

УДК 502.5:581.5:582.632.2

МЕХАНИЗМЫ ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ВИДОВОГО СОСТАВА ДРЕВОСТОЯ ВЫСОКОТРАВНОГО ДУБНЯКА

© А.Н. Прилуцкий¹, Д.Е. Кислов¹, М.И. Фисенко²

¹Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

²Уссурийская астрофизическая обсерватория ДВО РАН, с. Горнотаетное
prilutsky@bgi.dvo.ru, kisl@mail.ru, mihail_fisenko@mail.ru

Изучение горизонтальной структуры древостоя высоко-травного дубняка показало, что сообщество древесных растений функционирует как трехуровневая система. На надвидовом и субвидовом уровнях организации автогенная сукцессия закономерно ведет к достижению максимально возможного беспорядка в размещении деревьев в пространстве. На видовом уровне в ходе лесообразовательного процесса упорядоченность структуры древостоя возрастает. В пространственном распределении ассектаторов выявлена периодичность – характерный признак самоорганизующейся диссипативной системы.

Ключевые слова: горизонтальная структура, древостой, диссипативная система, самоорганизация, сукцессия, упорядоченность, уровень организации.

На этапе бурного развития мировой экономики перманентная деградация природных экосистем неизбежна. Чтобы избежать экологической катастрофы, разумно организованные общественные формации противодействуют развитию негативных тенденций всеми средствами. Систему защиты окружающей среды формируют как комплекс антиэнтропийных мер, органически связанных с механизмами жизнедеятельности человеческого сообщества. Их действенность призван обеспечивать постоянно совершенствуемый мониторинг состояния нестабильных элементов каждой контролируемой экосистемы.

Усилия, предпринимавшиеся в области охраны среды в предшествующее время, не были напрасными. Тенденция стабилизации экологической ситуации в недавнем прошлом наблюдалась даже в регионах с высоким уровнем урбанизации. Однако в вопросах охраны растительного мира модернизацию подходов и технологий сдерживает низкая достоверность прогнозов растительных сукцессий вследствие несовершенства существующих моделей лесообразовательного процесса. Очевидно, пора решиться на радикальный способ снятия проблем изучения растительности. Под радикальным способом мы подразумеваем переход фитоценологии от преимущественно описательных методов исследований к широкому использованию универсальных подходов. Последнее предполагает введение в ее методологию принципов, распространяю-

щихся на объекты и явления живой и неживой природы. По отношению к проблеме управления фитоценозами новый подход означает появление возможности последовательного решения двух сопряженных задач. Во-первых, найти окончательное решение дискуссионному вопросу о возможности самоорганизации растительности, ведущей к появлению структур, упорядоченных в пространстве и во времени. Во-вторых, опираясь на результаты этого поиска, выяснить механизмы отбора и включения растений в состав ассоциаций и установить объективные критерии устойчивости возникающих ценологических систем.

В настоящее время в естественном растительном покрове видят статистически детерминированную совокупность растений, пространственно неоднородную даже в тех случаях, когда условия среды полностью однородны. Полагают, что структура растительных группировок иррегулярна из-за высокой степени независимости развития образующих их растений. По этой причине описание структуры и принципов функционирования элементарных сообществ в рамках детерминистических представлений считают задачей крайне сложной, практически нереализуемой (Кравец, 1970; Василевич, 1983). Вместе с тем, множественность факторов, обуславливающих процессы дифференциации растительности, создает предпосылки развития исследований на базе стохастических моделей.

Осторожность, с которой математический аппарат привлекают к описанию фитоценозов, объясняется существенно нелинейным принципом их организации. Характерная нелинейным системам неоднородность вступает в противоречие с необходимостью обеспечить однородность выборок, формируемых для статистического анализа. Как показывает опыт, поиск подходов, гарантирующих выполнение условий применимости статистических методов к изучению фитоценозов, очень сложен. Подобная работа, даже успешно выполненная, оставляет ощущение неоправданной из-за непомерной трудоемкости. По этой причине все еще нет обще-

признанных методов изучения механизмов возникновения и функционирования фитосистем, а потому остается недостижимым эффективное управление их развитием. Настоящая работа выполнена с применением статистического подхода, разрабатываемого авторами в целях изучения закономерностей горизонтальной организации естественных древостоев.

Обоснование подхода, объект и методы исследований. Как известно, определенный порядок в размещении деревьев в двухмерном пространстве возникает в итоге продолжительного лесообразовательного процесса. Механизмы коррекционных изменений взаимного положения деревьев разнообразны, а элементарные события разобщены как в пространстве, так и во времени. Поскольку растительные ассоциации формируют слабо связанные или даже изолированные явления, процесс их возникновения считают случайным. Однако данное положение неоспорно даже в тех случаях, когда отсутствие порядка в их структуре подтверждается результатами статистического анализа.

Современные представления о природе лесообразовательного процесса сложились в результате анализа материалов многочисленных наблюдений за динамикой развития растительности в различных экологических условиях. Полученные сведения составили основу обобщенной модели принципов объединения растительных организмов в сообщества. Однако простая феноменология динамики ассоциирования растений, каким бы детальным ни было описание, не может отразить внутренних закономерностей происходящих событий. Поэтому утвердившаяся концепция фитоценоза опирается на ложное представление о простоте механизмов интеграции растительности. Как следствие, разрабатываемые на основе этих представлений имитационные модели включают сомнительные моменты или даже ошибки, существенно снижающие практическое значение разработок.

Теория лесообразовательного процесса полагает, что в автогенной сукцессии, ведущей к возникновению устойчивого многовидового ценоза, успех каждого из видов-претендентов предопределяют два фактора. Во-первых, степень соответствия его биологии экологическим условиям места обитания, и, во-вторых, достаточная конкурентная сила. Сложившийся фитоценоз рассматривают как конечный результат «тестирования» регионального флористического комплекса внешней средой и межвидовой конкуренцией. В действительности фитоценоз представляет собой многоуровневую систему. Многочисленные события, завершающиеся выработкой ассоциаций с устойчивым видовым

составом, происходят одновременно на нескольких уровнях организации. Имеются веские основания полагать, что на каждом уровне система подвергается модуляции, в ходе которой подавляющая часть уклоняющихся компонентов элиминируется, освобождая место модальным формам (Прилуцкий, Нарышкина, 2010). Сложность изучения многоуровневых растительных систем предопределена принципом их организации: на смежных уровнях иерархии процессы протекают в противоположных направлениях (Малиновский, 1970а; 1970б). Ввиду этого применение статистических методов операционально только в случае дифференцированного рассмотрении явлений, наблюдаемых на каждом иерархическом уровне.

В концепции фитосистемы, принятой авторами, лесообразовательный процесс понимается как самоорганизация, в ходе которой растительность переходит из однородного состояния в неоднородное. Но потенциалы, вызывающие самоорганизацию, существуют только в неоднородной среде. Из чего логически следует, что канонический принцип фитоценологии – требование обеспечивать однородность объекта исследования, лишает возможности рассматривать многоуровневые надорганизменные ценозы как целостные объекты. Поэтому отход от данного принципа не только допустим, но и желателен. Для применения системного подхода к изучению растительности наиболее перспективны сообщества, структура которых неоднородна вследствие наличия горизонтального градиента лимитирующего фактора среды. Такой объект можно рассматривать как динамическую неравновесную систему, распределенную в пространстве. Существующие в ней тенденции к восстановлению сбалансированного состояния реализуются в появлении организованности. Поэтому закономерности во взаимном расположении растений можно обнаружить, изучая структуру растительности по направлениям, характеризующимся наличием потенциалов. О существовании порядка в горизонтальной структуре насаждения можно говорить в случае, если размещение деревьев на участке по какому-либо признаку существенно неоднородно.

Горизонтальную организацию древостоя изучали на юге Приморского края в лесах Горнотаежной станции ДВО РАН. В качестве объекта исследования избрано многовидовое сообщество растений, автохтонно развивающееся на платообразной межгорной седловине после сплошной рубки. Микрорельеф участка пробной площади формируют слабо выраженные, беспорядочно расположенные возвышения и понижения, а общий уклон поверх-

Таблица 1

Проверка 0-гипотезы о хаотичности размещения деревьев на пробной площади

Компоненты древостоя	Статистические тесты			
	Полиномиальное распределение χ^2 /p-value	Распределение Пуассона χ^2 /p-value	Нормальное распределение тест Шапиро-Уилка W/p-value	H/H_{max}
1	2	3	4	5
Вся группировка деревьев	70.093 / 0.153	2.232 / 0.816	0.937 / 0.011	0.981
Все господствующие деревья	58.486 / 0.494	0.864 / 0.834	0.941 / 0.016	0.968
Все подчиненные деревья	60.800 / 0.411	0.867 / 0.648	0.898 / 0.000	0.962
Все угнетенные деревья	96.226 / 0.002	9.731 / 0.021	0.872 / 0.000	0.942
Дуб монгольский: вся ценопопуляция	113.806 / 0.000	22.815 / 0.000	0.932 / 0.005	0.950
Дуб монгольский: господствующие деревья	98.818 / 0.001	2.744 / 0.254	0.824 / 0.000	0.948
Дуб монгольский: подчиненные деревья	63.000 / 0.337	0.132 / 0.716	0.775 / 0.000	0.971
Дуб монгольский: угнетенные деревья	108.644 / 0.000	7.379 / 0.026	0.779 / 0.000	0.943
Береза даурская: вся ценопопуляция	129.861 / 0.000	3.519 / 0.172	0.714 / 0.000	0.932
Береза даурская: господствующие деревья	103.000 / 0.000	4.077 / 0.044	0.698 / 0.000	0.950
Береза даурская: подчиненные деревья	70.000 / 0.155	0.427 / 0.514	0.675 / 0.000	0.970
Береза даурская: угнетенные деревья	56.000 / 0.587	0.018 / ∞	0.264 / 0.000	1.000
Липа амурская: вся ценопопуляция	140.846 / 0.000	9.739 / 0.008	0.700 / 0.000	0.930
Липа амурская: господствующие деревья	157.769 / 0.000	2.335 / ∞	0.300 / 0.000	0.880
Липа амурская: подчиненные деревья	75.333 / 0.074	0.209 / ∞	0.536 / 0.000	0.968
Липа амурская: угнетенные деревья	68.353 / 0.189	0.558 / 0.455	0.678 / 0.000	0.965
Клен мелколистный: вся ценопопуляция	109.621 / 0.000	5.154 / 0.023	0.573 / 0.000	0.946
Клен мелколистный: угнетенные деревья	112.462 / 0.000	1.899 / ∞	0.533 / 0.000	0.937
Береза маньчжурская: вся ценопопуляция	120.478 / 0.000	2.001 / ∞	0.478 / 0.000	0.933

ности, ориентированный на северо-запад, не превышает 5°. Характерная особенность топографических условий – приподнятое положение, благоприятствует развитию дренажной системы. Наличие суффозионных западин свидетельствует о том, что в освобождении почвы от избытка воды определенную роль играет вертикальная фильтрация.

В насаждении заложена постоянная пробная площадь (ППП-16), размером 60×100 м, вытянутая по направлению восток–запад, и произведен сплошной перебор деревьев с распределением их на три категории: господствующие, подчиненные, отставшие в росте и угнетенные. Доля участия дуба в древостое III класса бонитета составляет 50%, сопутствуют дубу березы даурская и маньчжурская, липа амурская, и клен мелколистный. В насаждении единичными особями присутствуют бархат амурский, ясень горный, маакия амурская, мелкоплодный ольхолистный, ильм японский и ясень горный. Средний возраст насаждения – около 70 лет. Классификационная схема типов дубняков Б.П. Колесникова аналогичные сообщества относит к группе влажных типов леса (Ефимов, 1955). В комплексе основных типологических признаков фитоценоза обнаруживается сходство с высокотравным дубняком, описанным А.П. Добрыниным (2000).

В настоящей работе под пространственной структурой древостоя понимается взаимное положение деревьев вдоль определенных линий и направлений. Для описания структуры насаждения установлено два направления. Направление восток–запад (вектор Y) и направление север–юг (вектор Z). Экологический режим направления восток–запад неоднороден: почвы несколько приподнятой восточной части пробной площади суше и теплее, чем ее западной части. Принятые направления определяют и особенности топографии прилегающих территорий. К северу и к югу от окраины плато поверхность опускается, формируя ложбины стока. Напротив, к востоку и западу от пробной площади отметки высот местности увеличиваются, и растительное сообщество выходит на горные склоны.

Описание горизонтальной структуры древостоя выполнено посредством картирования насаждения в двухмерной системе координат с точностью привязки деревьев на плане в масштабе местности ±0,4 м. На план пробной площади нанесена квадратная сетка с натурным шагом 10×10 м, которая разделила его на 60 квадратов площадью 100 м² каждый. Всем квадратам присвоены номера от 1 до 60. В результате подсчета деревьев, попавших в каждый из квадратов сетки, мы получили последовательность X, состоящую из 60 чисел. На осно-

ве этих данных построено распределение, которое в дальнейшем служило эмпирической моделью изучаемого древостоя.

В качестве модели абсолютно хаотичной структуры растительной группировки принято гипотетическое пространственное распределение ее объектов, соответствующее реализации полиномиальной схемы с равновероятными исходами (исход – попадание объекта растительной группировки в один из 60 квадратов). В условиях малой вероятности реализации отдельного исхода и достаточно большом числе объектов, составляющих группировку, число попавших в выделенный квадрат объектов может быть аппроксимировано распределением Пуассона

$$P_{\lambda}(k) = \frac{\lambda^k}{k!} \cdot e^{-\lambda}$$

, или, при больших значениях λ , нормальным распределением. Иными словами, при хорошем соответствии эмпирического ряда распределению Пуассона расположение деревьев на участке следует считать случайным (Свалов, 1985). Таким образом, первый этап исследований состоял в проверке нуль-гипотезы о случайном характере пространственного распределения объектов растительной группировки. С учетом принятых вероятностных моделей, задача состояла в выяснении уровня согласия между сформированной выборкой и тремя перечисленными выше распределениями, доказывающего предположение о хаотичной структуре изучаемого насаждения.

Мерой горизонтальной упорядоченности древостоя, а также его отдельных частей и элементов, служило отношение величины информационной энтропии H, которая характеризует реальную упорядоченность исследуемого объекта, к теоретическому значению Hmax его полного хаоса. Состоянию полного хаоса соответствует значение H/Hmax=1.00. В случаях, когда объект обладает элементами организованности, вычисленная величина принимает значения менее 1.00. Причем отношение H/Hmax тем меньше, чем выше уровень упорядоченности. Круг задач, связанных с обоснованием механизмов объединения различных видов древесных растений в сообщество, и методы их решения, определяли в ходе исследований.

Закономерности во взаимном расположении деревьев выявлены посредством усиления слабых сигналов суммированием.

Анализ данных. В качестве первого шага анализа последовательности данных X мы выполнили проверку соответствия эмпирической модели древостоя полиномиальному распределению, распределению Пуассона и нормальному (табл. 1).

Таблица 2

Пространственная организация древостоя на ППП-16
и тенденции его эволюции

№	Варианты интеграции	Компоненты древостоя					
		Весь древо-стой	Дуб монголь-ский	Липа амур-ская	Клен мелко-листный	Береза даурская	Береза маньчжур-ская
		Число стволов H'/H'_{max}					
1	2	3	4	5	6	7	8
1	ППП-16 $S=0.6$ га	$\frac{430}{0.981}$	$\frac{206}{0.950}$	$\frac{70}{0.930}$	$\frac{31}{0.946}$	$\frac{82}{0.932}$	$\frac{24}{0.933}$
2	Восточная половина участка $S_1=0.3$ га	$\frac{261}{0.981}$	$\frac{122}{0.922}$	$\frac{32}{0.910}$	$\frac{25}{0.959}$	$\frac{58}{0.961}$	$\frac{17}{0.970}$
3	Западная половина участка $S_2=0.3$ га	$\frac{169}{0.985}$	$\frac{84}{0.958}$	$\frac{38}{0.922}$	$\frac{6}{0.932}$	$\frac{24}{0.907}$	$\frac{7}{0.912}$
4	S_1+S_2	0.993	0.965	0.909	0.943	0.924	0.933
5	$S_{1A}+S_{1B}+S_{2C}+S_{2D}$	0.994	0.973	0.917	0.922	0.930	0.893
6	Разница H'/H'_{max} * Тест**	+0.013 (+)	+0.023 (+)	-0.021 (+)	-0.092 (+)	-0.008 (+)	-0.040 (-)

*Примечание: В столбцах 3 и 4 рост беспорядка вычислен как разность величин H'/H'_{max} в строках 1 и 5. В столбцах 5, 6, 7 и 8 увеличение порядка характеризует разность между H'/H'_{max} строки 1 и меньшим значением данного показателя в строках 4 и 5.

** Знак «(+)» указывает на достоверность различия величин H'/H'_{max} в строках 1 и 5, знак «(-)» свидетельствует о несущественности разницы при уровне значимости $\alpha = 0,05$.

Значение теста Шапиро-Уилка с вычисленной статистикой $W=0.937$ не отвергает гипотезу о нормальном распределении выборочных данных при любом уровне значимости, большем 0.011. В частности, при уровне значимости равном 0.01 нет оснований отвергнуть нулевую гипотезу. Соответственно, не отвергаются гипотезы о полиномиальном и пуассоновском распределениях

Хотя отношение $H/H_{max}=0,981$, т.е. уровень организованности насаждения крайне низок, результаты тестирования его эмпирической модели интерпретируются как указание на целесообразность дальнейшего поиска упорядоченности в его горизонтальной структуре.

Сравнение величин статистики χ^2 , устанавливающей состояние различных компонентов древостоя, дает основание полагать, что в многоуровневой фитоценотической системе существует скрытая упорядоченность. Действительно, переход де-

ревьев липы амурской и березы даурской из категории угнетенных в категорию подчиненных, и из категории подчиненных в категорию господствующих сопровождается последовательное увеличение χ^2 . В полиномиальном распределении состояние соответствующих групп деревьев липы отражает ряд значений χ^2 : 68.353; 75.333 и 157.769 (табл. 1). Аналогичная зависимость величины χ^2 от положения деревьев в древостое существует и в ценопопуляции березы даурской. Значения χ^2 для категории угнетенных деревьев этого вида составляет 56.000, для категории подчиненных – 70.000, и для категории господствующих – 103.000. Поскольку величина χ^2 является критерием различия эмпирического и теоретического распределений, ее возрастание указывает на липу амурскую и на березу даурскую как на виды, размещение которых на участке пробной площади по мере возрастного развития древостоя становится все более упорядоченным.

Направление эволюции горизонтальной структуры древостоя и его предельное состояние установлено методом усиления слабых сигналов дробным суммированием. Общий план размещения деревьев на ППП-16 разделен на 2, 4 и 6 равных частей линиями, перпендикулярными ведущему уклону местности. Затем с помощью специальной программы было произведено их виртуальное совмещение по схемам: 0.3 га + 0.3 га; 0.15 га + 0.15 га + 0.15 га + 0.15 га и 0,10 га + 0.10 га + 0,10 га + 0.10 га + 0,10 га + 0.10 га. Результаты расчетов по первым двум схемам представлены в таблице 2.

Из данных, приведенных в столбце 3, видно, что при интеграции плана древостоя по схеме S1+S2, а затем S1A+S1B+S2C+S2D отношение $H'/H'max$, которое характеризует тенденцию изменения его состояния, последовательно увеличивается с 0,981 до 0,993, а затем до 0.994. Произошедший сдвиг весьма информативен. Во-первых, рост отношения $H'/H'max$ отражает увеличение однородности исследуемой совокупности данных. Во-вторых, направление сдвига свидетельствует о том, что критерием эволюции структуры многовидового древостоя является хаотическое состояние. В-третьих, по достижению значения 0.994 величина $H'/H'max$ стабилизируется, что характерно для систем, достигших предельного состояния.

Сложность механизмов лесообразовательного процесса вскрывает дифференцированная оценка состояния ценопопуляций видов, образующих древостой. Данные, приведенные в таблице 2, свидетельствуют о разнонаправленном характере эволюции горизонтальной структуры ценопопуляции дуба, с одной стороны, и ценопопуляций сопутствующих ему видов, или ассектаторов, с другой стороны. Уже простое сравнение данных столбцов 3 и 4 показывает, что динамики ценопопуляции дуба и всего многовидового древостоя обладают большим сходством. В лесоведении свойство доминирующего вида отражать основные закономерности строения и развития всего сообщества растений понимается как абсолютный контроль эдификатора над жизнедеятельностью сопутствующих ему видов. Но из разнообразных отношений и принципов, на основе которых совокупность организмов объединяется в сообщество, в данном случае важна только одна закономерность. Как во всем многовидовом насаждении, так и в ценопопуляции дуба доминирует тенденция к усилению беспорядка в размещении отдельных особей в пространстве. Разница состоит лишь в том, что предельный беспорядок в размещении деревьев дуба по участку, оцениваемый величиной $H'/H'max$ равной 0.973, замет-

но меньше предельного беспорядка всей совокупности видов (0,994). Тем не менее, критерием эволюции ценопопуляции дуба также является максимальная энтропия.

Напротив, результаты расчета величин информационной функции, характеризующих поведение сопутствующих видов, однозначно указывают на существование тенденции к повышению порядка в их размещении на площади участка. В реальном древостое свойство ассектаторов формировать пространственные структуры проявляется в неравномерном размещении деревьев по площади участка. Среди видов, которые сопутствуют дубу в насаждении ППП-16, наибольшим порядком в размещении деревьев на участке выделяется липа амурская. Упорядоченность ее ценопопуляции характеризует величина $H'/H'max$ равная 0.930, в то время как у березы даурской величина этого показателя составляет 0.932, у березы маньчжурской 0.933, у клена мелколистного 0.946. Дуб доминирует в древостое с самым высоким значением $H'/H'max$ – 0.950 (табл. 1). Сходные соотношения установлены при определении предельного состояния ценопопуляций ассектаторов на моделях, построенных путем совмещения отдельных частей плана древостоя. Минимальное значение $H'/H'max$ в горизонтальной структуре вычислено для ценопопуляции березы маньчжурской – 0.893 (табл. 2). Несколько больше – для липы амурской – 0.909, березы даурской 0.924, клена мелколистного 0.922. Таким образом, в результате моделирования процесса дифференциации видового состава древостоя методом суммирования для всех видов, кроме дуба, установлена тенденция к увеличению порядка в горизонтальном размещении деревьев. Что касается размещения деревьев дуба, то по мере выработки древостоя оно становится все более беспорядочным.

Совпадение результатов эмпирических оценок изменения горизонтальной структуры ценопопуляций видов-ассектаторов в ходе выработки древостоя с результатами моделирования направления происходящих при этом сдвигов рассматривается как указание на естественный характер преобразований. Очевидно, формирование горизонтальной структуры древостоев детерминируется потенциалами, которые определяют направление развития лесообразовательного процесса во всей системе. Из вышеизложенного следует два вывода. Во-первых, критерием эволюции ценопопуляций ассектаторов является минимальная энтропия. Во-вторых, закономерности, характерные для видового уровня организации, действуют только в группе сопутствующих видов, в то время как ценопопуля-

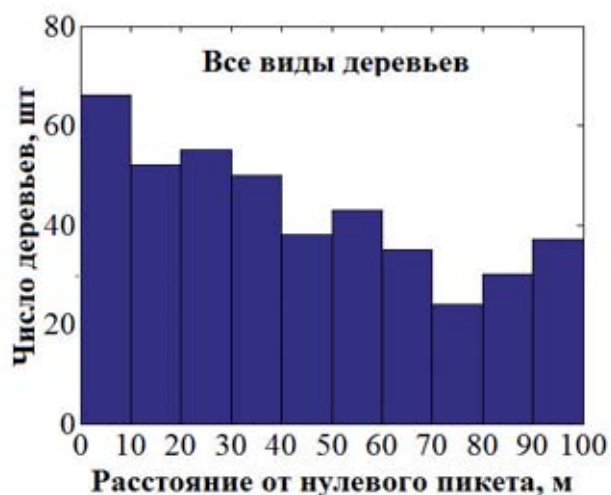


Рис. 1. Пространственная динамика плотности древостоя на ППП-16

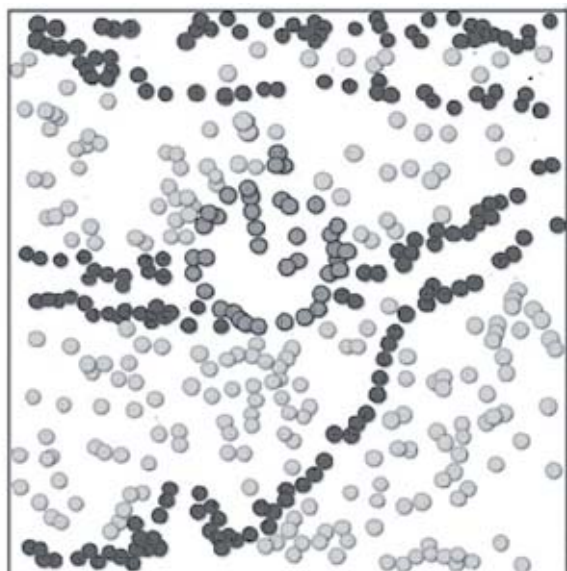


Рис. 2. Интегрированный план размещения деревьев на ППП-16

ция эдификатора функционирует на основе принципов, характерных для надвидового уровня.

Феноменологически поведение членов растительного сообщества, изучавшееся на надвидовом и на видовом уровне организации, может быть представлено как их совместное стремление к полному освоению всей площади, с одной стороны, и как тенденция ассектаторов к локализации в определенных зонах участка, с другой стороны. Из данных табл. 2 можно видеть, что большая часть де-

ревьев обоих видов березы и клена мелколистного сконцентрирована на элементарном участке S1, тогда как липа явно тяготеет к участку S2. Распределение всей совокупности деревьев по участку показано на рис. 1.

Наиболее плотный древостой, более 60 деревьев на 600 м², образовался в полосе 0–10 м, большая часть которой по условиям микрорельефа занимает приподнятое положение. В западном направлении, совпадающем с общим уклоном поверхности участка, насаждение все более изреживается, и в полосе 70–90 м, где находится область притяжения уклонов участка ППП-16, на каждом 600 м² остается менее 30 деревьев. Уменьшение плотности древостоя по мере опускания поверхности эдафотопы можно объяснить падением биологической продуктивности растительности вследствие снижения бонитета мест обитания растений. Во всяком случае, присутствие в древостое полосы 70–90 м ясеня горного и повышенная доля участия в его составе липы служит признаком периодического переувлажнения почвы, ухудшающего условия функционирования корней мезофитов. Однако кривая спада не идеальна. Диаграмма показывает, что в пространственной динамике плотности древостоя, возможно, присутствует периодичность.

Действительная закономерность расположения деревьев на пробной площади вскрыта посредством усиления слабых сигналов методом суммирования. С этой целью положение, занимаемое каждым из 430 деревьев в своем квадрате, нанесено на лист кальки, размер которого соответствует размеру одного квадрата плана насаждения. В результате изучения полученного отображения выявлены структуры кольцевой и линейной формы, которые акцентированы усилением тона окраски (рис. 2).

Разделив интегрированный вариант плана насаждения по вертикали и горизонтали на 14 равных поясов, мы получили матрицу участка, состоящую из 196 элементарных ячеек натурной площадью по 0,51 м². Подсчитав число деревьев в каждой ячейке, мы приобрели возможность строить частные распределения и изучать явления, в отношении которых традиционные методы исследования пространственной структуры растительности недостаточно чувствительны (табл. 3).

Для описания структуры насаждения по матрице установлено два направления. Первый ряд распределения организован путем суммирования числа деревьев в столбцах. Этот ряд отображает вариации плотности древостоя вдоль вектора Y восток–запад ($\Sigma_{гор}$). Второе распределение характеризует особенности горизонтальной структуры

древостоя по вектору Z север–юг. Оно представляет собой итог суммирования числа деревьев в строках ($\sum_{\text{вер}}$).

При анализе данных вектора Z критерием автокорреляции (Кобзарь, 2006) найденная величина $rz(n) = 0.205$, что является основанием принять гипотезу о случайности последовательности данных на обоих уровнях значимости, т.к. (при $\alpha = 0.05$, $n = 14$) $rz(n) \in [-0.462, 0.328]$, и (при $\alpha = 0.01$, $n = 14$) $rz(n) \in [-0.597, 0.457]$. Аппроксимация распределения плотности древостоя вдоль вектора Z нормальным распределением не принесла ничего нового. Согласие эмпирического распределения со своей теоретической моделью свидетельствует о хаотичном расположении деревьев по направлению север–юг.

Проверка на случайность данных вектора Y дала иной результат. Вычисленная величина статистики $gu(n) = 0.352$ отвергает гипотезу о случайности последовательности данных как при $\alpha=0.01$, $n=14$ так и при $\alpha=0.05$, $n=14$. Опровергнута и гипотеза совпадения эмпирического ряда Y с теоретической моделью. Распределение, характеризующее это направление, аппроксимировано полиномом четвертой степени:

$$Y = 74.40 - 40.43X + 10.52X^2 - 1.03X^3 + 0.03X^4$$

с коэффициентом детерминации $R^2 = 0,830$.

Форма графика свидетельствует о том, что плотность размещения деревьев в направлении восток–запад описывается нелинейной функцией синусоидального вида (рис. 3).

На интегрированном плане пробной площади периодичность направления Y проявляется в виде линий, образованных плотно размещенными дере-

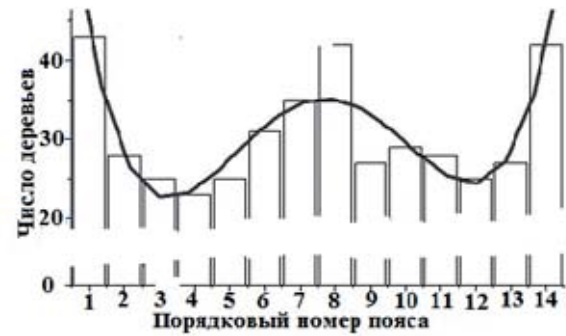


Рис. 3. Пространственная динамика плотности размещения деревьев по вектору Y

вьями (рис. 2). Иными словами, закономерности горизонтальной организации древостоя по направлению восток–запад и по направлению север–юг не идентичны. Очевидно, различие свойств изучаемого объекта по разным направлениям, или анизотропность, порождает изэнтропийный процесс, т.к. уровень детерминированности состояния системы одинаков по всем направлениям ($H_y \approx H_z$). Тем не менее, неоднородность горизонтальной структуры древостоя по оси Y указывает на наличие в экосистеме ориентированных потенциалов.

Существующую в древостое периодичность плотности ценопопуляций как закономерность их пространственной организации наиболее ясно видна в горизонтальном размещении деревьев березы даурской (рис. 4).

Таблица 3

Матрица древостоя ППП-16
(распределение стволов по 196 элементарным ячейкам)

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	$\sum_{\text{гор}} (Y)$
1	2	4	2	1	4	2	3	6	1	3	3	6	3	3	43
2	2	3	5	2	1	2	2	2	2	3	0	2	1	1	28
3	2	3	1	1	1	2	2	0	0	3	3	2	3	2	25
4	0	4	1	0	4	1	4	0	1	1	2	1	2	2	23
5	2	1	0	2	4	5	3	2	1	0	1	2	2	0	25
6	1	3	0	2	4	1	2	1	4	3	4	3	2	1	31
7	2	3	4	4	4	0	1	1	5	3	3	2	3	0	35
8	2	3	5	5	2	5	2	4	3	3	2	1	5	2	42
9	1	2	3	2	2	2	6	0	2	3	0	0	2	2	27
10	1	1	2	3	2	1	5	2	1	3	2	2	2	1	29
11	1	0	2	1	2	3	3	2	3	4	2	3	2	0	28
12	4	1	1	2	1	3	1	4	1	2	1	2	1	1	25
13	1	3	3	4	1	2	5	1	1	4	1	1	0	0	27
14	4	2	5	5	0	6	3	4	2	2	4	3	2	0	42
$\sum_{\text{вер}} (Z)$	25	33	34	34	32	35	42	29	27	37	27	30	30	15	430

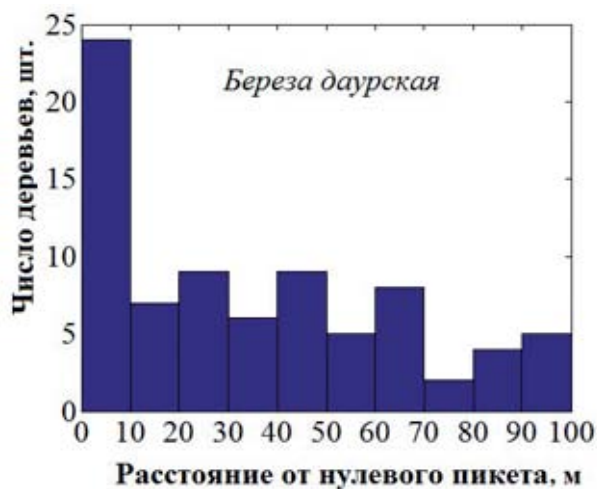


Рис. 4. Пространственная динамика плотности ценопопуляции березы даурской на ППП-16

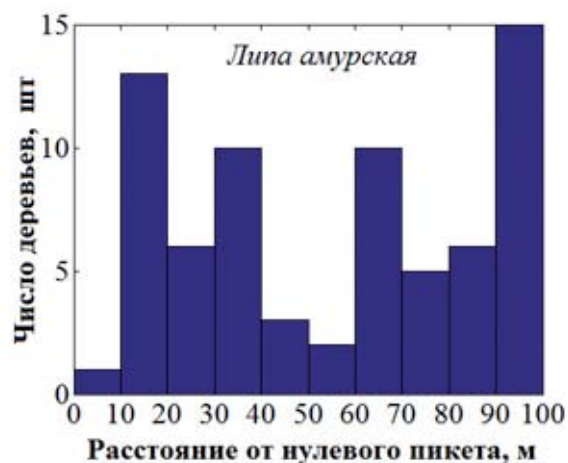


Рис. 5. Пространственная динамика плотности ценопопуляции липы амурской на ППП-16.

Диаграмма отражает колебания числа деревьев этого вида в полосах шириной 10 м, простертых перпендикулярно оси Y. Из рисунка видно, что в интервале 0–80 м ценопопуляция березы даурской формирует череду волн, которая дает мощный «всплеск» численности в интервале пикетов 0–10 м.

Периодичность в размещении деревьев по оси Y характерна и для других ассектаторов. Однако вследствие малочисленности и молодости их ценопопуляций, в ритмах колебания плотности размещения деревьев имеются дефекты, которые ухудшают вид диаграмм. В частности, существование такого рода сбоя в полосе 50–60 м отражает диаграмма пространственной динамики числа дере-

вьев липы, которая еще только заселяет участок пробной площади (рис. 5). Тем не менее, это нарушение описываемой закономерности имеет частное значение. Оно не опровергает общего заключения: по оси Y горизонтальная структура ценопопуляции липы, как у березы, является периодической. Но построенная для липы диаграмма выглядит как зеркальное отражение диаграммы березы. Во-первых, наиболее мощный «всплеск» численности деревьев липы наблюдается не в полосе пикетов 0–10 м, как у березы, а в противоположной части участка, в полосе пикетов 90–100 м.

Во-вторых, уже при простом сравнении диаграмм, представленных на рис. 4 и 5, нетрудно заметить, что колебание численности деревьев липы амурской и березы даурской в составе древостоя происходит в противофазе: в полосах, где плотность ценопопуляции березы увеличивается, присутствие липы уменьшается, и наоборот.

Обсуждение результатов. С точки зрения теории самоорганизации, причиной существующего в живых системах порядка являются потенциалы внешней среды, поддерживающие внутренние флуктуации. Очевидно, что даже небольшого, менее 5°, уклона участка пробной площади ППП-16 в направлении восток–запад достаточно для того, чтобы в ее почвенном покрове возник градиент увлажнения и температуры. Последний и играет роль потенциала, способного упорядочить горизонтальную структуру древостоя высокотравного дубняка.

Расчет упорядоченности многовидового древостоя, существование которой свидетельствовало бы о самоорганизации растительности на надвидовом уровне организации, к однозначному выводу не привел. Итог тестирования эмпирической модели теоретическими моделями полиномиального, пуассоновского и нормального распределения выглядит двусмысленным, т.к. вычисленные значения статистик позволяют охарактеризовать взаимное расположение деревьев на ППП-16 как очень близкое к случайному, но не случайное. Обоснованность данной формулировки подтверждает расчет упорядоченности объекта. Значение информационной функции Шеннона для последовательности данных X составляет $H = 5.7947$, что лишь на 0.1122 отличается от теоретического значения полного хаоса исследуемой экосистемы $H_{max} = 5.9069$.

Вычисленная по этим данным величина отношения $H/H_{max} = 0.981$ свидетельствует о низком уровне структурной организованности исследуемой фитосистемы. Но, поскольку в качестве критерия эволюции сообщества растений на надвидовом уровне организации установлена максималь-

ная энтропия, а предельное состояние еще не достигнуто, можно ожидать, что в ближайшем будущем беспорядок в размещении деревьев будет усиливаться. Сукцессия закончится лишь тогда, когда отношение H/H_{max} достигнет значения 0.994, которому соответствует ее предельное состояние. Таким образом, условия стационарности данной системы выполняются в непосредственной близости от состояния максимальной энтропии. Скорее всего, достижению полного хаоса препятствует хаотическая самоорганизация, которая, как считают А.Н. Колотов и Е.Я. Фрисман (2008), вызвана конкуренцией за ресурсы. Полагая вклад хаотической самоорганизации в создание общей упорядоченности равным разнице между значением H абсолютного хаоса и значением H/H_{max} предельного состояния древостоя, мы находим величину этого вклада равной всего 0,006. Вычисленное значение упорядоченности, создаваемой хаотической самоорганизацией, не превышает 5% порядка в распределении асектаторов, т.е. несущественно. Очевидно, пространственное структурирование древостоя происходит на видовом уровне организации.

Обоснованность данного предположения подтверждают статистики, характеризующие видовой уровень организации древостоя. Как оказалось, в ценопопуляциях клена, берез и липы группы деревьев, отличающиеся по положению в древостое, существенно различаются и по упорядоченности размещения в пространстве. Причем порядок во взаимном расположении деревьев тем больший, чем выше их статус в растительном сообществе.

Горизонтальная дифференциация растительности всегда протекает по одинаковой модели. Иными словами, существует универсальный принцип возникновения биологической организации, который соблюдается в сукцессиях любого типа: автогенных, антропогенных, сингенетических, восстановительных и т.д. В теории лесообразовательного процесса он известен как принцип экологического соответствия. Аксиоматически принято считать, что сукцессии начинаются только в тех случаях, когда появляется потенциал повышения уровня организации. В настоящее время известны несколько причин развития сукцессий: механическое нарушение нативной растительности, эволюция среды обитания, биологическая эволюция флоры, миграции видов. Феноменологически увеличение уровня организации проявляется в углублении биогеоценотических связей. По мере выработки ассоциаций растений каждый из видов-лесообразователей сохраняет свое присутствие, либо даже усиливает позиции, только в зонах с благоприятными для

себя условиями роста. Из зон с жестким режимом экологических факторов его вытесняют более приспособленные виды. Сукцессия заканчивается образованием такой мозаики ассоциаций, в которой каждый член сообщества занимает свою экологическую нишу.

Выводы, к которым ведет анализ пространственной динамики ценопопуляций асектаторов на участке высокотравного дубняка, в целом не противоречат теории экологического соответствия. В условиях наличия градиента лимитирующих факторов ксеромезофитная береза даурская концентрируется в хорошо прогреваемом местообитании с почвами, скорее свежими, тогда как мезофитная липа преобладает в зоне с холодной, влажной почвой.

Сопоставление пространственной динамики плотности размещения асектаторов с особенностями микрорельефа участка не оставляет места для сомнения: теория экологического соответствия несовершенна. С позиций этой теории удовлетворительное истолкование находит лишь сам факт дифференциации растительности по видовому составу. В то же время, периодичность ее пространственной структуры современная теория лесообразовательного процесса объяснить не в состоянии.

Для истолкования феномена синусоидальности вида кривой, описывающей пространственную динамику плотности ценопопуляций вышеупомянутых асектаторов, имеют значение четыре момента. Во-первых, совпадение вектора периодического увеличения и уменьшения плотности размещения деревьев с общим градиентом ведущих экологических факторов физической среды. Во-вторых, регулярный характер подъемов и спадов числа деревьев, равно как и отсутствие зависимости между формами кривых, отражающих динамику числа деревьев на единицу площади, с одной стороны и, напряженности ведущих факторов внешней среды, с другой стороны. В-третьих, наличие максимумов численности деревьев в диаметрально противоположных частях экологического ряда. И, наконец, четвертый важный момент рассматриваемой ситуации – происхождение данного сообщества.

Как известно, главная особенность площадей, на которых имело место грубое нарушение естественной структуры и сложения растительного покрова – хаотическое размещение растений на первых этапах восстановительной сукцессии. Хаос соответствует состоянию термодинамического равновесия системы. В таком состоянии в ней нет градиентов, а поэтому отсутствуют как векторы движения, так и само движение. Достижение состоя-

ния энтропии в течение длительного времени рассматривалось как безвозвратное прекращение движения, или гибель. Позже были обнаружены процессы превращения энтропийной (тепловой) энергии в информированную энергию поля. «Информированной энергией в этом случае является дискретная (квантованная) и упорядоченная во времени и пространстве (колебательная) энергия излучений, возникающая всюду, где имеется разность температур». (цит. по: Седов, 1976. С. 34). Спонтанный переход тепловой энергии в упорядоченную энергию поля иногда понимают как частный случай реализации фундаментального свойства всех материальных систем Вселенной – способности к самоорганизации. Таким образом, появление периодичности в ходе восстановительной сукцессии растительности ППП-16 может служить примером самоорганизации кризисной системы, в данном случае биологической. Но, в отличие от принципа экологического соответствия, действующего только в биологических системах, процессы, ведущие к появлению периодичности в составе древостоя, вытекают из универсального принципа.

С точки зрения биологии, дифференциация растительности представляет собой процесс гармонизации взаимоотношений фитоценоза с внешней средой. С точки зрения термодинамики, дифференциация растительных группировок по видовому составу интерпретируется как эволюция растительности, вначале однородной, к неоднородному состоянию, т.е. самоорганизация. Однако необходимо учитывать, что в последнее время под самоорганизацией термодинамических систем понимают только такие сдвиги в их состоянии, которые завершаются фазовым переходом. А поскольку доказательства необратимости изменений в составе древостоя высокотравного дубняка пока не найдено, в использовании термина «самоорганизация» при описании лесообразовательного процесса на отдельных участках экологического ряда необходима осторожность. Возможно, что сукцессия, протекающая на ППП-16 – это лишь фрагмент комплекса регуляторных сдвигов, происходящих в ходе самоорганизации сложной экологической системы значительно более крупного масштаба.

Несмотря на отсутствие согласованной трактовки физической природы обнаруженного явления, обобщающий анализ механизмов пространственной дифференциации древесной растительности в пределах пробной площади ППП-16 служит основанием для вывода, имеющего принципиальное значение. Часть древостоя, заключенная на участке между пикетами 0–80 м, представляет собой

простейшую надвидовую растительную систему, которая эволюционирует к устойчивому состоянию.

Рассматривая биологическую самоорганизацию как одно из проявлений универсального механизма возникновения термодинамических систем, мы вправе предположить, что поведение дуба в развивающемся сообществе не должно отличаться от поведения ассектаторов. В этом случае наименее упорядоченной частью его ценопопуляции должны были бы быть угнетенные особи, а наиболее упорядоченной – господствующие деревья. В действительности же категория угнетенных особей дуба является наиболее упорядоченной группировкой его ценопопуляции. Уровень организованности угнетенных деревьев определяет значение χ^2 равное 108.644, в то время как для групп подчиненных и господствующих деревьев дуба величина этого показателя составляет, соответственно, 63.000 и 98.818 (табл. 1).

Наиболее вероятной причиной возникновения этой аномалии является локальная неоднородность фенотипического состава его ценопопуляции. Ранее было установлено, что вследствие характерной для ППП-16 неустойчивости среды деструктивный отбор ведет локальную ценопопуляцию дуба к распаду на два класса фенотипов, которые сосуществуют в сообществе в виде двух относительно самостоятельных субпопуляций (Прилуцкий и др., 2009). Одна из них – это малочисленная группа преимущественно угнетенных деревьев со средним диаметром стволов 13,37 см. В состав второй входит большая часть господствующих и подчиненных им деревьев. Средний диаметр стволов второй субпопуляции – 23,14 см.

С распадом популяций видов на классы фенотипов мы прямо связываем возможность выделения субвидового уровня организации растительности. При выяснении механизма возникновения субвидового уровня организации фенотипическую структуру ценопопуляции дуба следует соотносить с состоянием его фенофонда, а состояние фенофонда, в свою очередь, с экологической пластичностью.

Высокую экологическую пластичность дуба монгольского отмечали многие исследователи (Усенко, 1984; Добрынин, 2000; Прилуцкий, 2003; и др.). Иногда этой особенности его биологии придают значение свойства, которое обеспечило ему роль одного из важнейших доминантов лесных сообществ региона. И, тем не менее, до настоящего времени объяснения аномально высокой пластичности дуба не найдено. Анализ механизмов дифференциации древостоя позволяет считать этот феномен специфической особенностью организации его

популяций, обусловленной неустойчивым состоянием фенофона.

По результатам расчетов значений H/H_{max} основные лесообразователи насаждения ППП-16 могут быть ранжированы в ряд пластичности. Воспользовавшись данными табл. 2, нетрудно подсчитать, что доля дуба в составе древостоя восточной половины участка составляет 46,7%, а его западной половины 49,7%, то есть различается незначительно. Следовательно, вычисленная для него величина H/H_{max} равная 0,950 характеризует состояние ценопопуляции, при котором входящие в нее деревья размещены по площади участка почти равномерно. Подобная ситуация может возникнуть если вид индифферентен к неоднородности условий роста.

Ценопопуляции прочих членов сообщества более чувствительны к неоднородностям среды обитания. Если на сухих, теплых почвах восточного сектора пробной площади доля березы даурской в древостое составляет 22,2%, то в комплексе более холодных и влажных местообитаний западного сектора ее участие снижено до 14,2%, то есть почти в два раза. Напротив, липа, чье участие в древостое восточного сектора составляет 12,3%, в западном секторе увеличивает свое присутствие до 22,5%. Соответственно, экологические свойства березы даурской характеризует величина отношения H/H_{max} равная 0,932, у липы – 0,930.

Сравнение текущих значений H/H_{max} свидетельствуют о том, что уровень организации ценопопуляций берез и липы заметно выше, чем у дуба. Наличие порядка объясняется тем, что в пределах участка пробной площади существуют локальные местообитания, в которых береза и липа не могут закрепиться по причине отсутствия способности выработать адекватные фенотипы, или, иными словами, вследствие недостаточной экологической пластичности. Как следствие, роль ценопопуляций этих видов в различных частях участка неодинакова. В конечном итоге, поведение липы и березы в условиях воздействия градиентов факторов физической среды, равно как и соотношение значений H/H_{max} , позволяет охарактеризовать липу как вид, более мезофитный и менее пластичный в сравнении с березой даурской. Но оба эти вида, судя по соотношениям H/H_{max} , существенно менее пластичны, чем дуб. Что касается отношения последнего к условиям увлажнения, то, учитывая его феноменальную экологическую пластичность, устанавливать ее просто нецелесообразно.

Из вышеизложенного следует, что экологическая пластичность вида является функцией фенотипической устойчивости его фенофона. Данное

заклучение ведет в эпигенетическую теорию эволюции, которая рассматривает эволюцию как результат потери видом фенотипического постоянства (Гродницкий, 2000). В настоящее время дестабилизацию фенофона вида связывают с изменением условий в привычной для него экосистеме, или вселением в новую экосистему. Для флор Восточной Азии дуб действительно является чужеродным элементом. Как полагают, первые, вечнозеленые, представители рода *Quercus* возникли на юге Азии, на полуострове Индокитай. Но в раннем палеогене появились внетропические группы рода. Видовая дифференциация листопадных дубов происходила в Восточной Азии (Криштофович, 1930). Очевидно, уже в то время ритмы физической среды этого района совпадали с биоритмами дуба. Другого объяснения возможности проникновения дуба в состав коренных флор этого района пока не предложено. Дальнейшая работа в данном направлении открывает перспективу к интегрированному изучению закономерностей пространственно-временной организации растительности. Однако этот вопрос выходит за рамки темы, обсуждаемой в настоящей статье. Для нас более важно оценить ценологическую роль необычного фенотипического разнообразия дуба.

Способность дуба успешно конкурировать с другими видами в широком диапазоне экологических условий свидетельствует о высокой адаптивной ценности всего спектра вырабатываемых им фенотипов. Но, формирование системы адаптивных фенотипов, приспособленных к условиям различных мест обитания, ведет его популяции к частичной утрате целостности. Глубокой дифференциации популяций дуба способствуют рассогласованность в сроках пыления его ценопопуляций, а также слабая летучесть пыльцы (Прилуцкий, Нарышкина, 2010). Эта особенность организации генеративного процесса выступает в роли фактора, ослабляющего генетическую связь между различными классами фенотипов, вырабатываемых в его популяциях. Доказательством постепенного вырождения популяционной системы дуба служит тенденция эволюционировать к максимальной энтропии. Распадаясь на относительно самостоятельные классы фенотипов, она превращается в подобие многовидового сообщества.

Дифференцированный анализ размещения деревьев в квадратах размером 10×10 м показал: почти в каждом из 60 квадратов имеется участок, на котором древесная растительность отсутствует. Тот факт, что при совмещении квадратов незаселенные участки совпали, образовав кольцо, указывает на их

более или менее регулярное размещение в пространстве. Для объяснения природы процессов, протекающих в зонах избегания, выдвигается три версии.

Первая версия основывается на представлениях о механизмах самоорганизации растительных сообществ, которые А.Н. Колобов и Е.Я. Фрисман (2008) использовали в математических моделях пространственно-временной динамики растительности. В этих моделях конкуренция за ресурсы вызывает хаотическую самоорганизацию растений, ведущую к появлению сложно структурированных пространственных распределений.

Вторая версия предполагает существование структурной организации в ландшафтно-субстратной основе изучаемой экосистемы. Известно, что в неоднородной среде всегда существуют сжимающие или растягивающие напряжения. Снятие напряжения происходит в результате фазового перехода в направлении потенциальной функции разгрузки и сопровождается появлением новых структурных элементов или трансформацией старых. Рассматривая механизм появления упорядоченного рельефа, С.А. Зимов (1993) показал, что упорядоченные структуры могут возникать в результате коррекции положения его первоначально неупорядоченных элементов в пространстве. Направление их перемещения определяет потенциальная функция порогового уровня разгрузки. Элемент закономерно смещается в ту сторону, где потенциал выше.

Опираясь на концепцию С.А. Зимова, можно предположить, что эволюция экосистемы высокотравного дубняка начиналась с разгрузки напряжений: сглаживание неровностей рельефа, происходившее в масштабах эдафотопы, сопровождалось упорядочением пространственного положения потускул – зон фильтрации осадков к грунтовым водам. По мере выработки микрорельефа этот процесс затухал, позиции потускул стабилизировались, в зонах фильтрации воды вырабатывались дрены. Со временем в гидрологическом режиме эдафотопы происходили изменения, имеющие значение фазового перехода: в потоках почвенных вод возникали турбулентные флуктуации. Данная модель самоорганизации древостоя связывает появление порядка в его структуре с турбулизацией потоков почвенного растворов, воздействие которых на корни деревьев ведет к появлению завихренности в их пространственном размещении, компенсируемой появлением упорядоченности.

В соответствии с третьей версией состояние изучаемой экосистемы следует рассмотреть с позиции синергетики. Методология этой дисципли-

ны позволяет рассматривать сообщество высокотравного дубняка как совокупность частиц, находящихся во взаимодействии друг с другом. Конкуренция, непрерывно устраняющая из древостоя избыточные элементы, поддерживает бесстолкновительную, или разреженную среду, о чем свидетельствует близость его состояния к полному хаосу. В результате растительная сукцессия приобретает характер рефрена – траектории спонтанной трансформации структуры, реализующей пространство своих возможных состояний. Для объяснения поведения системы, обладающей такими свойствами, применимы положения, развиваемые теорией катастроф (Арнольд, 1990).

Выводы. Применение формальных методов в целях изучения одной из локальных фитоценологических систем, сформированных на территории Восточной Азии дубом монгольским, существенным образом расширило представления о принципах пространственной организации растительных сообществ. Установлен трехуровневый принцип организации древостоя высокотравного дубняка. На надвидовом уровне его организации найдены признаки работы механизмов, регулирующих взаимное положение деревьев в пространстве, и установлен неслучайный характер размещения деревьев по вектору, совпадающему с градиентом лимитирующих факторов внешней среды. Обнаружены периодичность и упорядоченность горизонтальной структуры древостоя на видовом уровне организации. Показана решающая роль неустойчивости фенотипа популяций дуба в возникновении субвидового уровня организации растительности. Установлены критерии эволюции древесной растительности на каждом организационном уровне. Предложен способ для определения предельного состояния надорганизменных систем, адекватного представлению об устойчивом (климаксом) состоянии растительной группировки.

В настоящее время самоорганизации придают значение всеобщего принципа необратимого усложнения материальных систем. В рамках теории самоорганизации органическую эволюцию рассматривают как один из механизмов реализации этого принципа в диссипативных системах. Однако в рамках синтетической теории эволюции найти место результатам изучения принципов горизонтальной организации высокотравного дубняка оказалось затруднительным. В то же время, ряд положений, сформулированных в ходе работы, удачно дополняют эпигенетическую теорию.

Многочисленные признаки существования организации, выявленные в горизонтальной структу-

ре высокотравного дубняка, характерны для диссипативных систем. Однако фазовых переходов, необходимых для признания дифференциации древостоя по видовому составу самоорганизацией, не найдено. По всей вероятности, в растительном покрове локальные регуляторные процессы интегрируются и приобретают необратимость только в системе значительно более крупного масштаба.

Ввиду того, что основного признака самоорганизации – фазовых переходов, не найдено, положениям, сформулированным по итогам выполненных исследований придавать значение выводов преждевременно. Осторожность тем более оправдана, что некоторые закономерности развития растительной сукцессии описаны впервые и не могут быть введены в теорию лесообразовательного процесса без подтверждения.

Л и т е р а т у р а

- Арнольд В.И.* Теория катастроф. – М.: 1990. – 89 с.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 246 с.
- Гродницкий Д.Л.* Две теории биологической эволюции. – Красноярск, 2000. – 180 с.
- Добрынин А.П.* Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение). – Владивосток: Дальнаука, 2000. (Тр. Ботан. садов ДВО РАН / Гл. ред. В.А. Недолужко: Т. 3). – 260 с.
- Справочник таксатора. Составитель И.В. Ефимов. – Хабаровск. 1955. – 133 с.
- Зимов С.А.* Азбука рисунков природы. – М.: Наука, 1993. – 125 с.
- Колобов А.Н., Фрисман Е.Я.* Моделирование процессов динамической самоорганизации в пространственно распределенных растительных сообществах // *Материалы II Международной конференции «Математическая биология и биоинформатика»*, 2008. Т. 3. № 2. С. 85–102.
- Кобзарь А.И.* Прикладная математическая статистика. Для инженеров и научных работников. – М.: ФИЗМАТЛИТ, 2006. – 813 с.
- Кравец А.С.* Вероятность и системы. – Воронеж, 1970. – 195 с.
- Криштофович А.Н.* Основные черты развития третичной флоры Азии // *Изв. ГБС*. 1930. Т. 29. вып. 3-4. С. 391–402.
- Малиновский А.А.* Общие вопросы строения систем и их значение для биологии // *Проблемы методологии системного исследования*. М.: 1970. С. 146–183.
- Малиновский А.А.* Теория структур и ее место в системных исследованиях // *Системные исследования*. М.: 1970. С. 10–22.
- Свалов С.Н.* Применение статистических методов в лесоводстве // *Итоги науки и техники. ВИНТИ. Лесоведение и лесоводство*, 1985. Т. 4. С. 1–164.

Прилуцкий А.Н. Эволюционные и экологические аспекты ритмической структуры дубняков // *Интродукционные центры Дальнего Востока России: (Материалы первой отчетной сессии регионального Совета ботанических садов Дальнего Востока, 1–11 октября 2001 г., Владивосток)* / Под ред. О.В. Храпко. Владивосток: Дальнаука, 2002. С. 127–147.

Прилуцкий А.Н., Попков Б.В., Михалин М.В., Фисенко М.И. Экологический ряд дубняков как живая надорганизменная система, распределенная в пространстве // *Бюллетень БСИ ДВО РАН*, 2009. Вып. 3. С. 33–51. Адрес доступа: http://botsad.ru/journal/number3/number3_2.pdf

Прилуцкий А.Н., Нарышкина Н.Н. Динамика пыления популяции дуба монгольского // *К 50-летию кафедры лесоводства Института лесного и лесопаркового хозяйства ФГОУ ВПО «Приморская ГСХА»*. Уссурийск, 2010. С. 192–207.

Седов Е.А. Эволюция и теория информации. – М.: Наука, 1976. – 232 с.

Усенко Н.В. Деревья, кустарники и лианы Дальнего Востока. Справочная книга. – Хабаровск: Хабаров. кн. изд.-во. 1984. – 272 с.

Поступила в редакцию 2 декабря 2010 г.

MECHANISMS OF DIFFERENTIATION OF SPECIES COMPOSITION IN THE FOREST STAND OF OAK FOREST

A.N. Prilutzky¹, D.E. Kislov¹, M.I. Fisenko²

¹*Botanical Darden-Institute FEB RAS, Vladivostok*

²*Ussuriisk Astrophysical Observatory FEB RAS, Gornotaezhnoye Village, Primorskii Krai*

Key words: horizontal structure, forest stand, dissipative system, self-organizing, succession, orderliness, level of organization.

Studies of horizontal composition of the forest stand of herbaceous oak forest has shown, that the community of wood plants functions as three-level system. On the above-species and sub-species levels of organization, autogenic succession naturally leads to achievement of the greatest possible disorder in distribution of trees in space. On the species level, orderliness of structure in the forest stand increases during natural forest forming process. The authors show periodicity in spatial distribution of assectators, that is a characteristic attribute of self-organizing dissipative systems.

Tabl. 3. Il. 5. Bibl. 18.