

Б. А. Юрцев

## ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ КАК ОБЪЕКТ ГЕОБОТАНИКИ, ФЛОРИСТИКИ, БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ<sup>1</sup>

B. A. YURTSSEV. PLANT POPULATIONS AS AN OBJECT OF GEOBOTANY, FLORISTICS AND BOTANICAL GEOGRAPHY

Одним из центральных понятий цикла наук о растительном покрове является популяция (поселение) в самом широком (исходном!) — демографическом значении термина. Популяциям видов наземных растений присущи диалектически противоречивые качества: способность к расселению на фоне мозаичной среды (с сохранением определенной меры интеграции) и способность к экологической дифференциации («встраиванию» в жесткую матрицу экотопов). Микроэволюция в природных популяциях не всегда имеет выход в макроэволюцию, ее самая общая функция — тонкая регулировка генофонда популяции применительно к условиям конкретных экотопов. В статье рассматриваются факторы генетической дифференциации ценопопуляций одного вида на соседних контрастных экотопах (несмотря на панмиксию и обмен диаспор); факторы связи между разобщенными ценопопуляциями вида, принадлежащими сообществам одной ассоциации; факторы интеграции географических популяций, дополняющие панмиксию. Двум вышеуказанным качествам популяций соответствуют такие качества растительного покрова суши, как связность (организованность как системы региональных популяций) и мозаичность (матричность).

Развитие понятийно-терминологического аппарата таких наук, как геоботаника, флористика, ботаническая география, имеющих дело с территориальными совокупностями растений, невозможно без введения специального понятия и термина для совокупности особей того или иного вида на конкретной территории (в топографическом контуре). В этом значении у нас обычно употребляются два термина: русский — «поселение» и международный — «популяция» (от латинского *populatio* — население). Правда, термин «популяция» был впервые (более или менее строго) введен в биологическую литературу генетиками в специальном и более узком значении (Скворцов, 1982: 6). В. Иогансен предложил именовать им генетически гетерогенные совокупности особей одного вида, противопоставляя последние «чистым линиям». Позднее (но также в генетическом контексте) термин «популяция» стал широко употребляться для обозначения совокупности особей, связанных панмиксией и потому образующих единый генофонд; при этом предполагается та или иная степень обособленности последнего от генофонда соседних популяций — из-за частичной или полной (временной) репродуктивной изоляции, затрудняющей панмиксию (см., например, Мауг, 1963). Изучение природных популяций в генетическом аспекте составляет предмет генетики (и фенетики) популяций; к сожалению, исследования в этой области (особенно в нашей стране) на ботанических объектах резко отстают от таковых на объектах зоологических.

Распознавание в природе и разграничение генетических (=амфимиктических!) популяций встречается с серьезными, подчас непреодолимыми трудностями. Так, оно легче осуществимо в случае значительной топографической изоляции природных популяций (населений), но крайне затруднено у активных (цветущих) видов с огромным сплошным ареалом и широкой экологической ам-

<sup>1</sup> Доложено на Всесоюзном совещании по популяционной экологии растений в г. Пушкино в январе 1986 г.

плитудой в его пределах (например, у фоновых таежных видов деревьев). Представление об очень крупных размерах амфимиктических популяций растений основано на косвенных соображениях о дальнем переносе пыльцы и диаспор различными агентами, однако вероятность успешного опыления (эффективность, интенсивность панмиксии) с увеличением расстояния между растениями убывает очень быстро (в логарифмической зависимости от расстояния). Появившиеся в последнее время (см.: Erlich, Raven, 1969; Grant, 1971, 1980, 1985; Грант, 1985; Raven, 1972, 1976; Slatkin, 1981; Levin, 1981) экспериментальные данные говорят о том, что протяженность популяционных единиц (так называемых амфимиктических единиц или же соседств), связанных более или менее интенсивным генным обменом, у растений измеряется несколькими метрами или несколькими десятками метров;<sup>2</sup> эффективный обмен генетическими факторами между краевыми частями намного более протяженных популяций (поселений), вероятно, едва ли возможен; вопрос о природе эффективных механизмов генетической интеграции крупных популяций и видов (рас) в целом остается открытым (см. ниже). Наконец, большинство авторов согласно с тем, что у амфимиктических видов и видов с подавленным генеративным разномножением популяции (в генетическом плане) вообще отсутствуют и заменены клонами. Отсюда видно, что популяции в строго генетическом смысле (менделевские популяции) — отнюдь не универсальная категория, которая к тому же из-за низкой (почти нулевой) дискретности этих единиц и их слабой распознаваемости в природе имеет весьма ограниченное применение в области наук о природном растительном покрове. В то же время любая генетическая популяция — население (совокупность особей одного вида). Поэтому, понятие «популяция как носитель относительно обособленного генофонда» представляет один из распространенных случаев «популяции (населения)» и относится к ней, как видовой категория к родовой; содержание первой категории наиболее точно может быть передано словосочетанием «амфимиктическая (менделевская) популяция». Термин же «популяция» в самом общем значении (как родовая категория) фактически отвоевывается у генетики и синтетической теории эволюции представителями самых разных наук о природном живом покрове — биоте. Так, популяции растений (в широком демографическом понимании) стали предметом специальной дисциплины — демографии (популяционной биологии) растений. Аргументы за возврат к исходному (более широкому) значению термина «популяция (поселение)»: 1) универсальность (приложимость к любому населению в рамках данного вида); 2) операциональность, т. е. трактовка популяции как населения, ясно и точно очерчивает основные (в первую очередь демографические) параметры популяции, легкодоступные для изучения, — территория (границы, площадь, физико-географическая, биогеографическая характеристики), численность, плотность и ее распределение, возрастной состав особей; динамика демографических показателей — период обновления, рождаемость, смертность, популяционные волны и т. д. Возможности биологизации и экологизации подходов к изучению природных популяций неисчерпаемы (см. работы Т. А. Работнова (1950, 1984), Ж. Нагге (1982), А. А. Уранова (1975) и его учеников (Возрастной состав. . . , 1974)), а круг приложения данных популяционной биологии и популяционной экологии растений все расширяется; исключительно важны эти данные и для понимания генетических процессов (формы естественного отбора, генетико-автоматические процессы) в природных амфимиктических популяциях. Наглядный пример: значение распознавания r- и K-стратегий (Шанка, 1981) для понимания модусов эволюции в разных систематических группах; 3) демографическая трактовка популяций не только не снимает вопрос о степени и факторах генетической интеграции природных популяций, но, напротив, позволяет ставить его с максимальной непредвзятостью (не смешивая результаты исследования с исходными посылками).

Географический (био-, ботанико-географический) подход к природным популяциям растений приводит к распознаванию их иерархической структуры —

<sup>2</sup> К сходному заключению недавно пришел К. А. Малиновский (доклад на Всесоюзном совещании по популяционной экологии растений, г. Пущино, январь 1986 г.) на основе изучения дальности переноса пыльцы ветром и насекомыми в высокогорьях Украинских Карпат.

географической (регионального уровня) и эколопологической (внутриландшафт-ной). Иерархию популяций увенчивает вид как целое или его конкретная гео-графическая раса; в основании иерархической лестницы — ценопопуляции (шопуляции вида в рамках конкретных фитоценозов, биогеоценозов, фаций, микроэктонов). Региональные популяции вида, начиная с уровня конкретной флоры, ландшафта, геоботанического района, — предмет изучения флористики, науки о естественных флорах. Элементарные популяции (ценоотические) изуча-ются фитоценологией — отраслью геоботаники — и популяционной биологией; другие популяции эколопологического (внутриландшафтного) уровня, более сложные, чем ценопопуляция (например, популяции вида в рамках мезоэкто-топов или макроэктопов), интересуют как флористов, так и геоботаников, хотя и с разных точек зрения (Юрцев, 1982). Ботаническая география рассматривает всю иерархию популяций и их многовидовых систем.

Место крупных амфимиктических популяций в этой иерархии невозможно определить однозначно: в случае дизъюнктивного распространения вида их ареалы могут совпадать с контурами отдельных фитоценозов того или иного ранга, но могут быть включены в одну из них или пересекаться с ней (например, в случае незавершенности расселения). У видов со сплошным протяженным ареалом могут наблюдаться как популяционный континуум (когда границы амфи-миктической популяции зависят от начальной точки отсчета), так и относитель-ная дискретность амфимиктических популяций (в случае существования природ-ных барьеров для панмиксии или в случае вторичного смыкания некогда разоб-щенных популяций).

Природным популяциям растений присущи некоторые фундаментальные качества, на первый взгляд противоположные (взаимно противоречивые), однако находящиеся в отношениях диалектического единства.

**А. Текучесть** («растекание живой материи», по В. И. Вернадскому) — способность широко расселяться, осваивая все пригодные для поселения экотопы в пределах потенциального экологического ареала (амплитуды толерантности) вида и сохраняя при этом определенную меру г е н е т и ч е с к о й и н т е г р а ц и и; способность наземных растений при рас-селении преодолевать нестроту и экологическую контрастность абиотической среды. Однако осваивать разнообразные экотопы в пределах своего ареала популяция растений могут лишь благодаря своей фенотипической (модифика-ционной) и генотипической пластичности, способности настраиваться на мест-ные условия, встраиваться в жесткую матрицу контрастных экотопов, как бы подчиняться ей, что проявляется в э к о л о г о - г е о г р а ф и ч е с к о й д и ф ф е р е н ц и а ц и и видов и их крупных популяций.

**Б. Делимость** природных популяций (до некоторого порогового уровня численности) — способность небольшой уцелевшей или попавшей на новую территорию их части продолжить существование и развитие материнской популяции, сочетающаяся со способностью их к воссоедине-нию, слиянию с сестринскими популяциями при восстановлении контакта.

На фоне длительных циклических изменений среды (в первую очередь гидро-термических условий: соотношения тепла и влаги) периоды активного расселе-ния вида в оптимальные фазы, заселения разнообразных экотопов, повышения численности и связности природных популяций чередуются в пессимальные фазы с периодами дробления крупных популяций на разобщенные, малые; эта повторяющаяся смена фаз трансгрессии и регрессии популяций вида про-является как самые крупные популяционные волны, стимулирующие эволю-ционные и микроэволюционные процессы (Юрцев, 1976).

На уровне фитоценоза, физико-географической фации, микроэктопа, био-геоценоза слияние демографического и генетического аспектов популяции наи-более очевидно. Не случайно крупнейшие теоретики в области генетики и дарвинизма И. И. Шмальгаузен (1964), Н. В. Тимофеев-Ресовский и др. (1969, 1973) считали именно ценопопуляцию популяцией *sensu stricto* (амфимиктиче-ской популяцией), элементарной ячейкой эволюции вида. В самом деле, в ус-ловиях суши соседние экотопы могут быть весьма контрастны, следовательно, и обитающие на них ценопопуляции одного вида должны быть способны к диф-ференциальной генотипической адаптации к каждому данному экотопу —

в противном случае адаптивная эволюция была бы вообще невозможна, так как мутации, приспособительные к контрастным экологическим обстановкам разных экотопов, объединяясь в геофонде местной амфимиктической популяции, нейтрализовали бы друг друга. Можно предположить, что ценопопуляции контрастных экотопов должны отличаться по крайней мере частотами, а возможно, и набором аллелей генов, ответственных за те или иные элементы адаптации. Это предположение во многих случаях подтверждается прямыми наблюдениями за распределением адаптивно-ценных признаков конкретного вида на различных его экотопах (см. также Розанова, 1946; Спнская, 1948); прямое экспериментальное подтверждение содержится в фундаментальных исследованиях Е. Е. Гогиной (1983) по генетике популяций различных видов рода *Thymus*.

Основной аргумент, выдвигаемый противниками взгляда на ценопопуляцию как на генетически обособленную единицу (Василевич, 1983; Ипатов, Кирикова, 1986), заключается в том, что ареал эффективной панмиксии намного шире контуров отдельных фитоценозов. Однако, как уже говорилось, накапливающиеся данные о протяженности амфимиктических популяций (или их подразделений с эффективным свободным геним обменом) заставляют критически отнестись к прежним априорным представлениям об их якобы очень крупных, даже гигантских размерах. Эффективность панмиксии быстро убывает с увеличением расстояния между особями растений: максимальна она в пределах одного сообщества. Правда, красивые особи одного вида в соседних фитоценозах могут расти столь же близко друг от друга, однако в соседних ценозах нередко несходны условия и набор агентов переноса пыльцы и диаспор (диффузии генетических факторов) — неодинакова проводимость среды для панмиксии; самое же главное это то, что соседние контрастные экотопы должны отличаться векторами естественного отбора (дизруптивный отбор), что для вида, общего для двух сообществ, усиливается несходным набором ценопартнеров в этих сообществах; поэтому гены или аллели, адаптивно-ценные в одном сообществе, могут быть нейтральными или даже вредными в соседнем, что резко снижает значение и эффективность панмиксии между особями из контрастных фитоценозов, а также значение обмена диаспорами: эти процессы взаимно обогащают генофонды соседних ценопопуляций, но замедляют темпы их дивергентной адаптивной эволюции. Впрочем, популяции многих видов имеют различные механизмы, частично выводящие разномнение особей с адаптивно-ценными признаками из-под контроля панмиксии (факультативный апомиксис, самоопыление, вегетативное размножение и т. д.). Соответственно различают аллопатрическое видообразование (Старобогатов, 1985).

Особей одного вида в одном конкретном фитоценозе (как членов единой ценопопуляции) объединяет общность «интересов» в отношениях с особями других видов, а от результатов этих отношений непосредственно зависят конкурентное преуспевание данной ценопопуляции и микроэволюционные процессы в ней. В самом деле, особи, каждая из которых конкурентно преуспевает в своей ценопочке, будут иметь в среднем более высокое представительство в следующем поколении особей данной ценопопуляции, и потому концентрация адаптивно ценных аллелей в ней должна постепенно повышаться. Если бы вся локальная и региональная популяция вида представляла жесткое, монолитное целое, микроэволюционная адаптация его к условиям конкретного экотопа была бы невозможна. Есть основания считать, что далеко не всегда микроэволюционные процессы имеют макроэволюционный эффект (Тахтаджян, 1983) и что едва ли не самой универсальной функцией микроэволюции, по-видимому, является тонкая регуловка генофонда вида применительно к условиям конкретных экотопов и к конкретным сочетаниям видов, т. е. на уровне фитоценозов и ценопопуляций. Многие тонкие закономерности и механизмы такой регуловки недавно были вскрыты и проанализированы Гогиной (1983) на примере отечественных видов рода *Thymus*.

Работами советских фитоценологов (Ипатов, 1966, 1970; Ипатов, Кирикова, 1986; Василевич, 1983) установлено, что каждый фитоценоз может быть описан как непрерывное множество периодически повторяющихся ценопочек, парцелл и других слабодискретных систем непосредственно взаимодействующих

щих особей (краевые особи могут быть членами двух-трех ценоячеек одновременно). От характера, набора и сцепления ценоячеек зависят наблюдаемое состояние сообщества и его «биогеоценотическая работа». Однако подобно тому как любая особь — лишь эпизод существования ценопопуляции и вида в целом, любая ценоячейка — эпизод существования сообщества, ее протяженность в пространстве и во времени невелика, определяется горизонтальными и вертикальными размерами центральной (доминирующей) особи, а также долговечности последней. Поэтому поддержание в пределах конкретного экотона однородного в пространстве и во времени сочетания ценоячеек — функция ценопопуляций соответствующих видов, образующих (как и особи в ценоячейке) конкурентную систему на базе распределения жизненного пространства и материально-энергетических ресурсов данного экотона. Именно ценопопуляции подводят статистический итог взаимодействия всех составляющих их особей в генеральной совокупности ценоячеек, и именно они осуществляют статистическое «планирование» следующего поколения ценоячеек, формирующегося на матрице предшествующего. От них зависят и адаптация сообщества к меняющимся внешним условиям, и филоценогенез.<sup>3</sup>

Любая ценопопуляция связана (хотя и по-разному) обменом генетической информации как со своими ближайшими соседями — ценопопуляциями того же вида, населяющими соседние (более или менее контрастные) экотопы, так и с более удаленными ценопопуляциями той же ассоциации, обитающими в сходных экологических условиях. Несмотря на большую пространственную удаленность, связи между разобщенными ценопопуляциями одной ассоциации во многих отношениях могут быть более тесными из-за сходства экологических условий и сходства набора ценопартнеров, что определяет подобие векторов отбора, полезность и эффективность обмена адаптивно-ценными генами (через амфимиксис и перенос диаспор). Обмен может усиливаться также выборочным переносом пыльцы и спор определенными видами животных (например, от поляны к поляне через лесные массивы или от рощи к роще через открытые пространства, от водоема к водоему и т. д.). Наконец, затрудненность обмена генетическими факторами из-за пространственной обособленности ценопопуляций одной ассоциации может отчасти компенсироваться гомологичным мутированием и параллельным отбором адаптивно-ценных мутаций в сходных условиях. Поэтому, несмотря на известную разобщенность, однотипные ценопопуляции вида (в рамках одной фитоценозы невысокого ранга) образуют целостную систему.<sup>4</sup> То же, по-видимому, справедливо и для разных фитоценозов одной ассоциации, несмотря на их известное варьирование по составу и сложению.

Как уже говорилось, флористика имеет дело с географическими (региональными) популяциями видов. Основные подходы ее к изучению географических популяций и соответствующие показатели (географическая и эколого-географическая структура популяции, географическая активность и др.) рассматривались мной в специальном докладе на предыдущей конференции памяти А. А. Уралева и в ряде публикаций (Юрцев, 1982, 1983, 1987а), поэтому здесь остановимся лишь на отдельных дискуссионных вопросах.

До сих пор еще высказывается мнение, что предмет флористики — лишь качественный состав (набор, композиция) таксонов (в первую очередь видов) на данной территории. Привлечение популяционных характеристик видов к анализу флоры не оспаривается, иногда даже приветствуется, но представляется как заимствование флористами понятий и методов синэкологии (Чернов, 1984). При этом упускается, что современная научная концепция вида целиком проникнута популяционно-генетической идеологией и методологией. Уже

<sup>3</sup> Поэтому обе существующие концепции фитоценоза — как множества систем особей (в конечном счете, как структурно-динамического типа ценоценотической организации, инвариантного к видовому составу особей, но производного от их ценобиотических свойств) и как системы ценопопуляций (парциальной флоры экотона) — взаимозаменяемы и дополняют одна другую: в их совмещении и взаимном обогащении — ключ к пониманию природы фитоценоза.

<sup>4</sup> Совокупности симпатричных ценопопуляций одного вида, населяющие экологически контрастные типы экотопов и, несмотря на свободное скрещивание, обнаруживающие ощутимые морфофизиологические различия, обычно именуются экологическими расами (Сивская, 1948; Корчагин, 1964).

давно в основе работы систематики, ревизирующего видовой состав изучаемой им группы, лежит исследование эколого-географической изменчивости природных популяций, для чего необходим регулярный и массовый (популяционный) материал со всего ареала каждого таксона. Соответственно даже классическая, первая по очередности задача флористики — инвентаризация флоры — на современном уровне существенно трансформируется и уже не сводима к простой идентификации набора видов и подвидов — следует выявить также фенотипическое, а затем и генотипическое своеобразие местного населения каждого вида в границах изучаемой естественной флоры (флор), в том числе своеобразие его эколого-ценологических связей. Недопонимание этого приводит к тому, что важную и трудную научную и народнохозяйственную задачу сохранения богатства генофонда региональной флоры обычно подменяют более простой (при всей ее первоочередности) задачей сохранения видового разнообразия, хотя речь должна идти также о сохранении богатства генофонда каждого вида и его региональной популяции (Тахтаджян, 1978 : 27).

Говоря о региональных популяциях видов, населяющих разнообразный спектр экотопов, нельзя не коснуться факторов интеграции больших популяций. Выше уже указывалось, что радиус эффективной панмиксии, по данным еще немногочисленных специальных исследований, оказался очень невелик. Если это подтвердится на более широком круге объектов, придется признать, что панмиксия способна связать непосредственно лишь сравнительно небольшие части крупной амфимиктической популяции (в первую очередь ближайших соседей), но отнюдь не всю популяцию в целом. Вероятно, то же справедливо и в отношении обмена диаспорами. Передача генетической информации, за рядом исключений, происходит достаточно медленно (если рассматривать не только быстрые процессы опыления, формирования и переноса диаспор, но и достижение дочерними особями половозрелого состояния, завоевание ими «места под солнцем», размножение новообразовавшихся или привнесенных генетических факторов до ощутимых концентраций в генофонде популяции) и на сравнительно небольшие расстояния. Впрочем, существенные поправки могут внести большие популяционные волны, о которых говорилось выше; они, в частности, сопровождаются значительным обновлением генотипического состава большой (региональной) популяции за счет активного расселения уцелевших в пессимальные фазы и испытывавших неизбежную трансформацию генофонда реликтовых («осколочных») малых популяций. Постулируется возможность сравнительно быстрых (иногда ароморфных) макроэволюционных преобразований в малых (в том числе краевых) популяциях, за которыми может последовать широкое расселение нового таксона в изменившейся физико-географической обстановке (Тахтаджян, 1983).

Так или иначе, но одного обмена генетической информацией через панмиксию и разнос диаспор недостаточно для объяснения интегрированности больших географических популяций: этот фактор генетической интеграции эффективен лишь в сочетании с другими, такими как единство происхождения (общность «генетического материала»); определенный запас стабильности, или инертности, генофонда («консерватизм наследственности»); значительная амплитуда модификационной пластичности (при общности норм экологических реакций); наконец, гомологичное мутирование и параллельные (микро)эволюционные преобразования при сходном изменении условий среды (элементы парафилии). При этом ценопопуляции опорных экотопов вида (в особенности те, что приурочены к регулярно повторяющимся элементам ландшафта и характеризуются повышенной численностью и жизненностью особей) образуют основу («костяк», «скелет») пространственной структуры географической популяции. Чем шире освоенный видом спектр экотопов, тем выше общее богатство генофонда и тем замедленнее должна быть эволюция вида (тот же эффект может достигаться полиплоидией). В нормальном случае хранителями стабильности вида являются популяции из центральной части его ареала, как правило, характеризующиеся более высокими численностью и слитностью, более широким спектром экотопов.

Любое подразделение растительного покрова Земли (вплоть до уровня фитоценозов) представляет совокупность и систему видов, точнее, их местных популяций соответствующего ранга, и в этом смысле оно является флорой. Объект

сравнительной флористики — региональные флоры — уже общего понятия «флора», применимого и к многовидовым совокупностям и системам популяций экотопологического (внутриландшафтного) уровня — парциальным флорам (Юрцев, 1982). Фитоценоз как элементарную парциальную флору (систему ценопопуляций) изучают геоботаники-фитоценологи. Уровень региональных флор начинается с конкретных (элементарных) флор по А. И. Толмачеву, сопоставимых с флорой ландшафта или геоботанического района. Для геоботаника-фитоценолога растительный покров любого геоботанического района — сложная, но закономерная макро-(или мезо-)комбинация фитоценозов. Для флориста-ботаникогеографа растительный покров того же ландшафта — конкретная (элементарная) флора, т. е. единая система местных (принадлежащих данному ландшафту) популяций всех видов растений; такой подход к растительному покрову сложно дифференцированных территорий позволяет выявить в нем, на фоне сложной мозаики местоположений (эктопий), экотопов и их фитоценозов, черты биологического единства (организованности). Так, если сравнить (как это часто делается) растительный покров некоторой элементарной фитоценологии (например, геоботанического района) с тканью, то нитями, из которых она соткана, будут служить местные ландшафтные популяции различных видов растений, при этом численность популяций можно отразить толщиной нити. Ясно, что основу всей ткани составят нити, символизирующие популяции активных видов; в эту основу будут локально вплетаться нити популяций гемистепотных и стенопотных видов, именно они придадут ткани ее характерный и неповторимый узор (равно как и изменение толщины «опорных» нитей на разных участках ткани). Мозаичность (матричность) и связность (цельность, организованность и как следствие непрерывность, или континуальность) растительного покрова сложно дифференцированных территорий — два его неотъемлемых, взаимно дополняющих качества, соответствующие рассмотренным выше двум общим качествам популяций (их текучести и экологической дифференцированности).

Для того чтобы понять, как функционирует система местных популяций видов растений (как осуществляется распределение между ними жизненного пространства и материально-энергетических ресурсов территории и как поддерживается подвижное равновесие между ними на фоне периодических изменений климата), важно не только выявить основные взаимозаменяющие флороценотические комплексы видов с оптимумом на разных классах экотопов, изучить парциальные флоры этих экотопов в целом, но и выяснить специфический рисунок (узор) размещения экотопов, опорных для разных групп видов, т. е. служащих для них капалами расселения и панмиксии, а также экологическими рефугиумами в пессимальные климатические фазы. Так, для ландшафтов с хорошо разработанным рельефом характерно взаимозамещение комплексов видов, связанных с водоразделами и долинами. Для каждого экологически и флористически своеобразного класса парциальных флор важно выяснить также степень связности (непрерывности или, напротив, разобщенности) в данном ландшафте, типы внутриландшафтного размещения фоновых и редких видов и т. д. Специального анализа заслуживает комплекс видов с повышенной активностью, т. е. повсеместных и эвритоных или гемизвритоных, образующих основу ткани растительного покрова. Закономерности размещения на территории элементарной флоры основных взаимодействующих и взаимозаменяющих комплексов видов и их опорных экотопов характеризуют инфраструктуру («подструктуру») флоры как один из элементов организации (связности) растительного покрова (Юрцев, 1987б). Выявление инфраструктуры флоры имеет исключительное значение для прогноза будущих изменений растительного покрова территории и для выяснения его истории.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 247 с. — *Возрастной состав популяций цветковых растений в связи с их оптогенезом* / Под ред. А. А. Уранова. М.: Изд-во МГУПИ, 1974. 260 с. — *Гогина Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде *Thymus* L.*: Автореф. дис. . . д-ра биол. наук. М., 1983. 48 с. — *Грант В. Проблемы генетического потока в географическом масштабе.* — Журн. общ. биологии, 1985, т. 46, № 1, с. 20—

31. — *Ипатов В. С.* О понятии фитоценоз и элементарной ячейке общественной жизни растений. — Вестн. ЛГУ. Сер. биол., 1966, вып. 3, с. 56—62. — *Ипатов В. С.* Некоторые вопросы теории организации растительного покрова. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 2, с. 184—195. — *Ипатов В. С., Кирикова Л. А.* Цепозлементы в растительном покрове. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 5, с. 580—587. — *Корчагин А. А.* Внутривидовой (популяционно) состав растительных сообществ и методы его изучения. — В кн.: Полевая геоботаника. М.: Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 63—131. — *Пианка Э.* Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с. — *Работнов Т. А.* Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах. — Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3, вып. 6, 1950, с. 7—204. — *Работнов Т. А.* Луговедение. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1984. 319 с. — *Розанова М. А.* Экспериментальные основы систематики растений. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1946. 255 с. — *Ситская Е. П.* Динамика вида. М.: Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 526 с. — *Скворцов А. К.* Микроэволюция и пути видообразования. М.: Знание, 1982. 58 с. — *Старобогатов Я. И.* Проблемы видообразования. М.: Изд-во ВИНИТИ, 1985. 94 с. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Тахтаджян А. Л.* Макроэволюционные процессы в истории растительного мира. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 12, с. 1593—1603. — *Тимофеев-Ресовский П. В., Воронцов Н. Н., Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. М.: Наука, 1969. 407 с. — *Тимофеев-Ресовский Н. В., Яблоков А. В., Галатов Н. В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277 с. — *Уранов А. А.* Возрастной спектр фитоценопопуляций как функция времени и энергетических волновых процессов. — Научн. докл. высш. школы. Биол. науки, 1975, № 2, с. 7—33. — *Чернов Ю. И.* Флора и фауна, растительность и животное население. — Журн. общ. биологии, 1984, т. 14, № 6, с. 732—748. — *Шмальгаузен И. И.* Кибернетические вопросы биологии. Новосибирск: Наука, 1964. 224 с. — *Юрцев Б. А.* Берингия и ее биота в позднем кайнозое: синтез. — В кн.: Берингия в кайнозое. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1976, с. 202—212. — *Юрцев Б. А.* Флора как природная система. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 3—22. — *Юрцев Б. А.* Географические популяции видов как объект флористики. — В кн.: Тез. докл. VII Делегатского съезда ВБО. Л.: Наука, 1983, с. 58. — *Юрцев Б. А.* Флора как базовое понятие флористики: содержание понятия, подходы к изучению. — В кн.: Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987а, с. 13—28. — *Юрцев Б. А.* Элементарные естественные флоры и основные единицы сравнительной флористики. — В кн.: Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987б, с. 47—66. — *Erlich P. R., Raven P. H.* Differentiation of population. — Science, 1969, vol. 165, p. 1228—1232. — *Grant V.* Plant speciation. New York: Columbia Univ. Press, 1971. X+435 p. [Перевод: Грант В. Видообразование у растений/Пер. П. О. Фоминой под ред. и с предисл. А. Л. Тахтаджяна. М.: Мир, 1984. 528 с.] — *Grant V.* Gene flow and the homogeneity of species populations. — Biol. Zentralblatt, 1980, vol. 99, p. 157—169. — *Grant V.* The evolutionary process. New York: Columbia Univ. Press, 1985. XI+498 p. — *Harper J. L.* Population biology of plants. 5th ed. London: Academic Press, 1982. XXII+892 p. — *Levin D. D.* Dispersal versus gene flow in plants. — An. Missouri Bot. Gard., 1981, v. 68, p. 233—253. — *Mayr E.* Animal species and evolution. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 1963. XVI+797 p. [Перевод: Майр Э. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир, 1968. 597 с.] — *Mayr E.* Population, species and evolution. Cambridge, Mass.: Harvard Univ. Press, 1970. XVIII+453 p. [Перевод: Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. 460 с.] — *Raven P. H.* Рец. на кн.: Verne Grant. Plant speciation. New York, 1971. — The Bryologist, 1972, vol. 75, N 4, p. 610—611. — *Raven P. H.* Systematics and plant population biology. — Syst. Bot., 1976, vol. 1, p. 284—316. — *Slatkin M.* Estimating levels of gene flow in natural populations. — Genetics, 1981, vol. 99, p. 323—335.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,  
Ленинград. ]

Получено 30 XII 1985.

## S U M M A R Y

One of the central concepts in the assemblage of sciences dealing with plant cover is that of population in its demographic meaning. Populations of terrestrial plants combine some contradictory qualities such as their ability to disperse over mozaic environments, keeping a certain measure of genetic integrity, versus their ability to differentiation, fitting the rigid matrix of habitats. Microevolution in natural populations does not always reach macroevolutionary results, one of the most universal functions of it being a subtle regulation of gene pool of a population adaptive to a concrete environment. Factors of genetical differentiation of coenopopulations of a species in neighbouring contrasting habitats, despite the panmixia and the exchange by diaspores, are considered, along with the factors of integration of a geographic population, supplementing the panmixia. The above two qualities of the populations are responsible for the following qualities of terrestrial plant cover: its integrity (as a system of regional populations) and its mozaic (matrix) pattern. A concept of infrastructure of a flora is introduced, suggesting the analysis of mutual disposition in the given area of basic floristic complexes according to the pattern of their habitats.