

Завръщането – следледникови миграции при растенията

Петър Желев, Димитър Иванов

Всъщност климатът на Земята никога не е бил постоянен. В миналото той се е променял в една или друга посока в зависимост от различни, главно космически причини. За последните 2.5 млн. години са се сменили

няколко периода на значително понижаване на температурите, наречени залежавания (ледникови, или глациални периоди), а между тях е имало периоди на затопляния, наречени интерглациални. Тези въпроси са общо взето известни на учените, макар да остават за доизясняване неимоверно много детайли (все пак става дума за събития отпреди десетки и стотици хиляди години).

Болшинството от растенията по време на жизнения си цикъл не променят местоположението си. За едногодишни

Днес, терминът „климатични промени“ е все по-широко използван, както от учените (климатолози, географи, еколози и др.), така и от медиите, а практически и от всички хора. Причина е значимостта на проблема за настоящето и бъдещето на човечеството, а също и това, че през последното столетие човешката дейност оказва съществено влияние върху изменението на климата.

те видове това не е от особено значение, но за дългоживеещите дървесни видове е жизнено важно. Те понасят всички въздействия на средата, не могат да „избягат“, когато нещо ги застрашава, а трябва

да се справят със ситуацията „на място“. Ако не успеят – загиват. Такива масови загивания на дървесни видове и техните горски съобщества са се случвали многократно, особено в резултат на залежаванията. По време на последното от тях, т.нар. „Вюрмско залежаване“, Северна Европа и в частност Скандинавският полуостров, са били покрити с лед, чиято дебелина достигала до 3 – 4 км. При такива сурови условия никакви растения, били те дървета или не, не биха могли да оцелеят. Това



Схема на последните два ледникови периода в Европа.

Със светлосиня линия е очертан районът на покритите с лед територии по време на Риското заледяване (продължило приблизително от 300 000 до 130 000 години ВР), а с виолетова линия – на Вюрмското заледяване, неодожило приблизително от 115 000 до 12 000 години ВР). Червената пунктирна линия показва докъде е достигала зоната, в която земята по време на Риското заледяване е била постоянно замръзвала (т.нар. „пермафрост“)

заледяване е започнало приблизително 115 хиляди години преди нашето време, или както е популярното съкращение, ВР (от английското before present).

Видовете обаче са оцелявали значително по-на юг, в местата, в които не е имало заледявания. След оттеглянето на ледниците, чието присъствие е продължавало десетки хиляди години, условията в по-северните части на Европа отново са ставали подходящи за живот. Тогава много растителни видове, включително дървесни, чрез семена, пренасяни от вятъра, животните, водата и др., са тръгвали отново на север, завръщайки се у дома. Този процес често

е бил учудващо бърз и местата, в които преди десетки хиляди години са расли, например, бял бор и смърч, отново са бивали покрити с белборови и смърчови гори.

Този сценарий се е повтарял няколко пъти. Последното такова ледниково оттегляне се е случило преди около 12 000 години. Периодът оттогава насам се нарича „холоцен“, което на старогръцки означава „напълно нов“. Този времеви отрязък се смята за последния интергласиален период от историята на Земята. Самият Холоценски период, продължаващ досега около 12 000 години, също не е бил еднакъв – в него е има-



Чл.-кор, проф. Димитър Иванов е завършил биология в СУ „св. Климент Охридски“ през 1985-а година. Работи в Института по ботаника при БАН. От 2013 година е научен секретар на БАН в направления биомедицина и качество на живот, биоразнообразие, биоресурси и екология. Член е на регколегията на списание Природа.

ло по-влажни или по-сухи микропериоди, отличаващи се с по-ниска или по-висока температура. Общото обаче е, че холо-ценът всъщност е един междуледников период, т.е., очаква се ново застудяване на климата на Земята, макар и предвиждано за след най-малко 50 000 години.

Както е посочено по-горе, дори по време на ледниковите периоди ледът не е сковавал целия европейски континент, а само част от него. При всички залежавания трите южни полуострова на Европа (Балкански, Апенински и Иберийски) са останали практически неза-сегнати или слабо засегнати (предимно високите части на планините) от ледниците. В резултат в тези полуострова са оцелели почти всички представители на биотата – от гърветата до бактериите. Оцеляването им не е било свързано със значително мигриране към места с по-добри условия, с изключение на сравнително малки премествания на-горе-надолу към по-голяма или по-малка надморска височина. Поради това, тези части на континента са наречени *гласи-ални рефугиуми*, означаващо „ледникови убежища“. Реколонизацията на северни-те части на континента в много случаи е започвала от тези три южни полуос-трова.

Според общоприетата дефиниция гласиалните рефугиуми са места, къде-то биотата е оцеляла през периодите на залежаване по време на Последния ледников максимум – до преди около 12 000 години. Терминологията, свър-зана с гласиалните рефугиуми е доста усложнена, особено през последните десетилетия. Терминът „рефугиуми“ е бил използван първоначално, за да обо-значи местоположенията през гласиал-ния период на съвременни видове от по-големите географски ширини, обик-новено гървета и храсти, а след това



Доц. Петър Желев Стоянов за-вършва „Горско стопанство“ в Ле-сотехническия университет София през 1985. В началото на 1993 г. за-щитава докторска дисертация. От 1993 г. досега е преподавател в Ле-сотехническия университет (ЛТУ). Бил е ръководител на катедра „Ден-дрология“ от 2003 до 2007 г. и два мандата (2007 г. – 2016 г.) Замест-ник-ректор на ЛТУ.

е получил и по-широко значение. В зависимост от геологичната им възраст и размерите им, са дефинирани палео- и неорефузиуми, макро- и микрорефузиуми и др.

Проучването на процесите, които са обусловили съвременното разпространение на видовете е сравнително нова интердисциплинарна научна област, наречена *филогеография*. Терминът е въведен от американския учен Джон Авайз (John Avice) през 1987 г. и означава, че обекти на внимание са както съвременното разпространение на даден вид, така и генетичните (родствени) връзки между отделните групи индивиди, образувачи популациите на този вид.

Филогеографията обединява някои направления на палеобиологията и популационната генетика. Независимо от общите принципи, филогеографските изследвания при растителните и животинските видове се отличават значително, което е обусловено от особеностите на тези групи организми.

Голяма част от проучванията на следледниковите миграции използват като модел дървесните видове. Причините за това са няколко и могат да бъдат обобщени както следва:

1) Много от тях заемат обширни територии и поради това присъствието им в даден район, макар и в минали периоди, не остава незабелязано – те оставят много следи.

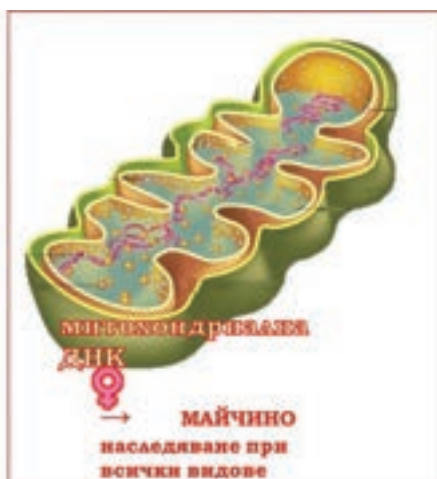
2) Много дървесни видове в Европа (всички иглолистни, голяма част от широколистните) са анемофилни (опрашват се с помощта на вятъра). Те образуват голямо количество полен, който се отлага всяка година на равномерни пластове в торфища, блатата, езера и други подходящи места и поради това тези видове са много удобни за палинологични изследвания.

3) Растителни макрофосилни остатъци (включени части от дървесина, кора, листа, плодове) в земните пластове се намират много по-често от дървесни, отколкото от тревисти растителни видове.

Палинологичните проучвания се основават на факта, че при дървесните видове разнообразието на полен е голямо, което позволява идентификация поне до ниво род, често и до вид. Освен това, поленовите зърна се отличават с голяма трайност и здравина, а престоиването им в земята/водата в продължение на хиляди години не променя морфологичните им особености.

Палинологията и палеоботаниката са основни дялове от ботаниката, които имат за цел на своите изследвания възстановяването на древните екологични системи и климата, известни съответно като палеоекология и палеоклиматология. Освен това палинологията е основен метод за изучаването на развитието на растенията през ледниковите и междуледниковите епохи през кватернера.

През последните десетилетия обхватът на кватернерната палинология значително се разшири. Използването на съвременни методи за обработка на данните и сканиращият електронен микроскоп са едни от последните допълнения към „групата инструменти“ на палинологията. Изследването на автофлуоресценцията на изкопаемия полен е една от няколко нови техники, предоставящи допълнителна информация за палеосредата. Кватернерната палинология се използва също в геоложките проучвания за идентифициране и описване на различни палеоекологични обстановки в изследваните седименти. Но основното и най-важно приложение е в изследването на динамиката на растителните общества, миграцията на растителни-



Хлоропластна и митохондриална ДНК

те видове, процесите на съхранение на растенията и видообразуването.

За разлика от животните, при растенията миграцията на гени се осъществява не чрез придвижване на индивиди (с незначителни изключения), а чрез полен и семена/плодове. Чрез полена мигрират бащините гени, а чрез семената – гените на потомството, диплоидните зародиши, обединяващи наследствеността и на двата родителя. Независимо че чрез полена може да се осъществи пренос на гени на сравнително големи разстояния, образуването на нови популации на даден вид може да стане само от семената/плодовете. Поради това във филогеографията широко приложение намират генетичните маркери, наследявани чрез майчините индивиди. Такива маркери са главно тези, разположени извън ядрото, в цитоплазмата на клетката, поради което се наричат извънядрени маркери. При растенията това са маркерите, разработени на базата на хлоропластна и митохондриална ДНК (*cpDNA* и *mtDNA*).

Хлоропластна ДНК. В растителните клетки обикновено има по 20 до 40 хлоропласти и всеки от тях има по 100 – 150 копия от хлоропластния геном. Интересна особеност на наследяването на хлоропластната ДНК е, че при голосеменните, част от които са иглолистните, тя се наследява бащино, т.е., чрез полена (с незначителни изключения), а при повечето от покритосеменните (широколистните) – майчино.

Митохондриална ДНК. В една растителна клетка е възможно да има до 3000 митохондрии и всяка от тях има по 2 до 50 копия от митохондриалния геном. Митохондриалната ДНК се наследява майчино при повечето дървесни видове – голосеменни и покритосеменни.

Поради тези особености при повечето широколистни дървесни видове за изследване на миграциите се прилагат хлоропластни ДНК маркери, а при иглолистните – маркери, основаващи се на митохондриална ДНК.

Полиморфизмът в хлоропластната и митохондриалната ДНК се дължи на му-

тации (внезапни изменения), възникнали на определен етап от развитието на съответния вид. Въпреки че мутациите са редки събития, колкото по-дълго време един вид е обитавал дадена територия, толкова повече мутации са възникнали в ДНК на хлоропластите и митохондриите на отделните индивиди. Тези мутации след това се предават в поколението, но само чрез майчиното дърво, което позволява да се проследи откъде водят началото си дърветата в даден район. Тъй като тези варианти се съдържат само в единия родител, те се наричат също „хаплоидни генотипове“, или по-просто „хаплотипове“. Проследени в много поколения, тези хаплотипове се разглеждат като представляващи различни генетични (наследствени) линии. Накратко казано, те минават като червена нишка през поколенията (времето) и през географските области (пространството) и водят назад към общия прародител – индивида, в който за пръв път е възникнала мутацията, гала индивидуалност на конкретния хаплотип. Това малко опростено представяне цели да илюстрира значението на хлоропластната и митохондриалната ДНК като маркери, използвани във филогеографията.

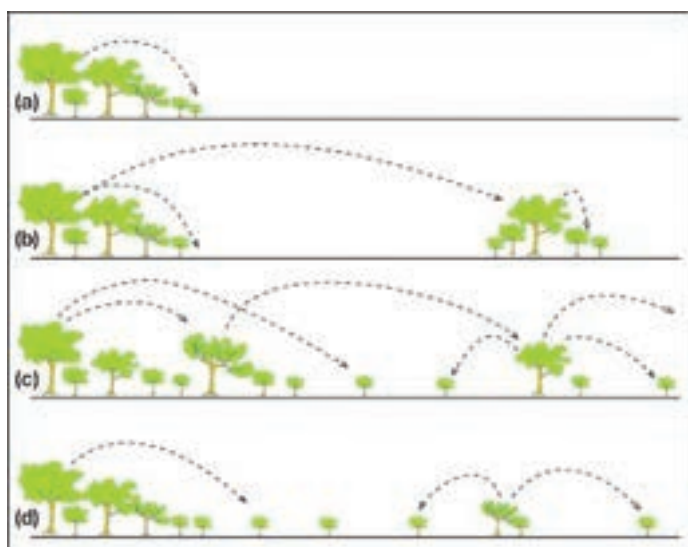
Различните варианти на ДНК на организмите могат да бъдат установени с подходящи методи на анализ, които са утвърдени в молекулярната биология. Така проследяването на интергласиалните и постгласиални миграционни пътища става постижима задача за съвременните изследователи.

Въоръжени с инструментариума да установяват с голяма достоверност какъв е бил в по-близко или по-далечно минало съставът на флората в даден район и в същото време откъде най-вероятно произхождат видовете в друг,

засегнат от залежавания район, филогеографите са намерили отговор на много въпроси, свързани със следледниковите миграции на дървесните видове. На помощ на палеоботаниката и генетиката идва и компютърното моделиране на климата, което допринася за още по-голяма достоверност на получаваните резултати.

По време на последния ледников период средната юлска температура на Балканския полуостров и в частност в България, е била само с около 5°C по-ниска от тази в наши дни. През този период най-голямо биологично разнообразие е съществувало не при най-малка, а при средна надморска височина, тъй като там въздушната влажност е била най-висока.

Както в момента, така и по време на залежаванията условията в големите гласиални рефугиуми не са били еднакви. Те са се отличавали както по стойностите на екологичните променливи (температурно-влажностен режим, почвени условия и др.), така и по някои специфични условия, които са важни от гледна точка на специализираните изисквания на конкретните видове. Поради това в рамките на големите гласиални рефугиуми са установени по-малки райони, които представляват „горещи точки“ за различни видове или групи от видове (т.е., там тези видове са оставили най-много следи от всякакъв характер – генетичен, палеоботаничен). Тези „горещи точки“ са получили названието „рефугиуми в рефугиумите“. Тяхното установяване и локализиране при дървесните видове се основава главно на базата на разпределението на генетичното разнообразие и на базата на палинологични данни. В тях генетичното разнообразие е достоверно по-високо, в сравнение с това в съседните територии.



Модели на разпространение на дървесните видове.

Пунктирните линии маркират пътя на разпространение: (a) Непрекъснат движещ се фронт: разпространението става от плътна популация малко след границата на разпространение. (b) Прекъснато разпространение – от малки дискретни отстояния към популации, разпространени на отдалечени територии, които водят началото си от родителска популация. Те от своя страна се разширяват и накрая се сливат помежду си. (c) Разпространение при ниска плътност на популацията: честото разпръскване на дълги разстояния води до малки разпръснати популации, които са нови източници за разсейване на дълги разстояния. (d) Обединяване на несъединени популации: малките разпръснати популации се разширяват и водят до сливане на отдалечени популации

След оттеглянето на ледниците е започнал процес на *реколонизация* на доскоро скованите от лед земи. Реколонизацията е част от по-общ процес на следледникови миграции, включващ не само заемането на доскоро залежени територии, но и придвижване на видовете в различни посоки в резултат на променените климатични и специфични екологични условия.

В контекста на общата закономерност, че реколонизацията на северните части на Европа е започнала от южни рефугиуми и се е движила по посока на

север, се е формирала хипотезата, че най-високото генетично разнообразие в рамките на видовете следва да бъде в глациалните рефугиуми. Съвременните изследвания обаче показват, че картината е значително по-сложна и че най-високото вътревидово генетично разнообразие е установено не в най-южните части на Европа, а при междинна географска ширина. Това се обяснява, както със смесването на различни „реколонизационни пътища“, идващи от различните главни рефугиуми, така и със смесване на миграционните потоци от главните рефугиуми с такива от по-северни, макар и по-малки рефугиуми. Глациални рефугиуми за дървесни видове са съществували и на север от Алпите, макар и разпространени наряд-

ко, главно поради ниската концентрация на CO_2 и високата скорост на вятъра по време на ледниковите периоди.

Общо за дървесните видове е установена твърде сложна картина на следледниковите миграции, която включва както участието на основните глациални рефугиуми, така и на други, сравнително по-малки, разположени при по-голяма географска ширина. Много често видове, които днес в определени райони растат заедно, са достигнали до тези райони по различен път и в различно време. Скоростта на мигриране на ви-



По време на последното заледяване обикновеният бук е оцелял на Балканския полуостров и в България и неговите популации тук се характеризират с високо генетично разнообразие

говете на север е впечатляваща – средно от 100 до 250 m за година.

По отношение на скоростта на мигриране видовата специфичност е силно изразена. Дървесни видове, които първи заемат новоосвободена територия (наричани в растителната екология *ранно-сукцесионни*), като обикновената бреза, белия бор, трепетликата и др. са мигрирали значително по-бързо в сравнение с *по-късно сукцесионни* видове от родовете ела, смърч, бук, дъб, габър и др.

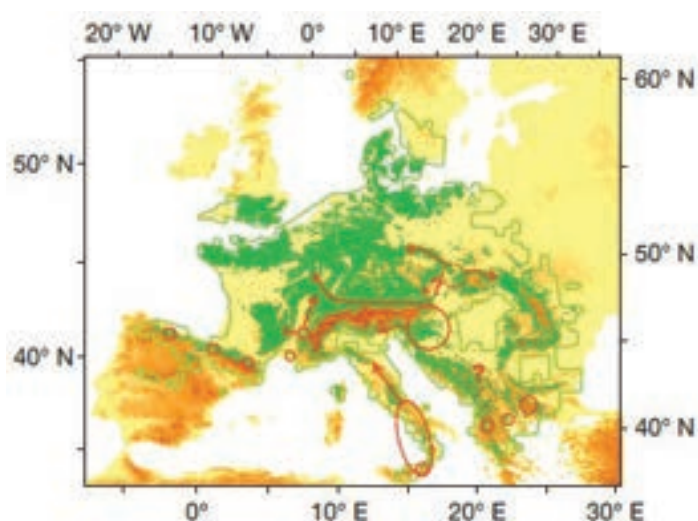
Потребно и приоритетно са изследвани широко разпространените и с голямо стопанско значение видове. Получената информация е косвено свидетелство за следлениковите миграции и на редица животински видове, чието съществуване е тясно свързано с горските екосистеми.

За обикновения смърч са установени четири по-важни глациални рефугиуми,

като Централна Европа е колонизирана от рефугиумите около Алпите, включително в Северозападната част на Балканския полуостров, а смърчът в Северна Европа води началото си от отделен, северен рефугиум на територията на днешна Русия.

Белият бор е оцелял в отделни благоприятни рефугиуми, разположени, както в трите южни полуострова, така и на север от Алпите. Реколонизацията на по-голямата част от Средна и Северна Европа е започнала точно от последния рефугиум, докато рефугиумите в южните полуострови са послужили като източник за локално увеличаване на площта на вида.

По подобен сценарий са протекли следлениковите миграции при много други видове, като сравнително най-изследван е случаят с обикновения бук. По време на последното заледяване той е оцелял в



*Разпространение на обикновения бук (*Fagus sylvatica*) в Европа през холоцена.*

Зелената линия маркира естественото разпространение според Atlas Florae Europaeae. Червените кръгове показват ориентировъчното местоположение на рефугиумите, а стрелките показват основните пътища на разпространение. Въпросителните знаци указват на засега недокрай изяснени рефугиуми и/или миграционни пътища

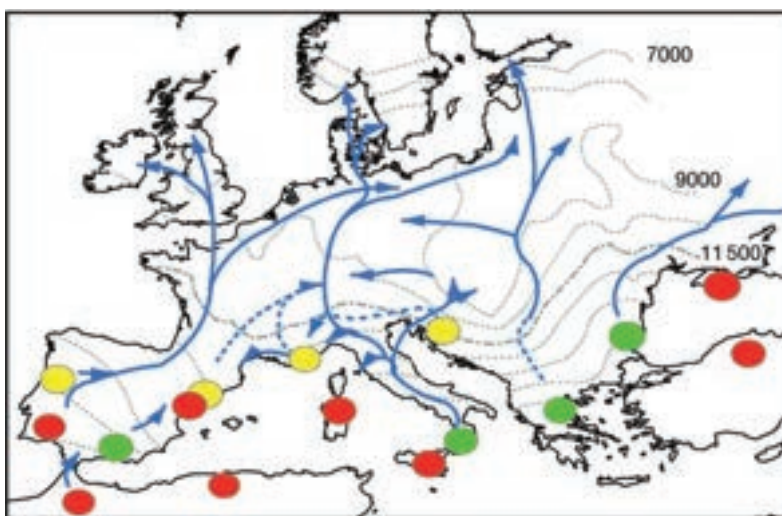
много по-големи и по-малки рефугиуми, като тези от Централна Европа са били ясно отделени от средиземноморските. Реколонизацията на Средна и Северна Европа е осъществена от Централноевропейските рефугиуми, докато тези от южните полуострови са били източник на разширяване на заеманите от вида територии през благоприятните за това периоди на Холоцена.

Следследниковите миграции при обикновената ела водят началото си от три рефугиума – един от Балканския полуостров, един от района на Западните Алпи и един на юг от Алпите. Миграционните потоци от Балканите се срещат с тези от другите два рефугиума и генетичните маркери показват точно къде това се е случило – в Словенските Алпи и в Източните Карпати. Рефуги-

умът на Иберийския полуостров е служил като източник за реколонизация на Пиринеите и отчасти на Южна Франция.

При летния дъб и горун главните рефугиуми са били в трите южни полуострова, като са съществували и вторични рефугиуми, които са били от сравнително малко значение за миграцията на видовете и реколонизацията на съвременните им ареали в Европа. Палеоботаничните данни подкрепят и допълват генетичните данни за този модел на разпространение на дървовете.

Формирането на съвременното разпространение на дървесните видове в Европа след последното заледяване е следвало три основни сценария, всеки от тях с много варианти. Според **първия** сценарий глациалните рефугиуми на видовете са били почти само в трите южни полуострова и миграцията на север е започнала от тук (обикновена ела, летен дъб и горун). Според **втория** сценарий миграцията към северните части на континента е започнала не от главните рефугиуми в южните полуострови, а от по-северни, макар и по-малки рефугиуми (обикновен бук, обикновен смърч). **Третият** сценарий се отнася за видовете, разпространени в Средиземноморската област, които са мигрирали към места с благоприятни за тях условия почти само в рамките на южните полуострови, или



Основни пътища на разпространение и динамика на разпространението на листопадните дървета в Европа.

Началото на постоянно присъствие на полен от дъб във фосилния летопис е представено със сиви пунктирни линии (изохрони, посочените години са ВР.). Сините стрелки отбелязват пътищата за разпространение, а кръговете показват предполагаемите рефугиуми: зелени – първични рефугиуми, изведени от поленовите данни; червени – първични рефугиуми, възстановени по генетични данни (хлоропластна ДНК); жълти – вторични рефугиуми. Изобразяването на пътищата на миграция отчита препятствията като напр. планински вериги, докато изохроните представляват интерпретация на разпространението в равни терени. Интересно е да се отбележи, че пътищата на разпространение не винаги са перпендикулярни на изохроните, подкрепяйки концепцията, че първоначалното разпространение е станало при ниска плътност на популацията по хаотичен път, а не по определена посока

иначе казано, те просто са били тук и са останали.

По време на заледяванията и междинните периоди, както и след последното заледяване дървесните видове са осъществявали миграции от по-малко благоприятни към по-благоприятни условия. За някои видове това е било дълго пътешествие и завръщане у дома, а за други – кратка екскурзия към по-добри условия за живот. Така са се формирали

съвременните популации и общества на дървесните видове в Европа. Филогеографските проучвания продължават да хвърлят светлина върху недоизяснените въпроси, свързани със следващите миграции. Това допринася за обогатяване на познанието за разпределението на генетичното разнообразие, за способностите на видовете да мигрират и за стратегиите за тяхното опазване. ■