

МОДУЛЬ 2 Деревья вне лесов

Изучение конкретного примера 2.2

Разработка вариантов сохранения двух видов деревьев за пределами лесов

Дэвид Бошер



Благодарность

Редакторы данного учебного руководства по генетическим ресурсам лесов хотели бы поблагодарить Яркко Коскела и Барбару Винчети за их вклад в определение потребности в руководстве и за их постоянную поддержку во время его подготовки. Мы выражаем признательность за важные рекомендации контрольной группе ученых в Bioversity International Елизавете Гольдберг, Джозефу Турок и Лоре Снук, которые на разных этапах поддерживали этот проект.

Данное учебное руководство было апробировано в ходе выполнения нескольких учебных мероприятий по всему миру. Мы хотели бы с благодарностью отметить ценную обратную связь, полученную от многих слушателей и их преподавателей, в частности, Рикардо Алиа и Сантьяго Гонсалес-Мартинес из Национального института сельского хозяйства и продовольственных исследований (INIA), Испания.

Мы хотели бы выразить особую благодарность Иену Доусону, Всемирный центр агролесоводства, за его обзор Конкретных примеров, представленных в этом модуле. Его ценные отзывы позволили значительно улучшить модуль.

Видеоролик «*Восстановление лесных ландшафтов – более масштабная картина*» был подготовлен и выпущен МСОП-Международным союзом охраны природы от имени Глобального партнерства по восстановлению лесных ландшафтов. Фотографии, использованные в презентации PowerPoint, являются собственностью Колина Хьюза, Дэвида Бошера, Кэтрин Фримарк, Марка Сандифорда, компании Google, Национального географического института Коста-Рики и Королевских ботанических садов в Кью.

И, наконец, выпуск учебного руководства по генетическим ресурсам лесов был бы невозможным без финансовой поддержки Австрийского агентства сотрудничества в целях развития в рамках проекта «Развитие потенциала профессиональной подготовки и людских ресурсов для управления биологическим разнообразием лесов», реализованного Bioversity International в период 2004-2010 гг. Мы также хотели бы поблагодарить финансируемый Европейской комиссией Проект «SEEDSOURCE» за дополнительную финансовую поддержку.

Все иллюстрации переплета были выполнены Розмари Вайз, а макет был подготовлен Патрицией Тадза. Мы благодарим их за прекрасную работу.

При финансовой поддержке
Austrian
Development Cooperation

совместно с



Ссылка:

Бошер Д. 2012. Разработка вариантов сохранения двух видов деревьев за пределами лесов. Изучение конкретного примера и заметки преподавателя. Учебное руководство по генетическим ресурсам лесов. Под редакцией Бошер Д., Бодзано М., Лу Дж., Рудебджер П. Bioversity International, Рим, Италия. <http://forest-genetic-resources-training-guide.bioversityinternational.org/>

ISBN 978-92-9043-904-2
ISSN 2223-0165

Bioversity International
Via dei Tre Denari, 472/a
00057 Maccarese, Rome, Italy
© Bioversity International, 2012
Bioversity International является рабочим названием Международного института генетических ресурсов растений (IPGRI).

МОДУЛЬ 2 Деревья вне лесов

Изучение конкретного примера 2.2

Разработка вариантов сохранения двух видов деревьев за пределами лесов

Дэвид Бошер, кафедра растениеводства Оксфордского университета

Сохранение в Центральной Америке сталкивается с проблемой. Сезонно сухой лес является разнообразным и отличающимся, в нем существует множество социально и экономически важных видов, которые использовались в большей части тропиков (например, *Calliandra calothyrsus*, *Gliricidia sepium*). Тем не менее, существующие охраняемые территории охватывают очень небольшую часть первоначальных лесов. Имеется также несколько нетронутых массивов сухих лесов, подлежащих сохранению. Степень, до которой *in situ* охраняемые территории подходят для сохранения, зависит от целого ряда факторов, таких как размеры леса, степень фрагментации и сложившиеся социально-экономические условия и др. Эти сохранившиеся сухие леса, как правило, небольшие (от 1 до 500 га), то есть меньше площади лесов, которые можно было бы считать жизнеспособными. Кроме того, они сильно рассеяны, так что идеальное поддержание одного крупного заповедника зачастую является невыполнимой задачей. Следовательно, следует изучить биологические и социальные возможности управления сетями небольших участков леса в рамках текущей мозаики землепользования. Мероприятия по сохранению такого сухого леса должны рассматривать подходы, которые отходят от традиционной парадигмы *in situ* сохранения, которая делает акцент на охраняемые территории «дикой природы», а вместо должны уделить внимание способам, с помощью которых можно осуществлять сохранение видов, распространенных в сильно измененном типе леса.

Настоящее Изучение конкретного примера предоставляет возможность выявления роли, которую деревья вне лесов могут играть в деле сохранения генетических ресурсов. Упражнение рассматривает общий вопрос «*Могут ли генетические ресурсы ценных деревьев сохраняться вне лесов, и, если да, то какие меры должны быть приняты, чтобы гарантировать их сохранение?*» В Изучении конкретного примера представлены данные экологических, генетических и социально-экономических исследований, проведенных в 1990-х годах в сухих лесах Коста-Рики и Гондураса. Изучение конкретного примера рассматривает две древесные породы, *Pachira quinata*, Бомбиковые и *Swietenia humilis*, Мелиевые. Оба вида имеют местное социально-экономическое значение, сходную экологию и рассматриваются как представляющие интерес для сохранения.

Используйте представленную здесь информацию, чтобы разработать план действий по обеспечению эффективного сохранения и использования обоих видов вне лесов. В ходе групповых обсуждений вы должны рассмотреть следующие вопросы и вам нужно подумать о следующем:

- какую систему скрещиваний (тип опыления) имеет каждый вид? Деревья самоопыляются и, если да, то при каких обстоятельствах? Как способы распространения пыльцы и семян зависят от фрагментации/изоляции?
- ведет ли поддержание видов в агроэкосистемах к снижению уровня генетической изменчивости и, если да, то какие стратегии управления могут

быть использованы, чтобы избежать такого явления?

- какие факторы и угрозы ограничивают поддержание *P. quinata* и *S. humilis* (краткосрочные/долгосрочные) в условиях фрагментации в фермерском хозяйстве? Являются ли они одинаковыми или различаются для каждого вида? Подумайте о проблемах таких, как генетические (например, самоопыление), **экологические** (например, отсутствие возобновления), **социальные** (например, землевладение, использование);
- требуется ли какая-либо дополнительная информация, которая могла бы помочь подойти к более точным заключениям?

В вашем плане действий вы должны указать:

- основные биологические особенности видов;
- конкретная деятельность, направленная на обеспечение использования и сохранения обоих видов в данной агроэкосистеме (включая поддержание генетического разнообразия). Должна ли она быть одинаковой или различаться для каждого вида, каким образом?
- конкретная деятельность, направленная на обеспечение использования и сохранения обоих видов в данной агроэкосистеме (включая поддержание генетического разнообразия). Должна ли она быть одинаковой или различаться для каждого вида, каким образом?
- как вы будете реализовывать план действий? Кто будет осуществлять деятельность, какую деятельность, где и как вы будете ее оплачивать.

Введение

Низменности на юге Гондураса используются, в основном, для выпаса скота и экспортного сельского хозяйства (мускусная дыня, арбуз, сахарный тростник) и характеризуются субтропическим климатом с ярко выраженным сухим сезоном (октябрь-май). В предгорьях представлена изменяющаяся мозаика землепользования с преобладанием производства кукурузы и сорго (*milpas* - кукурузные поля), чередующегося с землями под паром и мелкомасштабным выпасом скота, а в более влажных районах с производством кофе низкой интенсивности. Отсутствие механизированной обработки почвы и контроля передвижения скота, как правило, предоставляют возможность для естественного возобновления чрезвычайно разнообразного спектра видов деревьев за счет семян, находящихся в почве, поросли, пней, а также новых семян. В соответствии со стремлением максимально эффективно использовать имеющиеся ресурсы, многие фермеры активно охраняют подпопуляцию видов деревьев, продукцию которых они ценят (например, древесное топливо, строевой лес). В результате некоторые деревья на кукурузных полях или пастбищах достигают репродуктивной зрелости. Деревья другой подпопуляции видов остаются в виде дающих побеги пней (до 17 000 на гектар) просто потому, что их ликвидация не может принести достаточные выгоды. Многие из этих деревьев также достигают репродуктивной зрелости в течение парового периода. В этих низменностях, следовательно, в рамках окружающего взаимодействия между лесом и сельским хозяйством, сформировывается неравномерный лес и это подходит для междисциплинарных исследований, наряду с социально-экономическими условиями.

Виды, рассматриваемые в Изучении конкретного примера

Pachira quinata (синоним *Bombacopsis quinata*) – это лиственное дерево средней и большой величины, происхождением из Центральной Америки, Колумбии и Венесуэлы. Это гермафродит, в значительной степени самонесовместимый и, в основном, опыляется летучей мышью (*Glossophaga soricina*).

Его семена слабо прикреплены, что облегчает распространение с помощью ветра. Древесина пользуется большим спросом, это привело к инвестициям в создание крупных насаждений, а также лесонасаждений фермеров в Центральной Америке. Дерево хорошо растет в насаждениях, саженцы выращиваются из семян. Оно также может размножаться вегетативно - колями и используется для живой изгороди в районах своего ареала. Выборочная рубка, лесочистка и разрушительные методы ведения сельского хозяйства привели к тому, что этот в недавнем прошлом распространенный вид, стал, в значительной степени, ограниченными изолированными остатками леса, а некоторые популяции считаются находящимися под угрозой исчезновения.

Swietenia humilis – это однодомное, лиственное дерево среднего размера, произрастающее вдоль Тихоокеанской границы Центральной Америки и Мексики. Оно опыляется небольшими бабочками, пчелами и другими насекомыми, а его плоды содержат большие семена, распространяемые ветром. При контролируемом опылении выявлено, что вид является самонесовместимым. Пиломатериалы, полученные из этого дерева высоко ценятся, но коммерческому лесовосстановлению в рамках естественного ареала вида препятствует высокая распространенность древоточца *Hypsipyla grandella*. В случаях, когда популяции *S. humilis* и *S. macrophylla* являются симпатрическими, имеет место гибридизация, и определенность видов подвергается сомнению. Популяции на большей части ареала вида были сокращены и фрагментированы, что привело к включению вида в 1973 году в Приложение 2 СИТЕС и классификации МСОП, как «уязвимого».

Характер распространения на уровне видов

Для определения видового состава деревьев и кустарников южных агроэкосистем Гондураса были проведены два экспресс ботанических исследования (техника выборочного отбора проб). Первое исследование на уровне деревень состояло из инвентаризации видов в четырех сельских сообществах, которые отражают региональные различия между социально-экономическими градиентами и градиентами окружающей среды. В рамках каждого сообщества по социально-экономическому градиенту были отобраны 20 домашних хозяйств, а также, для проведения инвентаризации было отобрано случайным образом земельные единицы из числа тех, которые обрабатываются этими домашними хозяйствами. Выделение категории земельных единиц было основано на определениях, предоставленных владельцами домашних хозяйств. В каждой земельной единице виды регистрировались как существующие или отсутствующие. Вид считался существующим, если он может быть идентифицирован как древесная особь, поэтому эта категория включала также живые пни. При втором исследовании на уровне леса проведена инвентаризация разнообразия деревьев в подмножестве участков леса на юге Гондураса. Леса были выбраны не случайно, а с целью максимального привлечения географического распространения, и смещены в сторону нескольких оставшихся, относительно крупных лесных массивов (например, > 50 га). Все леса в значительной степени, если не полностью, состояли из вторичного возобновления разного возраста. Первозданный естественный сухой лес, по-видимому, больше не существует на юге Гондураса, хотя вполне вероятно, что некоторые старые деревья являются остатками гораздо более старого леса. Оставшийся лесной покров состоит из насаждений деревьев, площадь которых составляет всего 2 га, редко превышая 20 га, и обычно считается слишком небольшой, чтобы представлять ценность для сохранения.

Виды различаются в районах своего распространения. *S. humilis* является одним из наиболее часто встречающихся видов (только 7 из > 250 древесных пород встречаются чаще), при этом он встречается в фермерских хозяйствах

так же часто, как и в лесах (Таблица 1). Напротив, *P. quinata* встречается реже, чем *S. humilis*, но гораздо чаще в лесах, чем на сельскохозяйственных угодьях. По сравнению с приусадебными участками и садами, где обычно осуществляется посадка, оба вида деревьев были более распространены на землях под паром, на полях и пастбищах (Таблица 1). Все они являются системами, в которых обычно имеет место естественное возобновление. Оба вида также продемонстрировали значительные различия в произрастании в четырех сообществах (Таблица 1), вероятно, из-за сочетания биологических и человеческих факторов.

Два крупных массива леса на юге Гондураса указывают на то, что оба вида имеют близкий уровень распространенности в спелом лесу. В относительно ненарушенных лесах в Серро Гуанакауре *P. quinata* является распространенным видом, как и *S. humilis*. В Серро Лас-Таблас, в одном из самых спелых вторичных лесов в этом районе, встречается большое количество зрелых деревьев *P. quinata* и *S. humilis* (плотность до 17,0 и 9,6 деревьев на га, соответственно). В Коста-Рике, оба вида встречаются на близком уровне в менее нарушенных участках охраняемого сухого леса (например, спелые леса Ломас Барбудал, Плайя Нансите, Таблица 2). Таким образом, есть основания полагать, что в южной части Гондураса *P. quinata* встречается в фермерских хозяйствах реже, отчасти, вследствие неблагоприятных методов управления (см. ниже), а не естественной тенденции к низкой плотности.

On-farm распространенность *S. humilis* не может объясняться только предпочтениями вида фермерами (см. раздел «Модели управления *P. quinata* и *S. humilis* на юге Гондураса»), учитывая, что естественное возобновление происходит до того, как фермеры могут помочь его росту. *S. humilis*, как и его близкий родственник *S. macrophylla*, буйно разрастаются в условиях тяжелого нарушения, которое имеет место при ведении традиционного сельского хозяйства на юге Гондураса. Будучи прижившимся, он может существовать в течение десятилетий в сомкнутых лесах, которые могут образоваться на заброшенных землях под паром. Произрастание *S. macrophylla* в Гуанакасте не подвергалось воздействию различий в уровнях освещенности и он смог хорошо прижиться на пастбищах и в молодых вторичных лесах. Исследование растений на пастбищах, во вторичном и спелом лесу, показало нулевой показатель выживания *P. quinata* в возрасте трех лет, как в Коста-Рике, так и в Гондурасе, по сравнению с 15-60% для *S. humilis*. Эта картина повторяется в Плайя Нансите (Национальный парк Санта-Роза), где *S. humilis* обильно возобновляется в районах, прилегающих к заброшенным и деградировавшим пастбищам, а *P. quinata* не возобновляется (Таблица 2). В отличие от других прогнозов и результатов некоторых исследований, семеношение *S. humilis* также было более надежным и показывало более высокие показатели в нарушенных условиях, а не в сомкнутом лесу, в то время как в случае *P. quinata* различий по типу участков леса отмечено не было, за исключением Плайя Нансите, где семеношение находилось на низком уровне в течение четырех лет плодоношения (Таблица 3). В течение этого периода, 13% деревьев *P. quinata* в Плайя Нансите усохли от явной старости, вьющихся растений или ветра. Учитывая отсутствие возобновления, будущее *P. quinata* на этом участке выглядит небезопасным, несмотря на его произрастание на охраняемой территории. Действительно, пожары и вырубка деревьев, имевшие место в течение четырех лет (Таблица 2), подтверждают угрозы для обоих видов даже в пределах охраняемых территорий.

Таблица 1. Встречаемость *P. quinata* и *S. humilis* в зависимости от типа землепользования в сообществах на юге Гондураса

| Землепользование | Общее кол-во образцов | Содержащие <i>P. quinata</i> , % | Содержащие <i>S. humilis</i> , % |
|--------------------------------------|-----------------------|----------------------------------|----------------------------------|
| Лес | 48 | 27 | 52 |
| Фермерское хозяйство | 105 | 11 | 56 |
| Земля под паром, поле и пастбище | 58 | 16 | 67 |
| Приусадебный участок и фруктовый сад | 47 | 4 | 36 |
| Сообщество/область | | | |
| Сан-Хуан-Арриба, Чолутека | 25 | 12 | 4 |
| Агуа-Зарка, Валле | 38 | 5 | 74 |
| Сан-Хосе-де-лас-Кончас, Чолутека | 24 | 17 | 46 |
| Лос-Койотес, Чолутека | 25 | 16 | 64 |

Таблица 2. Гибель деревьев, диаметр которых на высоте груди превышает 10 см, в течение четырехлетнего периода по естественным причинам или вследствие вмешательства человека (на участках в Коста-Рике и Гондурасе).

| Вид | Участок | Страна | Тип участка | Обследованная площадь (га) | Кол-во деревьев | Средний диаметр на высоте груди ³ в см | Срубленные/ мертвые деревья, % |
|-------------------|--|------------|--------------------------------------|----------------------------|-----------------|---|--------------------------------|
| <i>P. quinata</i> | Ломас Барбудал Биологический заповедник | Коста-Рика | Охраняемая территория | 25 | 61 | 69,2 (25,5) | 0/6,6 ² |
| | Плайя Нансите, Национальный парк Санта-Роза | Коста-Рика | Охраняемая территория/ спелый лес | 28 | 62 | 71,6 (42,8) | 0/12,9 |
| | Плайя Нансите, Национальный парк Санта-Роза | Коста-Рика | Охраняемая территория/ возобновление | 3 | 0 | | |
| | Пунта-Ратон, Чолутека | Гондурас | Частный лес/ фермерское хозяйство | 240 | 172 | 54,2 (20,9) | 8,1/5,8 ² |
| <i>S. humilis</i> | Ломас Барбудал Биологический заповедник ¹ | Коста-Рика | Охраняемая территория | 25 | 57 | 47,4 (17,0) | 0/14,0 ² |
| | Плайя Нансите, Национальный парк Санта-Роза | Коста-Рика | Охраняемая территория/ спелый лес | 28 | 156 | 46,7 (16,0) | 0/5,8 |
| | Плайя Нансите, Национальный парк Санта-Роза | Коста-Рика | Охраняемая территория/ возобновление | 3 | 23 | 20,3 (3,7) | 0/0 |
| | Серро Лас-Таблас, Чолутека | Гондурас | Частный лес/ фермерское хозяйство | 68 | 105 | 41,9 (14,0) | 25,7/1,9 |
| | Серро Лас-Таблас, Чолутека | Гондурас | Частный лес/ фермерское хозяйство | 240 | 75 | 37,9 (14,1) | 5,3/5,3 |

¹ Возможно *S. macrophylla* или *S. macrophylla* x *S. humilis* ² Уничтожены пожаром в 1994 году ³ ДВГ = диаметр на высоте груди

Таблица 3. Количество деревьев по годам, дающих средний или высокий урожай семян на различных участках, %

| Вид | Участок ^а | Размер выборки ^б | 1994 % | 1995 % | 1996 % | 1997 % | 1998 % |
|-------------------|----------------------|-----------------------------|--------|--------|--------|--------|--------|
| <i>P. quinata</i> | Ломас Барбудал | >45 | 70,6 | 66,7 | | 68,9 | |
| | Плайя Нансите | >30 | 61,5 | 56,4 | 55,2 | 31,5 | |
| | Пунта-Ратон | >105 | 76,4 | 61,9 | 73,3 | 90,1 | |
| <i>S. humilis</i> | Ломас Барбудал | >46 | | 12,1 | 0,0 | 16,3 | 20,8 |
| | Плайя Нансите | >143 | | 32,9 | 11,0 | 18,4 | 17,2 |
| | Серро Лас-Таблас | >61 | | 48,7 | 12,6 | 29,5 | 44,6 |
| | Пунта-Ратон | >45 | 28,0 | 36,1 | 42,2 | 49,1 | 33,3 |
| | Комаягуа | 30 | 66,7 | | 60,0 | 83,3 | 76,7 |

Примечание: Средний или высокий урожай семян для *P. quinata* >20 семенных коробочек; для *S. humilis* >10 семенных коробочек.

^а Участки расположены по возрастающей степени нарушения: Ломас Барбудал - относительно незатронутая территория внутри заповедника; Плайя Нансите - территория Национального парка, где отмечено нарушение; Серро Лас-Таблас - лес с оставшимися деревьями и вторичным возобновлением; Пунта-Ратон - оставшиеся деревья и вторичное возобновление в небольших фрагментах и на пастбищах; Комаягуа - насаждения вдоль дорог.

^б Размер выборки различается из года в год вследствие гибели деревьев.

Результаты исследования подводят к выводу, что виды встречаются не случайно в различных типах землепользования в условиях агроэкосистемы и что эти модели распространения должны быть известны для *circa situm* сохранения, при проведении оценки, а также разработке и осуществлении стратегий. Тот факт, что 76% видов, выявленных в ходе опросов, были обнаружены в агроэкосистемах (т.е. не в лесах), подчеркивает потенциал сохранения деревьев, произрастающих on-farm. Исходя из того, что большая встречаемость означает больший потенциал для сохранения, потенциал различных участков в качестве очагов успешного *circa situm* сохранения будет различаться. Например, основываясь только на данных по распространению, сообщества Агуа Зарка имеет высокий потенциал для сохранения *S. humilis*, но потенциал по *P. quinata* очень низок (Таблица 1). *S. humilis*, судя по всему, экологически подходит для *circa situm* сохранения и использования в фермерских хозяйствах, где осуществляется минимальная обработка почвы, передвижение скота контролируется, время от времени допускается парование. *P. quinata*, наоборот подходит, по-видимому, меньше, так как он гораздо больше страдает от ликвидации лесного покрова. Однако даже в отношении тех видов, которые могут казаться преимущественно «лесными видами», относительно небольшое количество особей в фермерском хозяйстве может способствовать потоку генов между лесами и поддержанию численности популяции в ландшафтах. Очевидно, что стратегии сохранения двух изучаемых видов должны различаться.

Модели управления *P. quinata* и *S. humilis* на юге Гондураса

Исследование, проведенное в тех же сообществах, где была проведена инвентаризация, показывает, что помимо различий в репродуктивной биологии, экологии и местном распространении, *P. quinata* и *S. humilis* различаются по управлению ими местным населением. Люди в этих сообществах заметили, что многие виды деревьев, находящиеся под активной защитой, также используются для получения древесины, но отмечены резкие различия в степени активной защиты *S. humilis* и *P. quinata* (Таблица 4).

На заседании координационной группы в Лос-Койотес была проведена оценка настоящего и прошлого использования видов, выявившая существенные различия в том, как эти два вида рассматриваются в социально-экономическом плане. «Во времена наших дедов» *P. quinata* был практически единственным видом, используемым для получения древесины. В результате его эксплуатация для снабжения древесиной мебельных цехов в городе Эль-Триунфо привела к значительному сокращению его численности в этом районе. Фермеры сейчас используют широкий спектр ранее редко использовавшихся видов (включая *S. humilis*), древесина некоторых из которых (например, *Guazuma ulmifolia*) значительно уступает в ценности. Фермеры также описали предыдущие методы управления, использовавшиеся в ходе рубки леса для организации полей, в результате которых многие ценные породы лесных деревьев были вырублены и сожжены на месте или использованы в качестве древесного топлива. Напротив, современные методы обеспечивают защиту ценных деревьев и только обрезки древесины используются в качестве дров.

Из-за недостатка лесных ресурсов в условиях высокой плотности населения, многие фермеры проявляют благосклонность к определенным видам деревьев во время рубки уделяют внимание защите и управлению этими деревьями на своих полях для удовлетворения собственных нужд и обеспечения их естественного возобновления. Пни и семена после вырубki деревьев выживают, поскольку ликвидация пней является тяжелым процессом, а механизированная обработка почвы практикуется редко из-за топографических ограничений. Фермеры также являются экспертами контролируемого выпаса скота, что необходимо для успешного выращивания кукурузы, поэтому скот не препятствует возобновлению дерева и может даже облегчить его (например, стимулирование прорастания семян некоторых видов). Несмотря на свои небольшие размеры, участки земли под паром и лес, расположен-

Таблица 4. Основные виды деревьев, отмеченные фермерами в четырех сообществах на юге Гондураса в качестве используемых для получения древесины и активно охраняемые в рамках сельскохозяйственных угодий

| Используемый вид | Опрошенные лица, % ^a | Охраняемый вид | Опрошенные лица, % ^a |
|--|---------------------------------|---|---------------------------------|
| <i>Cordia alliodora</i> | 84,8 | <i>Cordia alliodora</i> | 38,0 |
| <i>Pachira quinata</i> | 20,3 | <i>Swietenia humilis</i> | 22,8 |
| <i>Enterolobium cyclocarpum</i> | 19,0 | <i>Lysiloma spp.</i> | 20,3 |
| <i>Albizia saman</i> | 16,5 | <i>Enterolobium cyclocarpum</i> | 10,1 |
| <i>Lysiloma spp.</i> | 16,5 | <i>Albizia saman</i> | 10,1 |
| <i>Swietenia humilis</i> | 16,5 | 42 других вида деревьев, включая <i>Pachira quinata</i> | 1,3 – 6,3 каждый |
| <i>Calycophyllum candidissimum</i> | 15,2 | | |
| <i>Cedrela odorata</i> | 15,2 | | |
| <i>Conocarpus/Rhizophora spp. (mangrove)</i> | 15,2 | | |
| <i>Simarouba glauca</i> | 11,4 | | |

Примечание: четыре сообщества – Сан-Хуан-Арриба, Агуа Зарка, Сан-Хосе-де-лас-Кончас и Лос-Койотес

^a Данные представлены в процентах от 79 опрошенных лиц.

ные мозаично, по-прежнему остаются источниками возобновления многих видов, растущих в этих районах.

До определенного предела выгоды от сохранения деревьев превосходят отрицательные эффекты, которые некоторые деревья, по мнению фермеров, оказывают на сельскохозяйственные культуры (например, тень). Такое управление представляет собой рациональный ответ на дефицит ресурсов древесины, а не желание сохранять биологическое разнообразие, как таковое. Относительно низкая частота защиты *P. quinata* на полях (Таблица 1 и 4) очевидно имеет место не из-за того, что он ценится меньше, чем *S. humilis*, или вследствие различий в восприятии фермерами взаимодействия дерево / сельскохозяйственная культура (фермеры не отметили какое-либо значительное отрицательное взаимодействие между видами и культурами). Более вероятным объяснением является относительная редкость и неравномерное распространение естественного возобновления *P. quinata*, особенно на полях. Фермеры осуществляют охрану *P. quinata*, но значительно реже, чем *S. humilis*. В настоящее время дефицит *P. quinata*, по-видимому, обусловлен его экологией и чрезмерным использованием, имевшем место в прошлом, до того, как фермеры самостоятельно ввели систему управления деревьями. *S. humilis* отличается тем, что он, судя по всему, ценится гораздо меньше, чем *P. quinata*, в результате чего в значительной степени избежал чрезмерного использования. Сегодня *S. humilis* выигрывает от текущей практики активной защиты оставшихся ценных видов и легкости возобновления. Однако, несмотря на явное предпочтение, которое фермеры отдают обоим видам, и их продвижению ведомствами по распространению знаний, ни один вид масштабно не размножается. Это, вероятно, обуславливается стоимостью посаженных деревьев, по сравнению с «бесплатным» естественным возобновлением и, возможно, большим риском повреждения посаженных деревьев крупным рогатым скотом, который периодически пускают на кукурузные поля для поедания пожнивных остатков.

Как *P. quinata*, так и *S. humilis* встречаются также на участках леса и на пастбищах в пределах более крупных поместий (например, в районе Серро Лас-Таблас). Системы управления и социально-экономические условия здесь сильно отличаются от тех, которые существуют в небольших фермерских сообществах. Как на пастбищах, так и на участках остатков леса в поместьях, наблюдается постоянное сокращение численности деревьев из-за спорадической рубки (Таблица 2), по-видимому из-за того, что землевладельцы не сталкиваются с теми же условиями общей нехватки ресурсов древесины, что мотивирует мелких фермеров выращивать естественное возобновление. По сравнению с системами натурального хозяйства в более крутой местности, условия многих пастбищ этих больших поместий менее благоприятны для возобновления деревьев. На них, как правило, выкорчевываются пни, а затем пастбища периодически обрабатываются огнем, чтобы стимулировать рост травы.

Генетическое разнообразие и его поддержание

Репродуктивная биология, генетическое разнообразие и поток генов изучались в пределах естественного ареала обоих видов в южной части Гондураса и северо-западной части Коста-Рики (Рисунок 1). Остатки вторичного сухого леса, расположенные, главным образом, на склонах и оставшиеся деревья на пастбищах использовались наряду с контрольными делянками в более непрерывном лесу. Фрагменты различаются по размерам (от 1 до 150 деревьев) и пространственной изоляции (от 1,0 до 4,5 км). Для обоих видов прямые измерения моделей скрещивания с помощью микросателлитных молекулярных маркеров, продемонстрировали более высокий уровень

Рисунок 1. Местоположение исследовательских участков в Центральной Америке

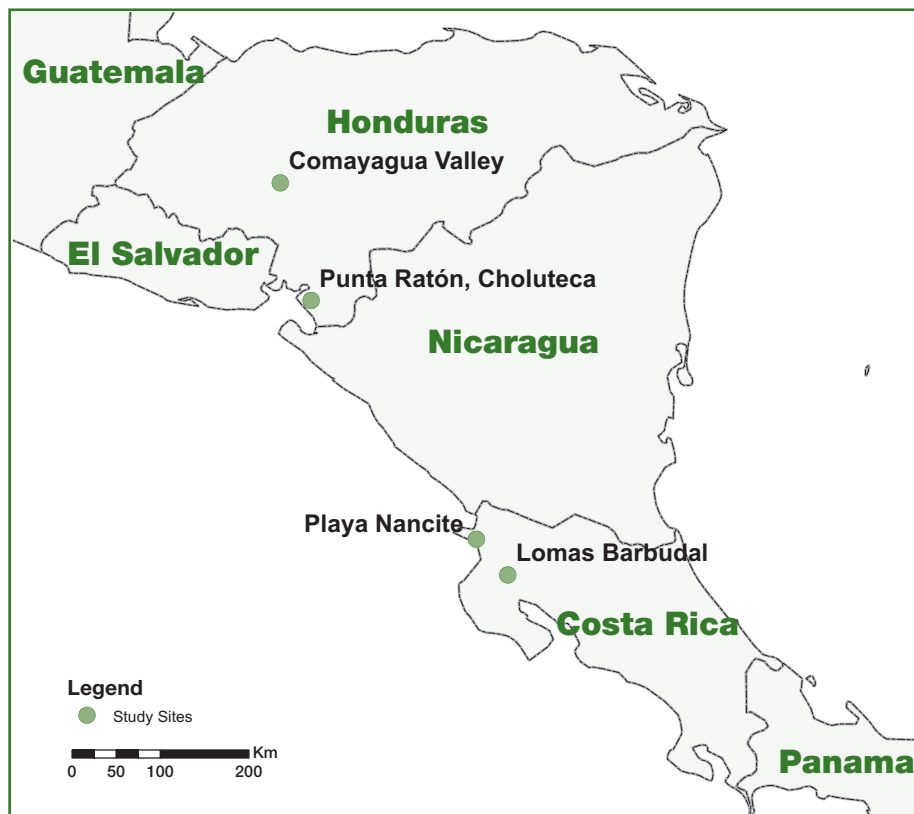


Таблица 5. Поток пыльцы *S. humilis* в фрагменты и к изолированному дереву в Чолутека, Гондурас. Размер выборки каждого фрагмента, расстояние до ближайшего фрагмента, средний процент потока пыльцы и наибольшее минимальное расстояние потока пыльцы по каждому фрагменту.

| Фрагмент | Размер выборки | Расстояние до следующего фрагмента, км | Средний % потока пыльцы «в фрагмент» | Наибольшее минимальное расстояние потока пыльцы (км) (средний показатель) |
|----------------|----------------|--|--------------------------------------|---|
| Лас-Таблас * | 97 | - | 36,0 | - * |
| Бутус/Хикарито | 44 | 1,1 | 47,0 | 3,1 |
| Хиоте | 22 | 1,1 | 38,3 | 1,7 |
| Равнины Таблас | 7 | 1,2 | 68,4 | 1,6 |
| Дерево 501 ** | 1 | 1,4 | 100,0 | >4,5 |

* «Лас-Таблас» является частью непрерывного леса и граничит с деревьями, пробы которых взяты не были;

** «Дерево 501» является изолированным деревом.

потока пыльцы между фрагментами на большие расстояния. Общим для леса и фрагментов было преобладание скрещивания с ближним соседом (<300 м между деревьями) у обоих видов. Большинство доноров пыльцы, однако, находилось вне каждого фрагмента, что указывает на обширную сеть обмена генами в этом пространственном масштабе (16 км²). Так, для *S. humilis* в двух фрагментах (22 и 44 дерева), 62% и 53%, соответственно, доноры пыльцы находились внутри фрагмента, в то время как 24% и 34% на расстояния более 1,5 км и 3,6 км, соответственно, (Рисунок 2 и Таблица 5). Таким образом, при изученной степени изоляции фрагментация не создавала генетический барьер.

Отсутствуют какие-либо свидетельства повышения инбридинга в фрагментах, причем оба вида продолжают демонстрировать высокий уровень скрещивания даже в небольших фрагментах. Напротив, модели аутокроссинга изолированных деревьев на пастбищах отличались. Одно дерево *S. humilis*, изолированное расстоянием в 1,4 км от ближайших цветущих деревьев, показало 100% внешних источников пыльцы, более 70% которой были получены от деревьев в основной площади лесов более чем в 4,5 км (Дерево 501, Рисунок 2; Таблица 5). Это соответствует сильно выраженному механизму самонесовместимости *S. humilis* и противоречит прогнозам, что пространственно изолированные деревья чаще отклоняются от случайного скрещивания и получают пыльцу от меньшего числа доноров.

Рисунок 2. Относительное расположение деревьев *S. humilis* (указано точкой), пробы которых были отобраны в Чолутека, Гондурас. Каждый фрагмент окружен пунктирной линией и имеет маркировку. Место нахождения деревьев, не участвовавших в выборке (U), находится рядом с участком Лас-Таблас и выделяется пятнистой областью. Семнадцать деревьев, отобранных для анализа потомства вписаны в круг. Все деревья и потомство генотипированы в четыре микросателлитных локуса. Анализ исключения отцовства определил подмножество отцов для каждого потомства, частичную вероятность отцовства, и расстояние от дерева.

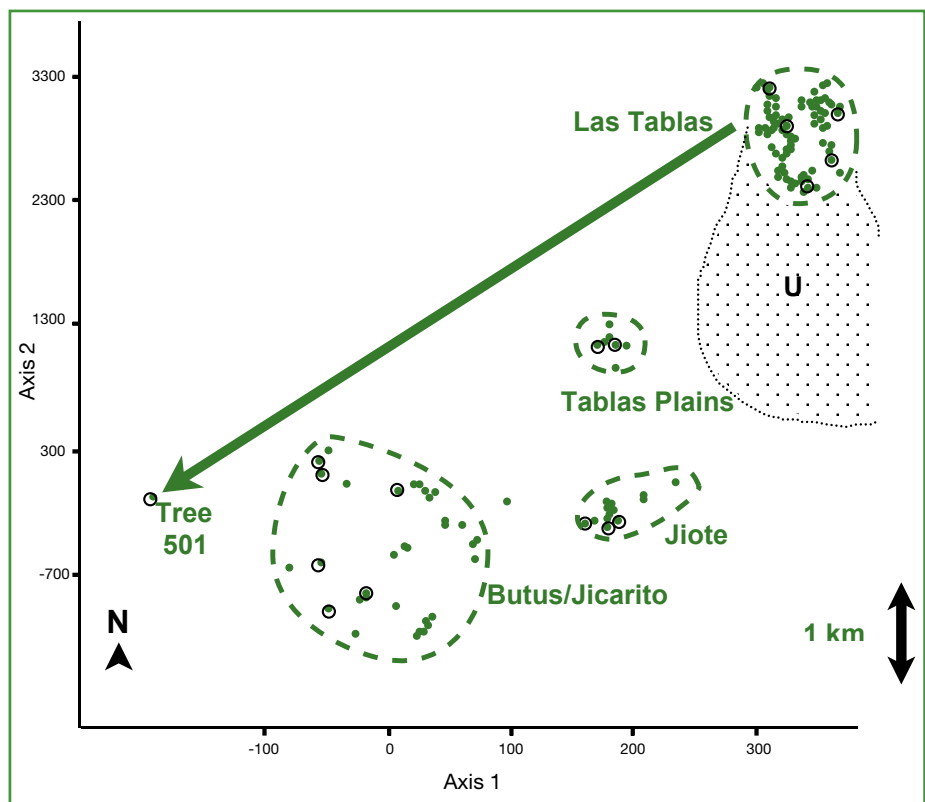


Таблица 6. Интенсивность ауткроссинга и расстояние опыления деревьев *P. quinata* в лесу и на пастбищах при различной степени пространственной изоляции. Обычные ошибки указаны в скобках.

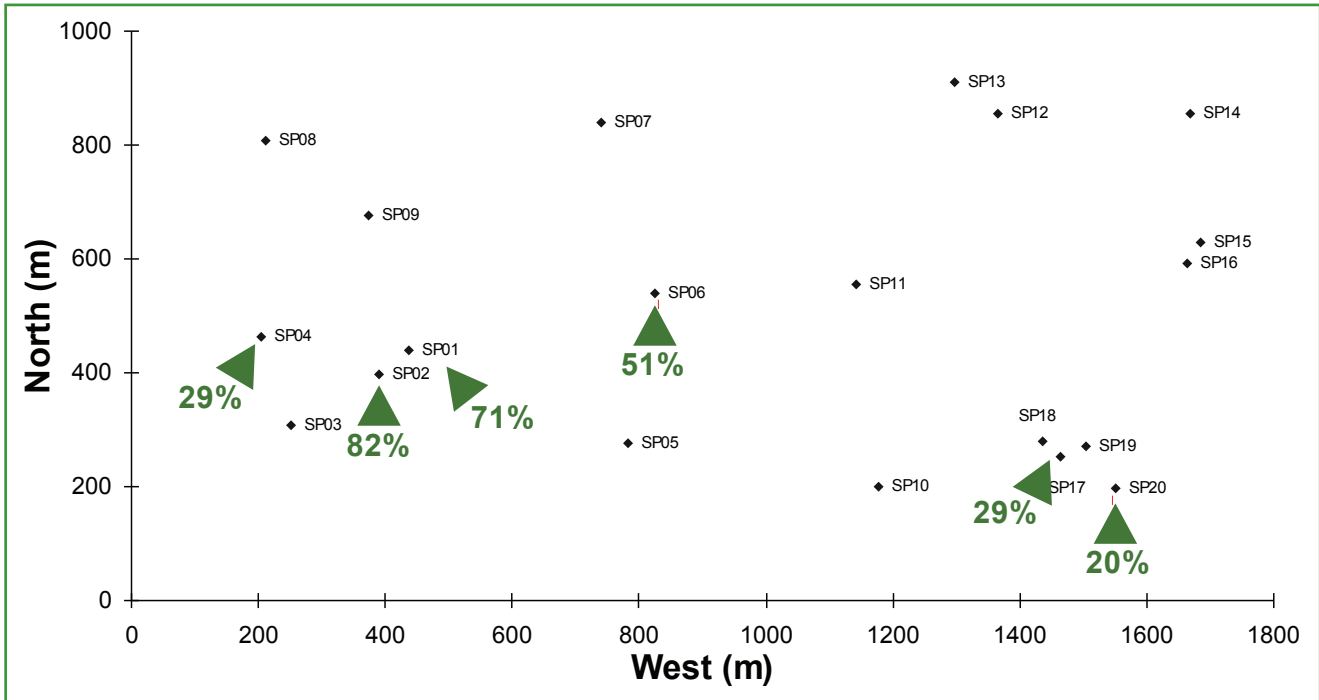
| Участок | Расстояние изоляции дерева | Интенсивность ауткроссинга | Корреляция t_m (SE) | Кол-во отцов | Среднее расстояние опыления |
|----------|----------------------------|----------------------------|-----------------------|--------------|-----------------------------|
| Лес | 10-100 м | 0,926 (0,005) | 0,117 (0,045) | 3,7-4,6 | 48 м |
| Лес | 10-100 м | 0,915 (0,043) | | 1,8-2,6 | |
| Пастбище | 60-300 м | 0,828 (0,015) | 0,636 (0,148) | 3,1-4,1 | 158 м |
| Пастбище | >500 м | 0,777 (0,114) | | 1,2-1,6 | |

Изолированные деревья *P. quinata* на пастбищах продемонстрировали некоторое увеличение самоопыления в популяции в целом, хотя этот показатель варьировался в зависимости от участка, деревьев и степени изоляции (Таблица 6). Изучение интенсивности ауткроссинга индивидуального дерева показало, что самоопыление не увеличивается непосредственно с изоляцией. Наиболее изолированные деревья не являются самоопыляющимися (Рисунок 3). Микроскопические исследования контролируемого опыления показывают, что система самонесовместимости *P. quinata* «допускает утечку» - имеет место пониженная всхожесть своей пыльцы на рыльце, медленный рост пыльцевых трубок от собственной пыльцы по ткани пестика и достижение ими завязи (Таблица 7). Контролируемое опыление также показало разнообразные возможности самоопыления среди деревьев, причем 50% деревьев не способны к самоопылению, а 12,5% показали высокое завязывание семян при самоопылении. Таким образом, деревья имеют различный потенциал самоопыления при сокращении возможности перекрестного опыления, которое может иметь место при пространственной изоляции. Повышенный уровень инбридинга вследствие «допускающей утечку» системы самонесовместимости может привести к снижению кондиционности семян, собранных с изолированных *P. quinata* деревьев на пастбищах или в других агроэкосистемах.

Таблица 7. Количество пыльцевых трубок (%), достигающих завязи в зависимости от времени после опыления, демонстрирующее различный темп роста пыльцевых трубок при контролируемом опылении *P. quinata*.

| Время после опыления | Самоопыление | Скрещивание (перекрестное опыление) |
|----------------------|--------------|-------------------------------------|
| 48 часов | 15% | 56% |
| 72 часа | 64% | 90% |
| 120 часов | 89% | 90% |

Рисунок 3. Относительное расположение деревьев *P. quinata*, участвовавших в выборке на пастбище в Гуанакасте, Коста-Рика. Стрелки указывают на деревья, которые показали высокий уровень самоопыления (% самоопыления приводится рядом со стрелкой).



Увеличение уровня потока генов на дальние расстояния в более мелкие фрагменты, отмеченное для обоих видов, будет потенциально восстанавливать или поддерживать генетическую изменчивость в популяциях этих видов в измененной среде. Увеличение расстояния рассеивания пыльцы от большого количества участков должно поддерживать генетическую изменчивость в фрагментированных ландшафтах, хотя это будет зависеть от особенностей землепользования и степени, до которой каждое землепользование способствует или препятствует потоку генов. Это противоречит традиционным взглядам на генетические последствия фрагментации, в соответствии с которым увеличение пространственной изоляции и сокращение размера популяций рассматривались, как сокращающие поток генов между фрагментами. Хотя генетическое воздействие фрагментации является сложным, в случае некоторых видов деревьев в условиях фрагментации, опыление может происходить на значительно больших расстояниях, чем считалось ранее. Однако, будут существовать расстояния и ландшафты, в отношении которых будет иметь место генетическая изоляция, с свойственными ей проблемами для жизнеспособности и адаптации популяции. Пороговые значения будут варьироваться у разных видов в зависимости от особенностей и доступности опылителей, специфики отношений дерево-опылитель, а также наличия и прочности самонесовместимости. Самосовместимые виды, которые показывают определенный уровень ауткроссинга, скорее всего, продемонстрируют повышенный уровень инбридинга на гораздо более коротких расстояниях (нижний порог), чем самонесовместимые виды.

Источники информации

Данное исследование основывается на следующих документах и других неопубликованных работах Д.Бошера и его коллег.

- Fuchs EJ, Lobo JA, Quesada M. 2003. Effects of forest fragmentation and flowering phenology on the reproductive success and mating patterns in the tropical dry forest tree, *Pachira quinata* (Bombacaceae) [Воздействие фрагментации леса и фенологии цветения на репродуктивный успех и модели скрещивания у деревьев сухого тропического леса, *Pachira quinata* (Бомбаксовые)]. *Conservation Biology* 17:149-157.
- Rymer PR, Sandiford MA, Harris SA, Billingham MR, Boshier DH. 2013. Remnant *Pachira quinata* pasture trees have greater opportunities to self and suffer reduced reproductive success due to inbreeding depression [Оставшиеся пастбищные деревья *Pachira quinata* располагают большими возможностями самоопыления и испытывают снижение репродуктивного успеха вследствие инбредной депрессии]. *Heredity*.
- White GM, Boshier DH. 2000. Fragmentation in Central American dry forests: genetic impacts on *Swietenia humilis* Meliaceae [Фрагментация в сухих лесах Центральной Америки: генетическое воздействие на *Swietenia humilis*, семейство Мелиевых]. In: Young AG, Clarke G, editors. *Genetics, demography and the viability of fragmented populations*. Cambridge University Press, UK. pp. 293-312.
- White GM, Boshier DH, Powell W. 2002. Increased pollen flow counteracts fragmentation in a tropical dry forest: an example from *Swietenia humilis* Zuccarini [Увеличение потока пыльцы противодействует фрагментации в сухих тропических лесах: пример *Swietenia humilis* Zuccarini]. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99:2038-2042.

Учебное руководство по генетическим ресурсам лесов

МОДУЛЬ 1 Стратегии сохранения видов

- 1.1 *Leucaena salvadorensis*: генетическая изменчивость и сохранение
- 1.2 *Talbotiella gentii*: генетическая изменчивость и сохранение
- 1.3 *Shorea lumutensis*: генетическая изменчивость и сохранение

МОДУЛЬ 2 Деревья вне лесов

- 2.1 Сохранение разнообразия древесных пород в агролесах какао в Нигерии
- 2.2 Разработка вариантов сохранения двух видов деревьев за пределами лесов

МОДУЛЬ 3 Цепь поставок семян деревьев

- 3.1 Эффект бутылочного горлышка при восстановлении *Araucaria nemorosa*
- 3.2 Посадка деревьев в фермерских хозяйствах в Восточной Африке: как обеспечить генетическое разнообразие?

МОДУЛЬ 4 Управление лесным хозяйством

- 4.1 Воздействие выборочной рубки на генетическое разнообразие двух амазонских древесных пород
- 4.2 Может ли выборочная рубка ухудшить генетическое качество последующих поколений посредством дисгенетической селекции?
- 4.3 Сохранение *Prunus africana*: пространственный анализ генетического разнообразия для управления недревесной продукцией леса

МОДУЛЬ 5 Степень локальности – масштаб адаптации

- 5.1 Отбор посадочного материала для восстановления лесов на тихоокеанском побережье северо-запада США
- 5.2 Адаптация к местным условиям и восстановление лесов в Западной Австралии

Будут опубликованы и другие модули, в том числе: лесоводство, окультуривание деревьев, восстановление лесов, генетическая модификация