгу Чукотки.

Произрастает вдоль рек и горных речек, в аллювиальных долинах, по отмелям и по береговым склонам. Быстрый рост тополей (до 1,5 м за сезон) продолжается до 40—60 лет, после чего замедляется. Некоторые виды доживают до 120—150 лет, но обычно растения рано поражаются различными грибковыми заболеваниями. В основном тополя живут до 60-80 лет.

1.4 Ботаническое описание

Дерево высотой до 30 м, при диаметре ствола до 4—5 м. Крона раскидистая, широко-яйцевидная. Кора гладкая, серая; у старых деревьев внизу ствола тёмно-серая, трещиноватая. Побеги цилиндрические или слегка угловатые, бурые, голые.

Почки яйцевидно-конические, крупные, длиной 12-15 мм, конечные — 18-23 мм, зеленоватые, клейкие, ароматные. Боковые почки конусовидные, прижатые, несколько отклонённые вбок, очень клейкие, липкие и ароматичные. Сердцевина желтоватая, рыхлая; древесина зеленоватая. Листовой рубец сравнительно крупный, с 3 хорошо заметными листовыми следами.

Листья яйцевидно-ланцетные, яйцевидные или эллиптические, длиной 5—12 см, шириной 2,5—7,5 см, при основании закруглённые, постепенно к верхушке суженные, мелкопильчато-зубчатые, молодом возрасте клейкие и опушённые, позже голые и гладкие, сверху блестящие, тёмно-зелёные, снизу беловатые. В период распускания молодые клейкие листья очень ароматны из-за большого содержания в них

смолы. Черешки довольно длинные, цилиндрические, в молодости опушённые, затем голые.

Большинство тополей начинают цвести в возрасте 10 - 15 лет.

Плод — почти овальная или яйцевидная, заострённая, светло-бурая, двустворчатая коробочка длиной 6-9 мм. Плодоношение в июне—июле.

Цветки в виде сережек образуются в начале весны, в апреле, мае, перед распусканием вегетативных почек. Длина полностью сформировавшихся мужских и женских сережек составляет 10-15 см. Женские цветки имеют от двух до четырех шляпкообразных или у-образных пестиков, а мужские – 30-80 тычинок, рыльца светло-красные. Каждая сережка имеет несколько десятков одноклеточных капсул, в которых содержится от 10 до 30 семян. Прицветники округлые, гладкие, бахромчатые.

За несколько дней до раскрытия женских цветков происходит созревание и выброс пыльцы мужскими цветками, что обеспечивает ее наличие в воздухе к моменту, когда женские цветки становятся восприимчивыми к ней. Пыльца прорастает в течение первых нескольких часов после опыления.

Оплодотворение происходит через несколько дней и, как правило, завершается в течение двух недель. Развитие семян происходит быстро, и к середине лета до полного развития листьев у большинства видов происходит их рассеивание.

Передача генов и значительное генетическое разнообразие тополя определяется двумя факторами. Во-первых, большинство видов являются двудомными, и по этой причине всегда происходит их перекрестное опыление. Во-вторых, длинные белые волоски, покрывающие семена, способствуют их переносу ветром на большие расстояния, что приводит к высокому уровню миграции.

Тополь бальзамический ежегодно дает большие урожаи семян. Представители секции *Populus* приносят семена каждый год, но большие урожаи бывают один раз в 3-5 лет. Тополь является плодовитым растением.

В среднем, по оценкам, обычный экземпляр *P. Deltoides* высотой 12 м приносит за сезон почти 28 миллионов семян, а *P. tremula* – до 54 миллионов семян.

Семена тополя очень мелкие. Как правило, жизнеспособность семян тополя в природных условиях довольно низкая, от двух до четырех недель. При поддержании низкой температуры (от -18°C до 5 °C) и постоянной влажности (5-8%) время их хранения было продлено до 140 дней для *P. balsamifera*, до двух лет - для *P. tremuloides* и до пяти-шести лет - для *Aigeiros*.

Семена тополя прорастают или погибают в течение нескольких дней. Прорастание - надземное. У основания гипокотилия образуется бахрома из волосков, которая поддерживает росток в вертикальном положении и способствует прорастанию корня в почву. Для прорастания требуется благоприятная среда, а именно, мягкая минеральная почва, свет и постоянная влажность.

Внутри лесопосадок первичным способом размножения является вегетативное. Все тополя активно образуют прикорневые и корневые побеги, за исключением секции *Populus*. Периодически образуется молодой осиновый лес. Многие виды размножаются корневыми отпрысками, хотя у представителей секции *Aigeiros* и *Leucoides* это встречается реже.

Корневая система тополя бальзамического мощная. Растет очень быстро, особенно на свежих и влажных аллювиальных почвах долин. Может расти и на других почвах. Довольно газоустойчив и весьма морозостоек. Светолюбив, но может выносить полутень. Хорошо выносит сухость воздуха и почвенное засоление. Не страдает от ветровала.

1.5 Гибридизация

Обширные исследования гибридизации были проведены среди видов секций *Populus*, *Tacamahaca* и *Aigeiros*. Образование гибридов между представителями одной секции происходит легко, и обычно они более

жизнеспособны, чем их родительские растения. Наиболее удачными примерами являются гибриды между *P. tremuloides* и *P. Tremula*. Успех гибридизации между секциями носит переменный характер. Несмотря на легкость образования гибридов между *Aigeiros* и *Tacamahaca*, этот процесс между секциями *Populus* и *Aigeiros* и секциями *Populus* и *Tacamahaca* протекает с трудом, в результате чего образуются нежизнеспособные семена и малорослые побеги. Образование межсекционных гибридов иногда происходит легче при использовании межвидовых гибридов, чем чистых видов в качестве родительских деревьев.

Несовместимость некоторых видов определяется остановкой роста пыльцевой трубки и неспособностью проникновения пыльцы внутрь рыльца.

В некоторых случаях это можно исправить смешиванием несовместимой и совместимой пыльцы, нейтрализованной посредством гамма-облучения и обработкой пыльцы и рылец растворами и экстрактами из совместимой пыльцы. Этот метод позволил проводить скрещивание представителей секций *Populus* с *Aigeiros* и *Tacamahaca*, что трудно получить другим путем. Размножается семенами и зимними стеблевыми черенками. В условиях города сильно повреждается тополевой молью и ржавчиной.

1.6 Местообитание

Тополь встречается в разнообразных лесных экосистемах, от бореальных до субтропических и от горных до прибрежных. В некоторых местообитаниях, таких как бореальные леса и большие речные долины, он образует крупные лесные массивы. В других условиях он растет в виде небольших рощ или групп деревьев. Хотя существует вариация видов, но практически все виды тополя не выносят тени. Тополя являются видами-первопроходцами и одними из первых заселяют области, освобожденные в результате очистки земли, пожаров и после сбора урожая. Способность адаптации к климату у видов *Populus* и их гибридов значительно варьирует,

хотя всем требуются питательные вещества, и их наилучшее развитие происходит при высокой постоянной влажности.

Представители секции *Populus* имеют очень широкое распространение и встречаются в самых разнообразных климатических условиях. Южная граница *P. tremuloides*, приблизительно, определяется изотермой в 24 °С средней температуры июля, а северная граница соответствует среднегодовому суммарному значению дневных температур 700 °С, где пороговая температура составляет 5.6 °С. В пределах этого ареала виды встречаются на участках, где годовое количество осадков превышает суммарное испарение.

Произрастает на разнообразных почвах, от каменистых поверхностных до глубоких известковых и тяжелых глинистых почв. Их проницаемость и плодородность также оказывает сильное влияние на рост тополя. Представители секции *Tacamahaca*, к которой относится и тополь бальзамический, также называются прибрежными тополями. Как правило, виды секции *Tacamahaca* встречаются на возвышенностях и в высоких широтах (высокие речные долины). Наиболее распространенным в этой секции является *P. balsamifera*, который, как и *P. tremuloides*, способен выдерживать климатические экстремумы. Обычно он растет во влажных низинах и является одним из нескольких бореальных видов, которые образуют сообщества на плохо проницаемых глинистых почвах с рН более 7.2.

Тополь встречается на первых этапах сукцессии в самых различных лесных экосистемах, поэтому нет ничего удивительного в том, что образуемые им экологические сообщества настолько разнообразны.

P. balsamifera из секции *Tacamahaca* достигает наилучшего развития на речных равнинах, где он растет в виде чистых лесов и ассоциирован с разнообразными ивами и ольхой. Однако, он также встречается среди бореальных хвойных и некоторых лиственных деревьев и в сообществах с многочисленными кустарниками и травянистыми растениями. Травянистые и

кустарниковые ассоциации многочисленны, но лучшие места характеризуются лещиной рогатой (*Corylus cornuta*), бузиной (*Sambucus spp.*), малиной великолепной (*Rubus spectabilis*), чистецом (*Stachys spp.*), папоротником (*Polystichium minutum*) и кочедыжником женским (*Athyrium filix-femina*).

Как отмечалось ранее, все тополя не выносят тени и являются первопроходцами на ранних этапах сукцессии. Для поддержания многих экосистем, в которых произрастает тополь, часто необходимо их нарушение. Наличие участков для колонизации, особенно образовавшихся после пожаров, играет основную роль в образовании молодой поросли. Пожар также может устранять теневыносливые конкурентные растения, позволяя *P. tremuloides* образовывать корневые отпрыски, плотность которых составляет более 1 миллиона на гектар. При отсутствии нарушений тополь является переходным видом, а характер сукцессии определяется водным режимом почвы. Обычно тополь вытесняют неустойчивые сообщества. Вследствие своей способности регенерировать в тени доминирующее положение занимают выносливые лиственные и хвойные деревья.

Прибрежные тополя, к которым относится тополь бальзамический, обладают высокой стойкостью к затоплению, поэтому их образованию и росту способствуют повреждения, характерные для аллювиальных участков. За пределами неаллювиальных участков они могут селиться на влажных сельскохозяйственных полях, лесных просеках и по краям заболоченных мест, но, как правило, над ними доминируют лесные вторичные виды. Ива и ольха могут предшествовать образованию поселений *P. balsamifera*, которые обычно сменяются сизой елью.

При организации плантаций тополя и их гибриды, как правило, образуют чистые древостои. Помимо отсутствия теневыносливости, молодые тополя не выдерживают конкуренции со стороны трав, сорняков или кустарников. Поэтому крайне важен контроль за вегетацией тополя в

течение первых несколько лет. Тополя очень чувствительны к большинству гербицидов.

Для тополя бальзамического наиболее или потенциально опасными являются следующие пять болезней:

- Листовая ржавчина (*Melampsora spp.*) вызывает снижение роста до 65%. Из-за изменчивости *Melampsora larici-populina* ситуация становится все более серьезной, так как абсолютно устойчивые межвидовые гибриды поражаются новыми расами вредителя;
- *Marssonina anthracnose* или *Marssonina spp.* (листовая пятнистость),
- Бактерия *Xantomonus populi Ride* (бактериальный рак) наносит серьезные повреждения посадкам;
- *Discosporium populeum*
- *Septoria musiva Peck* (септориозная листовая пятнистость и рак), вызывающая нектрию в коренных лесопосадках, особенно губительна для гибридов.

Различные виды тополя и их гибриды хорошо адаптируются к воздействию окружающей среды, в частности, к засухе, затоплению, солености, холоду и атмосферному озону. (Бакиев, Кулагин, 2009)

Кора, листья и корни *Populus* служат пищей для многих животных, в основном, для зайцев (*Lepus americanus*), бобров (*Castor canadensis*), дикобразов (*Erethizon dorsatum*), сусликов (*Thomomys bottae*).

Олени и лоси питаются отпрысками и молодыми побегами (*Cervus elaphus*) и могут повреждать кору своими рогами. Крупный рогатый скот и овцы поедают молодые ростки, что приводит к гибели корней живых деревьев.

Значительный ущерб молодым посадкам могут причинять мыши и кроты. В лесопосадках тополя обитают многие виды птиц, но некоторые из них вследствие особенностей своего питания могут наносить им ущерб. Так, например, почками осины питаются воротничковый рябчик и степной

тетерев. В летние месяцы воротничковый рябчик также питается ее листьями. Дятлы-сокоеды продалбливают кору в поисках насекомых.

1.7. Применение тополя бальзамического

Ценность и использование древесины тополя бальзамического такие же, как и других видов тополей. Тополь бальзамический в России разводится от полярного круга и до южных пределов как лесная и лесозащитная (особенно по берегам водоемов) порода. Очень декоративное дерево. Широко используется в зеленом строительстве для создания аллей, обсадки дорог и улиц (рекомендуется использовать исключительно мужские экземпляры). Благодаря быстрому росту отличается высокой продуктивностью. Древесина мягкая, легкая, широко используется в целлюлозно-бумажной промышленности, в сельскохозяйственном строительстве, спичечном производстве. Древесина тополей применяется в производстве целлюлозы и древесной массы, для изготовления долбленых лодок (челноков), корыт, деревянных лопат, деревянной посуды. Толстая кора тополя идет на полавки к рыболовным сетям. Почки содержат смолы и эфирные масла, применяемые в медицине, ароматерапии и парфюмерной промышленности.

Лекарственные препараты из тополя бальзамического используют как болеутоляющее, заживляющее, противовоспалительное, антиоксидантное, антисептическое, спазмолитическое, рассасывающее действие, а также поднимает настроение, стабилизирует эмоции, заживляет старые эмоциональные раны. Применяют при простудах, ушибах, растяжениях, болях в мышцах, травмах кожи, гематомах, акне, нечистой коже, судорогах, применяется для рассасывания рубцов, шрамов.

ГЛАВА 2

2.1. Изучение популяций древесных растений

В настоящее время популяционный метод исследований в ботанике и экологии завоевывает все большее признание, так как он базируется не только на визуальных методах, но и учитывает большое количество разнообразных показателей, характеризующих развитие вида в условиях конкретного сообщества. В основе направления лежит концепция дискретного описания онтогенеза модельных видов растений. Однако все большую популярность приобретают комплексные исследования модельных видов, их популяций и фитоценозов с их участием.

Ценотическая популяция растений (фитоценопопуляция) – это совокупность особей одного вида в составе (в границах) одного растительного сообщества (фитоценоза). Ценопопуляция как любая система находится в развитии. Ее динамика определяется влиянием абиотических и биотических факторов среды. Часто естественный ход динамических процессов нарушается хозяйственной деятельностью человека. (Ценопопуляция растений, 1988).

Специфика популяций растений, в отличие от популяций животных, заключается в том, что они состоят из прикрепленных форм. С одной стороны, это обуславливает относительно четкое пространственное разграничение элементов популяций, которые легко обнаруживаются, но с другой, возникают затруднения в выделении внутривидовых единиц. В разных научных школах за структурные единицы ценопопуляции могут приниматься отдельные особи семенного или вегетативного происхождения (партикулы), а также клоны (совокупность особей вегетативного происхождения) и даже часть особи (фитомер, побег, лист).

Исследования структуры ценопопуляции (популяции вида растения в пределах контура фитоценоза) представляет большой интерес для современной геоботаники и экологии, потому что, будучи системой особей

определенного вида в пределах фитоценоза, ценопопуляция в то же время является структурно-функциональным элементом фитоценоза и соответствующей экосистемы (биогеоценоза) в целом. (Уранов А.А., 1977).

Исследования структуры популяций древесных растений, так же как и исследование закономерностей размещения деревьев по площади насаждения в той или иной форме проводится достаточно давно и дало много ценных наблюдений еще задолго до появления термина «популяция». Тем не менее, непосредственное рождение популяционной геоботаники связывают с публикациями Работнова Т. А., в которых были обстоятельно и с глубокими теоретическими обобщениями продемонстрированы возможности структурного анализа популяции при геоботанических исследованиях. Несколько позже появился и быстро прижился в геоботанике и сам термин «ценопопуляция» (В. В. Петровский, 1961; А. А. Корчагин, 1964). С тех пор появилась уже довольно большая и разнообразная литературная по структурному анализу ценопопуляций.

Структура ценопопуляции до бесконечности сложна и неисчерпаема для процесса познания. При ее исследовании мы обычно привыкли ставить некоторые частные вопросы в зависимости от непосредственного интереса исследователя, которые и решаем с достаточной в каждом конкретном случае степени ее приближения. Так, например, в соответствии с тем или иным критерием или группой критериев, интересуясь тем или иным аспектом структуры ценопопуляций, мы можем условно в аналитических целях выделять генотипическую, возрастную, половую, этологическую, морфологическую, пространственную структуры. В других случаях правомерен и необходим более комплексный подход и тогда мы можем изучать, например, морфолого-возрастную, возрастно-пространственную и т. п. и наконец, общую структуру ценопопуляций, что, безусловно связано и с возрастанием трудностей в исследовании. (Е. Л. Любарский, 1975).

Основные методы исследования популяций:

Маршрутно-экскурсионный метод.

Заключается в прохождении определенных маршрутов с последующим выделением и описанием площадок и проведением на них необходимых исследований (Полевые практики по географическим дисциплинам, 1980).

Метод закладки учётных геоботанических площадок (стационарный).

Это метод закладки геоботанических площадок, где учитываются фенофазы и обилие видов, выявляется флористический состав, определяется тип сообщества. Исследования ведутся по общепринятым методикам (Полевая геоботаника, 1964; Работнов, 1965, 1998; Ярошенко, 1969; Воронов, 1973; Вальтер, 1980; Уиттекер, 1980).

В ценопопуляции закладываются геоботанические площадки $1 \times 1 \text{ м}^2$ или $10 \text{ м} \times 10 \text{ м}$. При заложении площадок нужно стремиться к охвату наиболее типичных растительных сообществ, в которых встречается объект исследований.

Для определения обилия видов используется шкала Друде. Определение возрастного состава ценопопуляции.

На площадках $1 \times 1 \text{ м}^2$ подсчитывается число особей каждой возрастной группы (см. выше), с учётом типа биоморф. Число площадок желательно не менее 5 (можно 10, если позволяет площадь популяции). Результаты заносятся в таблицу. Вычисляются средние показатели возрастных состояний в ценопопуляции (как среднее арифметическое по каждому возрастному состоянию исходя из общего количества площадок).

Определение плотности ценопопуляций:

Плотность популяции определяется как число особей на 1 м^2 (на тех же площадках, где вычислялась семенная продуктивность складывается число всех особей на каждой из площадок и берётся среднее арифметическое).

Популяции древесных растений представляют собой центральные элементы лесных растительных сообществ. В связи с этим глубокое исследование структуры популяций лесообразующих видов древесных растений дает основу для выявления закономерностей организации, механизмов естественной и антропогенной динамики и оценки устойчивости лесных сообществ европейской темнохвойной тайги (Морозов, 1928; Siren, 1955; Корчагин, 1964; Карпов, 1969; Дыренков, 1971, 1976, 1984; Факторы регуляции., 1983; Пугачевский, 1992; Василевич, 1993; binder et al., 1997; А.С. Алексеев, 1997; Kuuluvainen et al., 2002).

Анализ структуры популяций является необходимым звеном в исследовании биологических и экологических характеристик видов древесных растений. В настоящее время север Европейской территории характеризуется наиболее высокой сохранностью лесов, в том числе еловых, по сравнению южными областями лесной зоны, однако их площадь быстро сокращается в результате расширения антропогенного воздействия (Мелехов, 1961; Карпенко, 1981; В.А. Алексеев, 1989, 1990; Ярмишко, 1990, 1997; А.С. Алексеев, 1990, 1997; Лукина, Никонов, 1993; Черненкокова, 2002; Цветков, Цветков, 2003; Ганичева и др., 2004).

Глава 3.

Половая структура популяций, ее изучение у растений и животных

Как первая надорганизменная биологическая система, популяция обладает определенной структурой и свойствами. Структуру популяции отражают такие ее показатели, как численность и распределение особей в пространстве, соотношение групп по полу и возрасту, их морфологические, поведенческие и другие особенности. (Уранов А.А., 1977)

Численность — общее количество особей в популяции. Эта величина характеризуется широким диапазоном изменчивости, однако она не может быть ниже некоторых пределов. Сокращение численности по сравнению с этими пределами может привести к вымиранию популяции. Полагают", что если численность популяции меньше нескольких сотен особей, то любые случайные причины (пожар, наводнение, засуха, обильные снегопады, сильные морозы и т. д.) могут сократить ее настолько, что оставшиеся особи не смогут встречаться и оставить потомство. Рождаемость перестанет покрывать естественную убыль, и оставшиеся особи в течение сравнительно короткого времени вымрут.

Плотность — число особей на единицу площади или объема. При увеличении численности плотность популяции, как правило, возрастает; она остается прежней лишь в случае ее расселения и расширения ареала. У некоторых животных плотность популяции регулируется сложными поведенческими и физиологическими механизмами. (Миркин Б.М., Наумова Л.Г., 2004).

Пространственная структура популяции характеризуется особенностями размещения особей на занимаемой территории. Она определяется свойствами местообитания и биологическими особенностями вида. Наряду со случайным и равномерным распределением в природе наиболее часто встречается групповое распределение. Группа животных, прилагая совместные усилия, может легче защищаться от хищников, искать и добывать корм. Жизнь в семьях, стадах, колониях, гаремах приводит также к

групповому распределению особей. Пространственная структура может изменяться во времени; она зависит от сезона года, от численности популяции, возрастной и половой структуры и т. д.

Демографическая структура популяции включает в себя возрастную и половую структуры. По сравнению с последней возрастная структура оказывает влияние как на рождаемость, так и на смертность. (<http://www.zoeco.com/ecol-lekcii6-1.html>).

Экологическая структура свидетельствует об отношении различных групп организмов к условиям окружающей среды. Например, особи одной популяции растений различаются рядом признаков: по размерам, количеству побегов, цветков, плодов, семян и т. п. Кроме того, разные особи этой же популяции зацветают неодновременно, что способствует более полному их опылению (при одновременном и кратковременном цветении насекомые могут не успеть опылить все цветки). У такой популяции меньший риск остаться без семян, например в случае кратковременных заморозков (замерзнет лишь часть цветков).

Возрастная структура отражает соотношение различных возрастных групп в популяциях, зависящее от продолжительности жизни, времени наступления половой зрелости, числа потомков в помете, количества потомств за сезон и др. Если какая-либо возрастная группа сокращается, либо увеличивается, это сказывается на общей численности популяции. Например, массовое истребление крупных половозрелых особей в результате промысла приводит к резкому снижению численности популяции вследствие слабого пополнения ее молодыми особями. Поэтому присутствие в популяции большого количества особей младших возрастных групп свидетельствует о ее благополучии. Если же в популяции преобладают старые особи, можно со всей определенностью сказать, что данная популяция завершает свое существование. Генетически обусловленная структура популяции, специфичная для каждого вида.

В каждой популяции можно выделить три возрастных периода (Bodenheimer, 1938):

- 1) пререпродуктивный (до половой зрелости),
- 2) репродуктивный (половая зрелость),
- 3) пострепродуктивный (доминирование старых, не способных к размножению особей).

Длительность этих возрастов относительно продолжительности жизни у разных организмов сильно варьирует. А. Лотка (1925) показал, что в популяции имеет место тенденция к установлению стабильной возрастной структуры и что если это стабильное состояние из-за временного притока или оттока особей в др. популяцию нарушается, то при восстановлении нормальных условий возрастная структура вновь будет стремиться достигнуть прежнего состояния; более устойчивые изменения должны привести к возникновению нового стабильного распределения возрастов. (Уранов А.А., 1967).

Наибольший успех в природе будет иметь та популяция, которая представлена всеми возрастными группами в наиболее оптимальном соотношении. Соотношение различных возрастных групп в популяции (а также степень благоприятности среды) определяет ее способность к размножению в данный момент и показывает, что можно ожидать в будущем.

Обычно в быстро растущих популяциях значительную часть составляют молодые особи, в стабильных популяциях распределение возрастных групп более равномерно, а в популяциях с уменьшающейся численностью больше старых особей. Однако возрастная структура популяции может меняться и без изменения ее численности. Для каждой популяции характерна некоторая нормальная, или стабильная, возрастная структура, к достижению которой направлены все ее усилия. Соотношение возрастных групп (классов) графически обычно представляется в виде возрастных пирамид.

Половая структура популяции.

О половой структуре популяции можно говорить, разумеется, только если речь идет о раздельнополом (бисексуальном) виде. Бисексуальность играет огромную роль в поддержании генетической разнокачественности особей популяции. Значение генетической разнокачественности для устойчивости популяции будет подробно раскрыто в следующем уроке. Сейчас же отметим, что половая структура, то есть соотношение полов, имеет прямое отношение к воспроизводству популяции и ее устойчивости. (Соколова Е. И., 1992).

Принято выделять первичное, вторичное и третичное соотношение полов в популяции. Первичное соотношение полов определяется генетическими механизмами - равномерностью расхождения половых хромосом. Например, у человека XY-хромосомы определяют развитие мужского пола, а XX - женского. В этом случае первичное соотношение полов 1:1, то есть равновероятно. (Годин В. Н., 2007).

Вторичное соотношение полов - это соотношение полов на момент рождения (среди новорожденных). Оно может существенно отличаться от первичного по целому ряду причин: избирательность яйцеклеток к сперматозоидам, несущим X- или Y-хромосому, неодинаковой способностью таких сперматозоидов к оплодотворению, различными внешними факторами. Например, зоологами описано влияние температуры на вторичное соотношение полов у рептилий. Аналогичная закономерность характерна и для некоторых насекомых. Так, у муравьев оплодотворение обеспечивается при температуре выше 20°C, а при более низких температурах откладываются неоплодотворенные яйца. Из последних вылупляются самцы, а из оплодотворенных - преимущественно, самки.

Третичное соотношение полов - это соотношение полов среди взрослых животных и растений.

Половая структура популяции растений связана с наличием однодомных и двудомных растений в популяции. Среди цветковых растений немало двудомных видов, у которых мужские и женские особи пространственно разобщены: это виды ив (*Salix*), тополей (*Populus*), щавелей (*Rhume*) и т.д. Есть виды с женской двудомностью, когда одни особи имеют обоеполые цветки, а другие женские с недоразвитым андроцеом (тычинками).

Такое явление встречается в семействах губоцветных (*Labiatae*), гвоздичных (*Caryophyllaceae*), колокольчиковых (*Campanulaceae*) и т.д. Женская двудомность наблюдается у душицы (*Origanum*), мяты (*Mentha*), лесной герани (*Geranium sylvaticum*), шалфея (*Salvia*). У растений внешние условия меняют соотношение полов. Так, в засушливое лето в Зауралье количество женских растений у шалфея уменьшилось в 10 раз, а у спаржи лекарственной (*Asparagus officinalis*) в 3 раза.

У некоторых видов пол изначально определяется не генетическими, а экологическими факторами. Так, у ариземы японской (*Arisaema japonica*) пол зависит от накопления питательных веществ в клубнях: из крупных клубней вырастают женские растения, а из мелких мужские. (В. А. Геодакян, 1986).

У споровых растений (папоротникообразных) половая структура популяции еще более сложна, т.к. гаметофит и спорофит - это независимые организмы и пол гаметофита определяется факторами среды. Так, в популяции хвоща количество мужских гаметофитов зависит от условий прорастания: при благоприятных условиях формируется больше женских гаметофитов, а при неблагоприятных больше мужских. Из долго хранившихся спор возникает больше мужских гаметофитов, чем при тех же условиях из свежесобранных. (<http://sbio.info/page.php?id=161>).

Половая структура отражает определенное соотношение мужских и женских особей в популяции. Генетический механизм определения пола обеспечивает расщепление потомства по полу в соотношении 1: 1. В силу разной жизнеспособности мужских и женских особей это первичное

соотношение полов при оплодотворении часто заметно отличается от вторичного (при рождении — у млекопитающих) и тем более от третичного, характерного для половозрелых особей. Например, в популяциях человека вторичное соотношение полов составляет 100 девочек/106 мальчиков; к 16—18 годам это соотношение выравнивается и становится равным 1:1, к 50 годам— 100 женщин/85 мужчин, а к 80 годам соотношение по полу становится 2:1 (100 женщин/ 50 мужчин).

Изменение половой структуры популяции отражается на ее роли в экосистеме, так как самцы и самки многих видов отличаются друг от друга по характеру питания, ритму жизни, поведению и др. Так, самки некоторых видов комаров, клещей и мошек являются кровососущими, в то время как самцы питаются соком растений или нектаром. Преобладание доли самок над самцами обеспечивает более интенсивный рост популяции (<http://ours-nature.ru/b/book/5/page/8-glava-8-populyatsii/79-8-3-1-polovaya-struktura-populyatsiy>).

Пропорции половых форм у разных видов неодинаковые. Результаты исследований 70-х гг. на территории заповедника Галичья гора (Липецкая область) представлены в таблице.

Таблица 1.

Пропорции половых форм у разных видов растений на территории заповедника Галичья гора.

Название растения	Местообитание	Число лет наблюдений	Число особей	
			муж	жен
Дрема белая (<i>Melandrium album</i>)	Дубрава нагорная	5	180 (43%)	235 (57%)
	Луг пойменный	7	226 (48%)	250 (52%)

Крапива двудомная (<i>Urtica dioica</i>)	Известняк, склон	2	414 (55%)	335 (45%)
	Дубрава пойменная	6	546 (46%)	652 (54%)
Щавелек (<i>Rumex acetosella</i>)	Плато	2	397 (78%)	114 (22%)
	Луг пойменный	3	478 (64%)	267 (36%)

Очевидно, у анемофильных видов преобладают, как правило, женские особи, а у энтомофильных – мужские. По-видимому, соотношения половых форм зависят как от внешних условий, так и от истории развития видов. К подобным выводам на основании исследований в других областях пришли А.Н.Пономарев и Е.И.Демьянова.

Раздельнополость не позволяет проводить самоопыление, а самоопыление эволюционно неэффективно, так как при этом снижается изменчивость. При раздельнополости достигается максимальное перекрестное опыление. Отрицательный аспект раздельнополости в то, что в популяции образуется ограниченное количество потомков, так как оставят потомство только женские особи. Поэтому женских особей больше, чтобы было больше потомства. В этой связи становится понятно, что в большинстве популяций раздельнополых растений преобладают женские особи. (Семериков Л.Ф., 1986).

Двудомные составляют около 5 % цветковых растений.: ива, фисташка, инжир, крапива двудомная, конопля и т.д. соотношение мужских и женских особей может быть различным в популяциях одного вида произрастающих в различных экологических условиях.

Соотношение полов имеет прямое отношение к интенсивности репродукции и самоподдержания популяций. Помимо этого, физиологические и экологические отличия самцов и самок увеличивают степень эколого-физиологической разнокачественности особей с вытекающим отсюда снижением уровня внутривидовой конкуренции. В процессе воспроизводства популяции бисексуальность не только

определяет размножение, т.е. наращивание числа особей, но и способствует усложнению геномов отдельных особей и обогащению общего генофонда популяции.

Можно полагать, что именно поддержание биологической разнокачественности послужило основой эволюционного формирования бисексуальности; половой процесс в виде обмена генетическим материалом между разными особями свойственен практически всем таксонам живых организмов наряду с вегетативным размножением, имеющим задачей наращивание биомассы и численности.

Поддержание перекрестного оплодотворения обеспечивается комплексом специальных адаптаций (разновременное созревание разного типа гамет у гермафродитных особей, перенос половых продуктов на большие расстояния и др.). В этом плане формирование качественно различающихся самцов и самок воспринимается как завершение этой тенденции с наиболее четким обеспечением перекрестного оплодотворения.

В силу этого говорить о половой структуре популяции можно только в отношении видов с полной бисексуальностью; в первую очередь это относится к высшим группам животных. У растений половая дифференциация особей имеет не столь важное значение: во-первых, у них велика значимость вегетативного размножения, а во-вторых, для большинства видов свойственна либо двуполость цветков, либо однодомность; раздельнополые (двудомные) цветковых растений составляют не более 5% от общего числа современных видов.

У таких видов раздельнополые особи могут отличаться не только строением цветков, но особенностями морфологии вегетативного тела, срокам наступления генеративного периода (у мужских растений – на 1-2 года раньше). В силу этого в онтогенезе популяций в молодом генеративном состоянии преобладают мужские особи, а среди средневозрастных и старших генеративных растений соотношение полов выравнивается и даже несколько сдвигается в сторону преобладания женских особей.

У некоторых видов часть особей в начале генеративного периода продуцирует только женские генеративные органы, а к возрасту максимального плодоношения они становятся двуполоыми (J. Falinski, 1980; А. Л. Заугольнова и др., 1988). В целом же в популяционной экологии растений половой структуре не придается сколько-нибудь существенного значения.

В наиболее четкой форме половая структура выражена у членистоногих и позвоночных животных. При этом у последних она представлена не только численным соотношением полов, но и различиями в биологии, в том числе связанными с формированием пространственной и функциональной структуры популяций.

Половая структура динамична и в своей динамике тесно связана с возрастной структурой популяций. Это зависит от того, что соотношение числа самцов и самок заметно изменяется в разных возрастных группах. В связи с возрастом различают первично, вторичное и третичное соотношение полов. (Геодакян В. А., 1965).

Первичное соотношение полов определяется чисто генетическими механизмами, основывающимися на разнокачественности половых хромосом. Набор половых хромосом у самцов и самок различен. Так, у млекопитающих (как и у большинства других животных) самки гомогаметны (XX), а самцы – гетерогаметны (XY); у птиц и у бабочек, наоборот, гетерогаметный пол представлен самками, а самцы гомогаметны. В любом случае в процессе оплодотворения возможны различные комбинации половых хромосом, полученных от разных родителей, что и определяет пол каждой особи в потомстве. В принципе при таком механизме определения пола детерминируется статистически равное соотношение полов в потомстве. Это соотношение в момент оплодотворения и принимается за первичное.

Однако, уже в процессе оплодотворения первичное соотношение полов может нарушаться теоретически вероятной избирательностью яйцеклеток к сперматозоидам, несущим X- или Y-хромосому, или неодинаковой

способностью таких сперматозоидов к оплодотворению. Сразу же после оплодотворения включаются другие влияния, по отношению к которым у зигот и эмбрионов появляется дифференцированная реакция. Они могут иметь эндогенную природу физиологического характера (например, разная частота имплантации XX- и XY-зигот), но могут иметь и характер средового влияния, направляющее развитие в сторону преобладаний того или иного пола. Так, для многих видов рептилий для формирования пола показано ведущее значение температуры развития.

Тепловое влияние качественно неодинаково у разных видов, но достоверно определяет формирование самцов или самок в определенных интервалах температур. Аналогичная закономерность характерна для некоторых насекомых, в частности муравьев, у которых оплодотворение обеспечивается лишь при относительно высоких температурах ($>20^{\circ}\text{C}$), а при более низких откладываются неоплодотворенные яйца. Из таких яиц вылупляются только самцы, а из оплодотворенных – преимущественно самки. Соответственно температура развития определяет соотношение полов рождающегося потомства.

В результате различного рода воздействий на характер развития, а также неодинакового уровня смертности плодов разного пола соотношение самцов и самок среди новорожденных животных – вторичное соотношение полов – отличается от генетически детерминированного.

Третичное соотношение полов характеризует этот показатель среди взрослых животных и складывается в результате дифференцированной смертности самцов и самок в ходе онтогенеза. Этот показатель прямо определяет особенности репродуктивного процесса и отличается у разных таксонов животных.

Обобщая материал по особенностям половой структуры популяций млекопитающих, В. Н. Большаков и Б. С. Кубанцев (1984) выделяют 4 типа динамики половой структуры. Для первого характерен неустойчивый половой состав популяции; соотношение полов меняется даже в разных

местообитаниях, а также в относительно короткие промежутки времени. Происходит это как на уровне вторичной, так и третичной половой структуры.

В результате соотношение полов, рассчитанное статистически за большой промежуток времени, обычно близко к единице. Такой характер динамики свойственен животным с коротким жизненным циклом, высокими показателями смертности и достаточно обширным ареалом (среди млекопитающих, например, насекомоядным).

Тип динамики с преимущественным преобладанием самцов на фоне колеблющегося полового состава отмечается у животных, не образующих крупных скоплений, популяции которых не достигают высокой плотности; видам демонстрирующим такой тип динамики, обычно свойственны выраженные формы заботы о потомстве, связанные с большими затратами энергии. Из млекопитающих к этому типу принадлежат, например, хищники.

В противоположности этому у ряда видов на фоне примерно равного соотношения полов во вторичной половой структуре формируется преимущественное преобладание самок в третичном соотношении полов. У таких животных самцы отличаются меньшей продолжительностью жизни и при неблагоприятных условиях отмирают в большем количестве.

Этот тип динамики половой структуры свойственен, например, номадным полигамным млекопитающим (копытные, ластоногие), отличающимся большой продолжительностью жизни и относительно низким уровнем воспроизводства.

Наконец, для ряда групп животных характерно относительное постоянство полового состава при приблизительно одинаковом количестве самцов и самок. Такой тип структуры свойственен узкоспециализированным стенобиотным видам, чаще отличающимся высокой плодовитостью (среди млекопитающих – выхухоль, крот, бобр).

Таким образом, половая структура популяции лишь в самом обобщенном виде может быть представлена средним численным

соотношением самцов и самок. Реально она характеризуется соотношением полов в различных возрастных группах и отражает не только интенсивность размножения, но и общий потенциал популяции: ход численности, продукцию биомассы, уровень популяционных энергозатрат и др. (И.А. Шилов, 2003).

Соотношение особей по полу и особенно доля размножающихся самок в популяции имеют большое значение для дальнейшего роста ее численности. У большинства видов пол будущей особи определяется в момент оплодотворения в результате рекомбинации половых хромосом. Такой механизм обеспечивает равное соотношение зигот по признаку пола, но из этого не следует, что такое же соотношение характерно для популяции в целом.

Сцепленные с полом признаки часто определяют значительные различия в физиологии, экологии и поведении самцов и самок. Следствием этого является более высокая вероятность гибели представителей какого-либо пола и изменение соотношения полов в популяции. (<http://www.bibliofond.ru/view.aspx?id=116745>).

Экологические и поведенческие различия между особями мужского и женского пола могут быть сильно выражены. Например, самцы комаров семейства *Culicidae*, в отличие от кровососущих самок, в имагинальный период либо не питаются совсем, либо ограничиваются слизыванием росы, либо потребляют нектар растений. Но даже если образ жизни самцов и самок сходен, они различаются по многим физиологическим признакам: темпам роста, срокам полового созревания, устойчивостью к изменениям температуры, голоданию и т. п.

Различия в смертности проявляются еще в эмбриональный период. Например, у ондатр во многих районах среди новорожденных в полтора раза больше самок, чем самцов. В популяциях пингвинов *Megadyptes antipodes* при выходе птенцов из яиц подобной разницы не отмечается, но к десятилетнему возрасту на каждых двух самцов остается лишь одна самка. У

некоторых летучих мышей доля самок в популяции после зимней спячки снижается порой до 20 %. Многие другие виды отличаются, наоборот, более высокой смертностью самцов (фазаны, утки кряквы, большие синицы, многие грызуны).

Таким образом, соотношение полов в популяции устанавливается не только по генетическим законам, но и в известной мере под влиянием среды.

У рыжих лесных муравьев (*Formica rufa*) из яиц, отложенных при температуре ниже +20 °С, развиваются самцы, при более высокой – почти исключительно самки. Механизм этого явления заключается в том, что мускулатура семяприемника, где хранится после копуляции сперма, активизируется лишь при высоких температурах, обеспечивая оплодотворение откладываемых яиц. Из неоплодотворенных же яиц у перепончатокрылых развиваются лишь самцы.

Особенно наглядно влияние условий среды на половую структуру популяций у видов с чередованием половых и партеногенетических поколений. Дафнии *Daphnia magna* при оптимальной температуре размножаются партеногенетически, но при повышенной или пониженной температуре в популяциях появляются самцы. На появление обоеполого поколения у тлей могут влиять изменения длины светового дня, температуры, увеличение плотности населения и другие факторы. (<http://www.zoeco.com/ecol-lekci6-1.html>).

Изучая особенности метаболизма фенольных соединений генеративных органов осины разного пола была обнаружена однодомность осины. Хотя осина является типичным двудомным растением, такие примеры нахождения однодомных особей повторно упоминались в литературе. Минина Е.Г. указывает на ряд авторов, которые обнаружили деревья осины в самых разнообразных условиях произрастания. Лестер Д.Т. среди 138 деревьев *Populus tremuloides Mich.* нашел 38% с различной степенью бисексуальности. Однако, обычно доминирует один из полов и более характерен переход мужских в женские.

Автор предполагает, что в основе этих изменений находится генетический фактор. Гибридные формы склонны к бисексуализации, чем исходные. Интересные данные представлены Горюновой Л.Н., изучавшей целый клон однополой осины. Она указывает на плохое семеношение однополой осины и тоже только в случае опыления андрогинных сережек пыльцой из мужских деревьев. Однако, по мнению, Мининой Е. Г., образование обоеполых цветков вместо однополых представляет огромный интерес не только в теоретическом отношении, но и для решения селекционных практических вопросов. Таким образом, случаи реверсии пола с образованием обоеполых цветков вместо однодомных открывают новый путь для получения ценных высокопродуктивных форм древесных пород. (<http://www.newecologist.ru/ecologs-147-2.html>).

Глава 4.

Анализ данных по изучению половой структуры популяций *Populus balsamifera L.*

Нами было исследовано в общей сложности 861 особей тополя бальзамического на территории г. Казани и Высокогорского района. Все эти тополя были примерно одного возраста от 50 до 60 лет. В основном все они были из насаждений прошлого столетия, поскольку в сейчас тополь бальзамический практически не высаживают, из-за некоторых его неблагоприятных для человека свойств.

Например, широко известное явление для аллергиков и не только - тополиный пух. Хотя нет научных доказательств, что именно тополиный пух и является причиной аллергии у многих людей. Есть предположение, что в момент, когда тополь пускает пух, начинают цвести определенные растения, который выделяют аллергичную пыльцу. На самом же деле тополь является ценнейшим деревом именно для городских условий.

По словам специалистов, во многих городах Советского Союза в 50-е годы началась активная реализация программы озеленения. Тополя для этой цели подходили лучше всех, поскольку растут они чрезвычайно быстро и очень неприхотливы в уходе. К тому же тополь является одним из лучших естественных биологических фильтров, которые поглощают загрязняющие вещества из воздуха и почвы.

Вместе с тем, посадка тополей рассматривалась лишь как временная мера по быстрому озеленению. (<http://odessa.comments.ua/news/2012/05/15/103300.html>).

Популярность тополь приобрел как декоративное растение для озеленения населенных пунктов в 40-50е годы 20 века, в связи с тем, что для него характерны следующие свойства:

- высокая скорость роста - до 1 м в год;
- высокая морозостойкость;
- газоустойчивость;
- высокая продуктивность;

А также тополь:

- поглощает большое количество углекислого газа;
- лучше других древесных видов поглощает пыль;
- благодаря фитонцидам клейких веществ обеззараживают воздух от патогенной микрофлоры;
- легко восстанавливают крону после «стрижки»;
- легко выдерживают глубокую обрезку;
- легко размножается черенкованием.

Из этого можно сделать вывод, что тополь бальзамический (*Populus balsamifera L.*) незаслуженно потерял свои позиции в рейтинге деревьев-озеленителей города. Поскольку ни один вид дерева не обладает выше перечисленными свойствами, в той степени, что и тополь бальзамический (*Populus balsamifera L.*).

Нами были рассмотрены искусственные популяции тополя бальзамического (*Populus balsamifera L.*) в 3-х разных экологических условиях: в парках и скверах, тополя, растущие вдоль улиц г. Казани и тополя, растущие в сельских населенных пунктах.

В условиях улиц города Казани наблюдается преобладание женских особей. Несмотря на то, что эти деревья были высажены в состоянии саженцев 5-6 летнего возраста, половой диморфизм которых не выражен, третичное соотношение полов получилось в пользу женских особей.

Таблица 2.

Соотношение мужских и женских генеративных особей в насаждениях *P. balsamifera* в условиях улиц г. Казани.

Название улиц	Доля женских генеративных особей, (%)	Доля мужских генеративных особей, (%)
Татарстан	81,5	44
Девятаева	82	8
Мира	76,4	24
Трасса Казань - Высокая Гора	69	31
Среднее значение	73,4	26,6

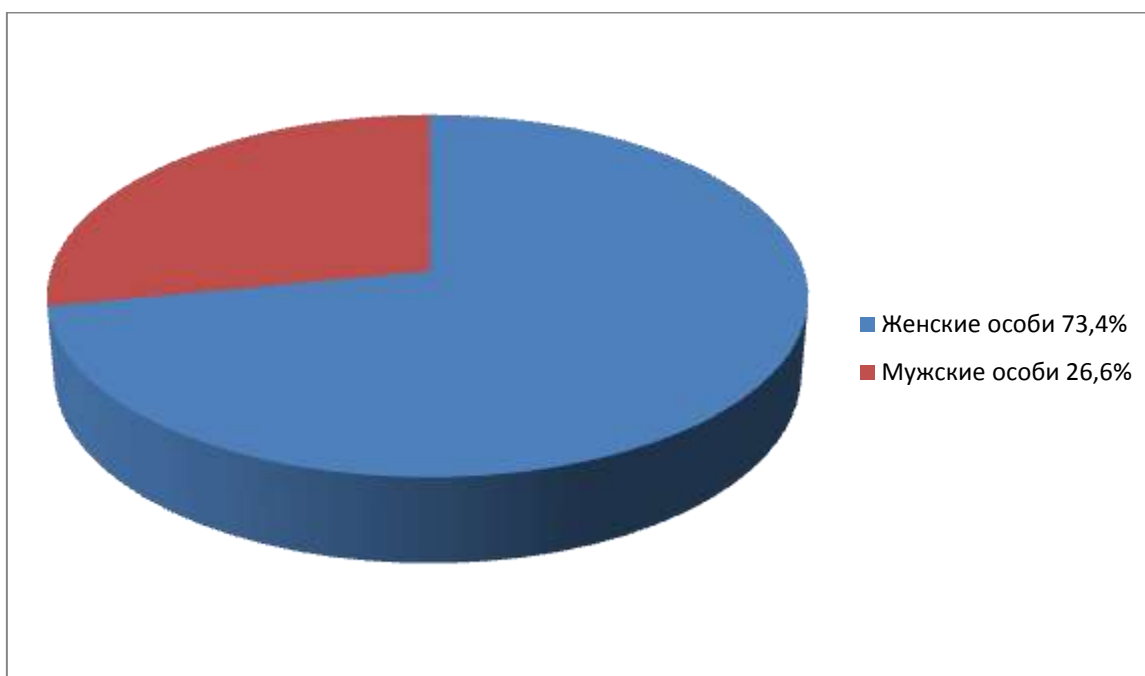


Рис. 1. Половая структура в насаждениях *P. balsamifera* L. в условиях улиц г. Казани

В условиях парков и скверов наблюдается резкое доминирование женских особей тополя над мужскими. Это можно объяснить следующим образом.

Тополь является раздельнополым растением, а это означает, что в популяции образуется ограниченное количество потомков, так как потомство

могут оставить только женские особи. Поэтому женских особей в популяциях тополя бальзамического преобладающее число.

Таким образом, популяция регулирует и направляет репродуктивное усилие на воспроизводство большого количества семян, как бы понимая, что лишь очень небольшая часть реализует себя в будущем и станет взрослым деревом.

Тополь бальзамический ведет себя как эксплерент или «шакал» по Л.Г. Раменскому (1956), производя большое количество семян, и как конкурент или «лев», обладая свойствами средообразователя, хотя имеет относительно невысокую продолжительность жизни.

К сожалению, мало литературных данных по половой структуре различных раздельнополых древесных видов (Салахов, 2009). В имеющихся работах, как правило, соотношение в популяциях раздельнополых древесных растений имеет перевес в пользу женских особей.

Таблица 3.

Соотношение мужских и женских генеративных особей *P. balsamifera* L. в условиях парков и скверов.

Название сквера	Доля женских генеративных особей (%)	Доля мужских генеративных особей (%)
Сквер по ул. Тэцевская	93	7
Парк им. Горбунова	89	11
Среднее значение	91	9

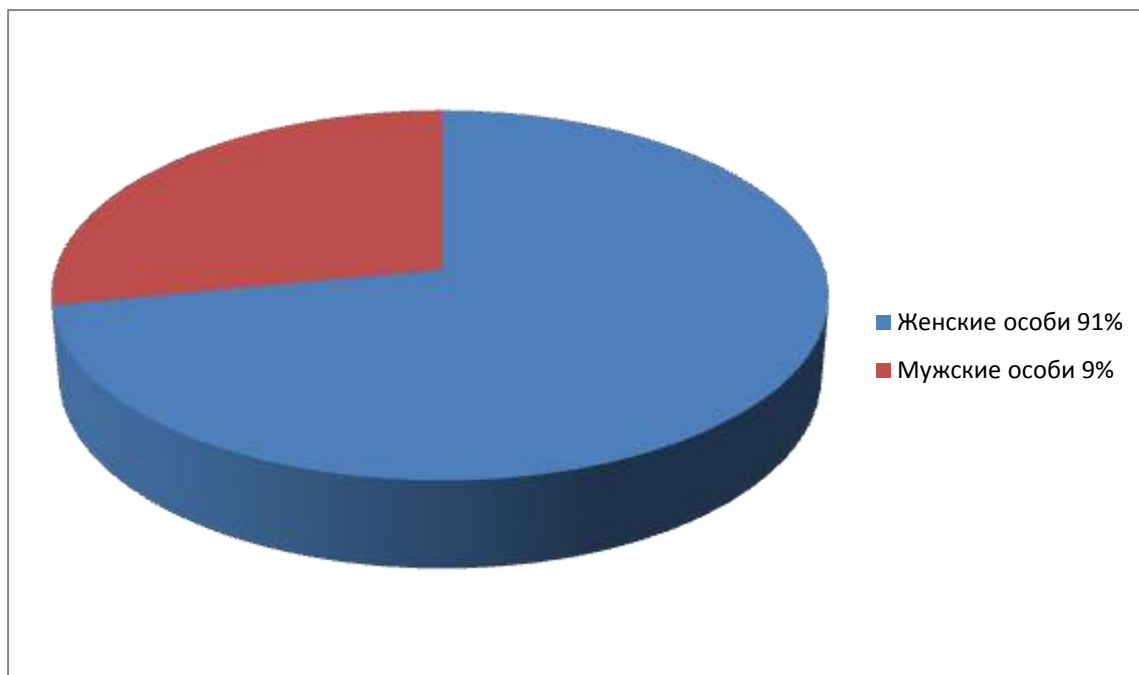


Рис. 2. Половая структура в насаждениях *P. balsamifera* L. в условиях парков и скверов.

В сельских населенных пунктах наблюдения демонстрируют преобладание женских особей в такой же степени, как и в условиях городских улиц. Женских особей больше чем мужских примерно в 3 раза. Соотношение примерно равное 3:1.

Таблица 4.

Соотношение мужских и женских генеративных особей в насаждениях *P. balsamifera* L. в условиях сельских населенных пунктов.

Название населенного пункта	Доля женских генеративных особей, (%)	Доля мужских генеративных особей, (%)
Алан-Бексер	74,5	25,5
Большие Битаманы	70	30
Дубьязы	73,5	26,5
Среднее значение	72	28

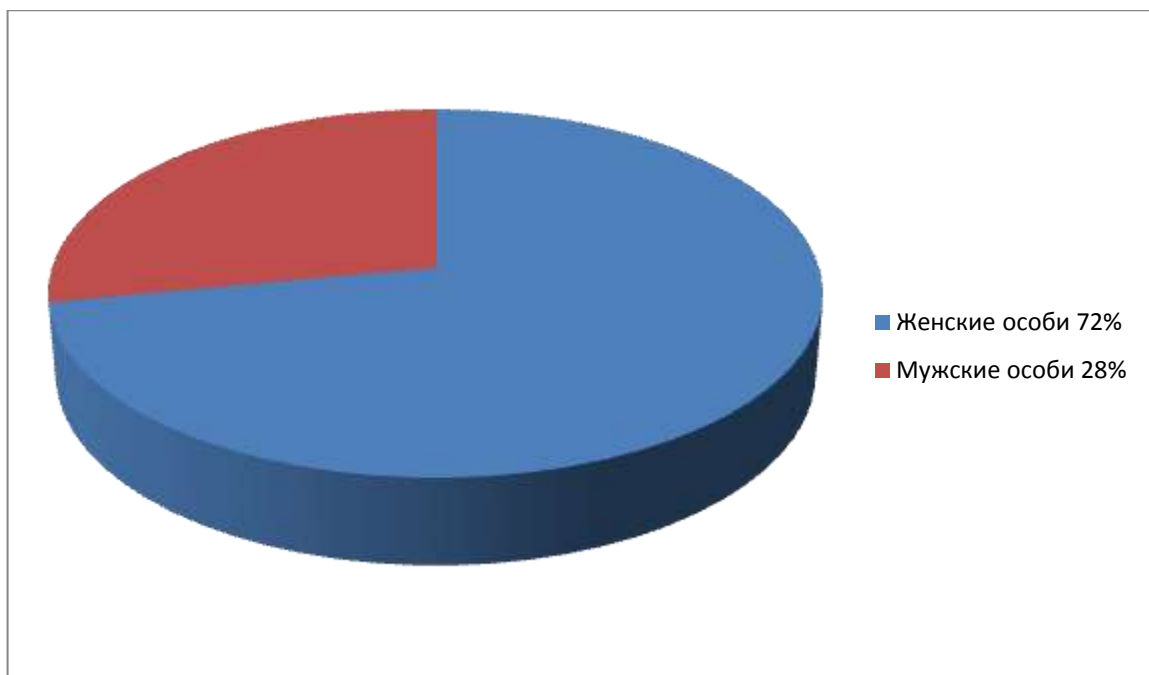


Рис. 3. Половая структура в насаждениях *P. balsamifera* L. в условиях сельских населенных пунктов.

Таблица 5.

Соотношение мужских и женских особей *P. balsamifera* L. в различных ценопопуляциях

	Количество мужских и женских особей в % в ценопопуляциях <i>P. balsamifera</i> L.		
	по улицам г. Казани	в парках и скверах	в сельских населенных пунктах
Женские особи	73,4	91	72
Мужские особи	26,6	9	28

В крупных массивах в популяции достаточно небольшого количества мужских особей для эффективного ветроопыления, которое происходит в условиях отсутствия листьев. Поэтому, в парках и скверах достаточно и около 10% растений мужских особей с тычиночными соцветиями.

Для популяций, состоящих из довольно отдаленных друг от друга деревьев, адаптивно соотношение 3:1 или 4:1, т.е. мужские особи могут составлять от 20 до 25% от общего числа. Такую картину мы наблюдали в условиях как улиц в городе, так и трассы, вдоль которой высажены полосой тополя.

Выводы:

В данной работе, подводя итоги исследования, сформировались следующие окончательные выводы по рассматриваемой теме:

1. На основании литературного материала выявили значение тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) как декоративного растения, используемого в озеленении населенных пунктов. Особое значение для городов имеют такие свойства как газоустойчивость, быстрый рост, морозостойкость, высокая степень поглощения пыли.
2. Вариабельность половой структуры популяций – один из механизмов адаптации вида к различным условиям обитания. Изучение половой структуры популяции тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) важно как с теоретической, так и с практической значимостью в связи с негативным влиянием женских особей при плодоношении на человека.
3. По нашим данным в половой структуре популяций тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.) в пределах г. Казани преобладают женские особи. Это объясняется необходимостью увеличения семенного размножения генеративных особей и является внутривидовым механизмом сохранения вида адаптаций к конкретным условиям обитания.

Список использованной литературы.

1. Бакиев И. Ф., Кулагин А. А. Изменчивость тополя бальзамического как основа его устойчивости в экстремальных лесорастительных условиях // Аграрная Россия. – 2009. – Специальный выпуск. – С. 54-57.
2. Геодакян В. А. (1986) Половой диморфизм. Биол. журн. Армении. 39 № 10, с. 823—834.
3. Геодакян В. А. (1965) Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации. Пробл. передачи информ. 1 № 1, с. 105—112.
4. Гиляров А. М. Популяционная экология: Учеб. пособие.—М.: Изд-во МГУ, 1990.— 191 с.: ил.
5. Годин В. Н. Половая дифференциация у растений. Термины и понятия //Журн. общ. биол. 2007. Т. 68, № 2. С. 98–108.
6. Заугольнова Л. Б. «Ценопопуляции растений», М., изд-во «Наука», 1988 г., 182 стр.
7. Консенсусный документ по биологии тополя *Populus L.*, Публикации ОЭСР по охране окружающей среды, здравоохранению и безопасности, серия «Гармонизация регуляторного надзора в области биотехнологии»; Директорат по охране окружающей среды Организация Экономического Сотрудничества и Развития; Париж, 2000
8. Любарский Е. Л. Ценопопуляции и фитоценоз. Казань, изд. КГУ, 1976, 157 с.
9. Миркин Б.М. Введение в количественные методы анализа растительности.1. Уфа, 1970. 87 с.
10. Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985.
11. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Наука о растительности. Уфа: Гилем, 1998.
12. Миркин Б.М., Наумова Л.Г. Экология: Учебное пособие. – 2-е изд., перераб. и дополн. Уфа: Восточный университет, 2004.

13. Михеева Н. А. Кариологическое изучение двух популяций можжевельника обыкновенного *Juniperus communis* L. в Западной Сибири/Михеева Н. А., Муратова Е. Н. // Цитология, 2005. т.Т. 47, N 8. - С. 747-752.
14. Пол у растений и гетерозис: сборник научных трудов. – Рига, Изд. ЛГУ им. П.Стучки, 1982. – 92 с.
15. Работнов Т.А. Фитоценология. М.: Изд-во МГУ, 1983. 291 с.
16. Раменский Л.Г. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л., Наука, 1971 – 334 с.
17. Салахов Н.В., Эколого-фитоценотическая приуроченность, жизненные формы и популяционная биология *Juniperus communis* L. в Республике Татарстан. Автореферат на соискание уч. степени к.б.н. М., 2009, 18 с.
18. Семериков Л.Ф. Популяционная структура древесных растений. М.: Наука, 1986. 140 с.
19. Соколова Е. И. (1992) Два пола зачем и почему? Всероссийский институт повышения квалификации инженерно-педагогических работников и специалистов профтехобразования. С.-Петербург, 41 с.
20. Ценопопуляция растений (основные понятия и структура). М. Наука, 1988. 215 с.
21. Уранов А.А. Онтогенез и возрастной состав популяций //Онтогенез и возрастной состав популяций. М. :Наука, 1967. С. 3-8.
22. Уранов А.А. Вопросы изучения структуры фитоценозов и видовых ценопопуляций//Ценопопуляции растений. М.:Наука, 1977. С. 8-20.
23. Шилов И.А., Экология: Учеб. Для биол. и мед. спец. вузов/И.А.Шилов.-4-е изд., стер. – М.: Высш. шк., 2003. – 512 с.: ил.
24. Экология. Авторы: Пушкарь В.С., Майоров И.С. , редактор: Александрова Л.И.
25. <http://www.newecologist.ru/ecologs-147-2.html>
26. <http://www.bibliofond.ru/view.aspx?id=116745>
27. <http://www.zoeco.com/ecol-lekci6-1.html>

28. http://www.botsad.ru/p_papers26.htm

29. <http://ours-nature.ru/b/book/5/page/8-glava-8-populyatsii/79-8-3-1-polovaya-struktura-populyatsiy>