БИОИНФОРМАТИКА

УДК 502.5:581.5:582.632.2

МЕХАНИЗМЫ УПОРЯДОЧЕНИЯ ГОРИЗОНТАЛЬНОЙ СТРУКТУРЫ ВЛАЖНЫХ ДУБНЯКОВ

©А.Н. Прилуцкий,[1] Д.Е. Кислов,[1] М.И. Фисенко[2]
[1]*Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток*
[2]*Уссурийская астрофизическая обсерватория, с. Горнотаежное*
a.priluckiy@mail.ru, kisl@mail.ru, mihail_fisenco@mail.ru

В статье излагаются результаты изучения механизмов упорядочения горизонтальной структуры влажных дубняков. Доказана возможность применения системного подхода к изучению экологической популяции дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.) и ее частей. Вскрыта важная роль закономерностей небиологического порядка в появлении горизонтальной организации древостоев. В частности, показана решающая роль характера движения почвенных вод в появлении растительных систем надорганизменного уровня. Установлено, что одна из частей изучавшейся самоорганизующейся системы находится в существенно неравновесном состоянии.

Ключевые слова: автоволны, древостой, самоорганизация, упорядоченность, ценопопуляция, эдафотоп.

Политика массового вовлечения природных ресурсов в сферу хозяйственной деятельности неотвратимо ведет к появлению экологических проблем. Но мировой опыт показал, что разумное природопользование сводит риск разрушения природных экосистем к минимуму. В России же ситуация в этой области приобрела масштабы кризиса (Голуб, Струкова, 1993). В конце концов, упорное ухудшение качества окружающей среды вынудило общество увеличить затраты на стабилизацию и реабилитацию природного комплекса. С недавнего времени проблемы охраны природы начали решаться в рамках экономически и экологически сбалансированной стратегии устойчивого развития. Но первые же попытки реализовать инновационные программы столкнулись с несовершенством методов диагностики эффективности системы экологической безопасности. В частности, в мониторинге лесной растительности выявлена недостаточность лесотаксационных технологий оценки ее текущего состояния. Для восстановления растительного покрова до исходного состояния нужен мониторинг условно ненарушенных лесов, вскрывающий механизмы возникновения фитоценозов.

Состояние вопроса. Формирование представлений о природе фитоценозов в течение многих лет геоботаника признавала своей приоритетной задачей. Тем не менее, традиции выяснения механизмов их выработки так и не сложилось. Более того, отчуждение геоботаники от других естественных наук, начавшееся во второй половине XX века, сопровождалось деградацией ее концептуальной базы. В настоящее время под ценотической системой понимают устойчивое сочетание экобиоморф, возникшее в результате простой интеграции организмов. Поэтому конечной задачей изучения растительного покрова считают инвентаризацию существующих ассоциаций видов.

При описании растительного сообщества выделяют три аспекта его структурной организации: видовой, пространственный и функциональный. По видовому составу судят об экологических условиях среды. Функциональное разнообразие характеризуют путем деления сообщества на определенные элементы или классы (виды, жизненные формы, экологические группы, ценоэлементы и т.д.) (Ипатов, Кирикова, 1997; Ганнибал, 2007). Закономерности в размещении видов и особей растений по площади участка используют для оценки состояния популяций (Смирнова, 1987; Ибатулина, 2007; и др.). Случайное и равномерное распределение вида рассматривают как свидетельство его процветания. И напротив, контагиозное и групповое размещение считают типичным признаком ценопопуляций, испытывающих конкурентное или антропогенное давление.

Иными словами, оценку разнообразия и динамической устойчивости растительности выполняют с применением одинакового приема. Растительную сукцессию представляют в виде временных рядов, отражающих статическое состояние различных частей фитоценотической системы. Но описание растительности с применением такого подхода не приносит ожидаемых результатов. Во всяком случае, обобщенного выражения принципов структурно-функциональной организации растительных систем все еще не найдено. Очевидно, необходима разработка альтернативной концепции фитоценоза.

В основу нового подхода могут быть положены представления о роли информационных процессов в появлении и функционировании биологических систем. К настоящему времени уже доказано, что на организменном уровне упорядоченность внутренних процессов поддерживается управляющим центром с помощью информационных сигналов. Что касается надорганизменных систем, то в этом вопросе ясности еще нет. Признаки информационного контроля обнаружены лишь в их функционировании (Прилуцкий, Фисенко, 2010). Вопрос о возможности участия информации в управлении пространственной организацией фитоценозов остается открытым.

Как известно, горизонтальную структуру растительности формируют сукцессии. Возникают они из-за тяготения видов, обладающих различной требовательностью к условиям роста, в свои экологические ниши. Иными словами, сортировку позиций растений в пространстве считают процессом самопроизвольным. Конкуренция лишь повышает скорость перехода сообществ к наиболее вероятному состоянию. С исчерпанием экологических потенциалов развитие сообщества переходит в устойчивую стадию.

В соответствии с принципом энтропии, при самопроизвольных (необратимых) процессах хаос в изолированной части материи, которая обладает совокупностью свойств и называется системой, увеличивается, пока не достигает конечной максимальной величины. Между тем, недавно описан переход сообщества к «наиболее вероятному состоянию», в ходе которого его упорядоченность увеличилась (Прилуцкий и др., 2011). Ход событий, по меньшей мере, странный. Такое превращение может произойти только в нарушение принципа функционирования, установленного для живых систем термодинамикой. Скорее всего, источником ошибочного заключения стали неточные представления о природе растительных сукцессий.

Выявленное противоречие можно устранить только одним способом, а именно – приняв структурирование растительности за одно из проявлений ее самоорганизации. Но информационных структур, управляющих развитием растительности на надвидовом уровне организации, еще не обнаружено. Поэтому в качестве промежуточной гипотезы мы допускаем, что структурирование растительного покрова происходит под действием термодинамических сил. Эта концепция связывает надорганизменный уровень с действием закономерностей небиологического порядка. В рамках данного подхода принципы специфически надорганизменной организации проще вскрыть и сформулировать на основе понятийных средств и аппарата, выработанных точными науками.

Обоснование подхода. Исследования выполнены в рамках программы развития формализованных подходов к изучению пространственной структуры растительных сообществ лесного типа. Общая цель этой программы – поиск закономерностей в горизонтальном распределении деревьев и разработка аппарата для описания процессов структурирования древостоев. В настоящей работе предпринята попытка выяснить природу кольцевых и линейных структур, обнаруженных в сложении древостоя высокотравного дубняка (Прилуцкий и др., 2011). Одновременно предполагалось оценить типичность указанных форм структурной организации древостоев для других типов дубняков влажных мест обитания.

Растительный покров представляет собой упорядоченное разнообразие популяций, определенным образом размещенных в двухмерном пространстве. Ассоциируясь на основе сходства требовательности к условиям среды, различные виды растений образуют относительно однородные группировки – растительные сообщества. С точки зрения физики, экосистемы, включающие растительность, являются активными распределенными системами (Свирежев, 1987). Параметры подобных систем изменяются не только во времени, но и в пространстве. При этом возникают неустойчивости, приводящие к потере исходного распределения видов. Вследствие естественного стремления к равновесному состоянию на площадях, занятых тем или иным сообществом, постоянно протекают процессы переноса. Новый тип распределения реализуется в смене поколений. Как результат, в возобновительном процессе особи и виды изменяют свое положение в пространстве.

Динамику сложения фитоценоза обеспечивает избирательное выживание самосева. В неоднородной среде молодые растения выживают только в местах, где в момент смены поколений текущие расходы энергии на поддержание их жизнедеятельности минимальны. В то же время, в неподходящих условиях гибель всходов и подроста носит массовый характер. Иными словами, в природе высокая семенная продуктивность всегда сочетается с жестким отбором. Такой механизм возобновления сообщает процессу подгонки структуры фитоценоза к вариациям факторов среды высокую точность и динамичность. Это обстоятельство позволяет пренебречь свойством растений вести прикрепленный образ жизни. Динамику горизонтальной структуры

фитоценоза можно попытаться рассмотреть как вариант движений, происходящих в механической системе. В итоге мы получим возможность привлечь к изучению горизонтальной структуры растительных сообществ положения и аппарат математики и теоретической физики.

Объекты и методы работы. Работа выполнялась в дубовых лесах Горнотаежной станции ДВО РАН. Из существующего разнообразия влажных типов дубняков к исследованию привлечены три наиболее характерных синтаксона (табл. 1): *Quercetum altoherbosum* (высокотравный дубняк), *Quercetum mixtoherbosum* (разнотравный дубняк) и *Quercetum mixtoherboso-pteridophytosum* (разнотравно-папоротниковый дубняк).

Высокотравный дубняк занимает платообразный участок межгорной седловины со слаборазвитым микрорельефом. Поверхность участка пробной площади размером 60×100 м имеет незначительный, менее 5°, уклон в северо-западном направлении (ППП 16). Почва участка – средний суглинок, в оттоке гравитационной воды преобладающую роль играет вертикальная фильтрация.

Разнотравный дубняк расположен на пологом склоне, вытянутом со снижением в направлении к северо–востоку. Размер участка пробной площади 40×90 м (ППП 15). Его верхняя граница проходит по гребню водораздела, нижняя приблизительно совпадает с линией перелома поверхности, отделяющей склон от сырой лощины. Как и на участке пробной площади 16, микрорельеф поверхности выражен слабо, но ввиду большего уклона поверхности (в среднем около 7°) значительная часть гравитационных вод эдафотопа сбрасывается в лощину внутрипочвенным стоком.

Разнотравно-папоротниковый дубняк находится на дне обширной лощины, вдоль северного края, которой проходит глубокий овраг. Последний дренирует почву лощины в прилегающей полосе шириной до 100 м. К востоку и югу от нее местность поднимается и постепенно переходит в среднекрутые, а затем – и крутые горные склоны. Постоянная пробная площадь (ППП 14) размером 60×80 м заложена в пределах дренированной полосы. Ее поверхность слабо выраженными уступами опускается вдоль оврага в западном направлении. Микрорельеф в пределах участка пробной площади хорошо выработан. В его развитии ведущую роль играют мощные суффозионные процессы, вызванные фильтрацией осадков и поверхностных вод. Вода поступает из 3 дрен, выходящих на дневную поверхность у южной границы пробной площади. На некоторых участках вымывание почвенных частиц массами фильтрующейся воды вызывает «проседание» поверхности почвы.

В основу работы положены материалы картирования насаждений ППП 14, ППП 15 и ППП 16, выполненного по данным буссольной съемки. Для каждого участка построен натурный план древостоя с точностью указания положения деревьев ±0,4 м (в масштабе местности).

Таблица 1

Таксационные характеристики древостоев наиболее распространенных типов влажных дубняков

Объект	Формула древостоя	Класс возраста	Класс бонитета	Таксационные характеристики дуба		Общее число стволов на га	Общий запас стволовой древесины, м³/га
				Средняя высота, м	Средний диаметр, см		
[1]ППП 14	5Д3Бд1Ям1Лпа + Клм, Маа ед Бм, Мо	IV	III	15.3	21.0	973	215.57
[2]ППП 15	6Д3Бд1Лпа +Кл ед. Ян, Бм, Бха, Мо, Маа, Иль,	IV	III	16.2	20.9	1191	246.79
[3]ППП 16	5Д3БдlЛпа1Бм +Клм, ед. Ян, Маа, Бха, Мо, Иль	IV	III	17.5	23.4	717	227.52

[1]*Quercetum mixtoherboso-pteridophytosum* (разнотравно-папоротниковый дубняк).
[2]*Quercetum mixtoherbosum* (разнотравный дубняк).
[3]*Quercetum altoherbosum* (высокотравный дубняк).

Простейшие особенности горизонтальной организации древостоев описаны посредством анализа распределений отметок на натурных планах визуальным методом. Более сложные закономерности в структуре древостоев вскрыты путем усиления слабых сигналов суммированием. На планы размещения деревьев наносилась сетка с натурным шагом 10×10 м, делившая их на элементарные участки площадью 100 м^2. Затем для каждой пробной площади был построен интегральный план размещения деревьев. Задача решалась посредством накопления данных о положении деревьев в пространстве путем виртуального совмещения элементарных участков на плоской поверхности. Все операции выполнялись с применением специально разработанной компьютерной программы. По существу, интегральный план представляет собой графическое распределение (модель) древостоя изучаемого сообщества. Основным признаком самоорганизации считали наличие элементов структурной упорядоченности в его модели.

Важнейшие признаки структурирования были обнаружены в результате применения процедуры «Blink» программы Astroart 3 к интегральным планам. Описание и верификация выявленных на них структур произведены с применением статистических методов анализа, чувствительных к наличию структур кольцевой и линейной формы (Кислов и др., 2012).

Кольцевые структуры исследовали с помощью кольцеобразного зондирующего окна, составленного из 15 секторов. Внутренний и внешний радиусы кольца – переменные. Реальность выделяемых структур устанавливалась по степени и характеру насыщения секторов зондирующего окна отметками деревьев. Равномерность их распределения по секторам оценивалась значением H-функции. Размещение отметок в зоне зондирующего окна признавалось круговым только при значениях H/Hmax > 0,9. Выделяемые структуры дифференцированы по градациям размеров. Доля колец каждого размера определена по градациям. Шкала оценки их встречаемости включает 10 градаций. Редко встречающиеся размеры попадают в диапазон 0,01–0,11, самые распространенные – 0,91–1,0.

Вариации плотности древостоя определяли для господствующих, подчиненных и отстающих в росте деревьев отдельно. Особенности распределения деревьев устанавливали по 60 направлениям с использованием стандартной программы, входящей в библиотеку SCIPY. Природу процессов, вызывающих появление линейно-упорядоченных групп деревьев, выясняли с применением преобразования Фурье к натурным планам. Близость формы линейно-упорядоченных структур к прямолинейной и уровень их упорядоченности оценивали коэффициентом детерминации (Кислов и др., 2012). С этой целью пробные площади делили на бесконечное множество элементарных участков. Для древостоя каждого элементарного участка рассчитывали величину коэффициента детерминации. Результаты расчетов представлены в виде схем, соотнесенных с планами пробных площадей. На схемах значения коэффициентов детерминации передаются путем заливки. Плотность заливки каждого элементарного участка поставлена в зависимость от степени упорядоченности занимающего его сообщества. Темные тона указывают на хаотичность размещения деревьев, светлыми тонами выделены зоны, где в расположении деревьев обнаружена линейная упорядоченность.

Для определения спектральной плотности структуры древостоев преобразование Фурье применяли к сечениям интегральных планов в направлении, перпендикулярном уклону местности.

Результаты исследования. Позиции отметок на натурных планах воспроизводят взаимное положение деревьев на участках пробных площадей (рис. 1). При поверхностной оценке уровня упорядоченности отметок строение древостоев производит впечатление хаотичного. Поэтому на основании визуальной оценки все объекты могут быть отнесены к случайному типу пространственной структуры. Тем не менее, помимо хаотических структур, в конфигурациях отметок угадываются локальные признаки существования нетривиальных форм более высокого уровня организации. В частности, на планах имеются ряды отметок деревьев, упорядоченных в кольца и цепи. Характер их размещения указывает на возможность самоорганизации. Обоснованность данного предположения подтверждает построение интегральных планов.

От построения интегральных планов мы ожидали усиления четкости выявленных образований, повышающего надежность заключений. Но, как оказалось, в результате применения этого приема увеличивается информационная насыщенность фактического материала. Более того, его аналитический потенциал позволяет освещать еще неизвестные аспекты возникновения и развития экосистем.

В соответствии с принятой концепцией сукцессии вариация плотности древостоя означает, что в смене поколений поле скорости перемещения растений неоднородно. Отличия локальных скоростей движения отметок от средних скоростей, как правило, незначительны. Но через достаточно боль-

шое число операций интеграция сдвигов приводит к образованию упорядоченных скоплений отметок. В конечном итоге на интегральных планах проявляются структуры, которые на натурных планах были неразличимы. Описание этих структур предоставляет возможность извлечь информацию о потенциальных тенденциях движения деревьев в пределах пробных площадей. В свою очередь, анализ этих тенденций вскрывает природу процессов, ведущих к появлению структурной организации.

Опираясь на аналитический потенциал программы «Astroart», мы установили, что присутствие упорядоченных элементов в горизонтальной структуре влажных дубняков – явление ординарное. При выполнении процедуры «Blink» структурированные детали появились на интегральных планах всех пробных площадей. Подтверждено наличие кольцевых и линейных структур на плане ППП 16 (рис. 2). Ранее элементы упорядоченности отметок были обнаружены здесь визуальным методом (Прилуцкий и др., 2011). Необычная форма упорядочения выявлена в сообществе ППП 15. При интегрировании отметок на плане его древостоя появляются две практически идентичных фигуры (рис. 2). По строению эти фигуры напоминают личинку лягушки («головастика»). Каждая из них образуют два элемента. Первый округлой формы («голова»), другой представляет собой извилистую цепочку отметок («хвост»). Взаимное положение этой пары образований на плоскости строго коррелированно. И, наконец, на плане ППП 14 уверенно различается пучок параллельных линий, которые образованы отметками, упорядоченными в ряды (рис. 2).

Первый тип упорядоченных структур характеризуется кольцевидной формой. Зондирование натуральных планов кольцеобразным окном вскрыло наличие таких образований во всех экосистемах. Как правило, наблюдается высокое разнообразие размеров кольцевых структур. Имеются некоторые отличия и в их строении.

В сообществе ППП 16 доминирует тенденция к формированию колец с внешними радиусами 5, 3,5 и 3 метра. Внутренние радиусы этих образований составляют, соответственно, 4, 2 и 0,5 метра. Доля кольцевых структур указанных размеров оценивается показателем встречаемости 0.96 (рис. 3).

Что касается колец с радиусами промежуточных значений, то их удельный вес среди аналогичных структур заметно ниже. Характерно, что встречаемость колец «нестандартных» размеров падает тем более резко и тем глубже, чем меньше разница их внешнего и внутреннего радиусов. Из рисунка 3а видно, что встречаемость широких колец опускается к уровню 0,80 постепенно. В то же время, доля узких колец резко падает до 0,10. В целом зависимость между значением показателя встречаемости и радиусом колец является отрицательной. Это может быть признаком того, что кольцевые структуры большего диаметра в древостое не возникают.

В насаждении ППП 15 деревья могут образовывать более широкие круги. Внешний радиус наиболее

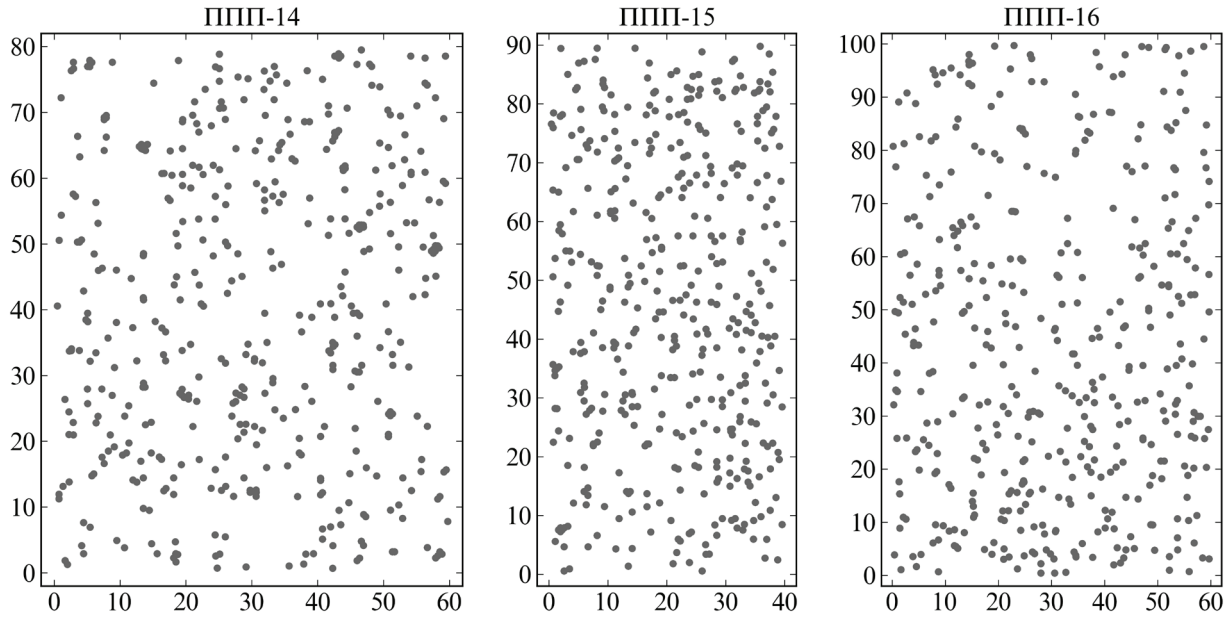

Рис. 1. Натурные планы размещения деревьев на участках постоянных пробных площадей в разнотравно-папоротниковом (ППП 14; 60×80 м), разнотравном (ППП 15; 40×90 м) и высокотравном (ППП 16; 60×100м) дубняках

крупных из них составляет, в среднем, 6 м, а внутренний – 5,2 м. Встречаемость колец такого размера достигает 0,98. Кольцевидные образования иных размеров в сложении этого древостоя предпочтения друг перед другом не имеют. В диапазонах внешних радиусов 3–7 м и внутренних радиусов 0–7 м их встречаемость оценивается показателем 0.96. И только в двух узких пространствах состояния системы, где внешний и внутренний радиусы составляют, соответственно, 3 и 1,5 м и 5 и 4 м, показатель встречаемости падает до 0,94. Как результат, на уровне встречаемости 0,94 кольцевые структуры представлены 3 достоверно отличающимися масштабами (рис. 3).

В древостое ППП 14 три масштаба колец существуют только на самом высоком уровне встречаемости – 0,98 (рис. 3). Именно в этом типе леса древостой формирует самые мелкие кольца, их внешний радиус варьирует в диапазоне 4,3–2,9 м, внутренний – 3,5–1,3 м. Но здесь же образуются и самые крупные кольца, внешний радиус которых в среднем составляет 6,5 м, уровень встречаемости – 0,96.

В процессе зондирования выяснилось, что интегрирование элементарных участков площадью 100 м^2 не предоставляет возможности определить параметры структур встречаемостью менее 0,94. В целях прояснения ситуации была применена сетка с шагом 20×20 м. Однако увеличение площади элементарного участка до 400 м^2 эффекта не дало. В зондирующем окне кольцевых структур и в этом случае не появилось. Отрицательный результат получен и при зондировании укрупненных элементарных участков интегральных планов древостоев ППП 15 и ППП 16. Вероятно, в древостоях влажных дубняков кольцевые структуры с внешним радиусом более 7 м отсутствуют.

Результаты зондирования натурного плана древостоя кольцевым окном сведены в таблицу (табл. 2).

Из приведенных в таблице 2 данных видно, что ширина колец связана с радиусами обратной зависимостью.

Второй тип горизонтальной упорядоченности древостоев характеризуется линейной формой. В процессы образования линейно-упорядоченных структур вовлечены все категории деревьев: господствующие, подчиненные и угнетенные. Упорядочение протекает по многим направлениям, а возникающие структуры характеризуются высоким разнообразием. В таблице 3 приведены данные анализа размещения отметок на натурном плане ППП 16 преобразованием Фурье. Таблица составлена на основе неполных данных. Параметры недостаточно четко выработанных структур в таблице не отражены.

Из приведенных данных следует, что в структуре древостоя высокотравного дубняка присутствуют многочисленные гармоники с длиной периодов от 2,0 до 33,3 м.

Разнообразны и направления периодических колебаний плотности размещения деревьев. В господствующем ярусе ширина диапазона направлений гармоник составляет 171°, от ЮВ: 110° до СЗ: 281°. В примененной методике полный угол участка пробной площади − 180°. Следовательно, векторы процессов упорядочения охватывают практически всю пробную площадь.

Сходной пространственной организацией обладают подчиненный ярус древостоя и ярус, образованный угнетенными растениями. Но позиции векторов упорядочения ярусов между собой не совпадают. По-видимому, это объясняется тем, что процессы жизнедеятельности образующих их деревьев контролируются разными экологическими факторами. Развитие господствующих деревьев лимитирует влагообеспеченность, рост угнетенных ограничивает недостаточная освещенность и т.д.

Однако в спектре волновых векторов существуют предпочтительные, или основные, направления. Выделяются они большей шириной упорядоченной полосы, большим числом периодов в гармониках, повышенной достоверностью вычислений и формой колебаний, наиболее близкой к гармонической. К примеру, господствующий ярус достигает максимальной упорядоченности в полосе шириной 6° (ЮЗ: 239° – ЮЗ: 245°). Число периодов в этой части поля достигает 6, что составляет предельное для данной системы значение. Формой, наиболее близкой к гармоническим колебаниям, обладает волновой вектор колебательной системы, ориентированный по направлению ЮЗ: 239°. Амплитуды его гармоник кратны двум. Пики гармоник колебательной системы рассматриваемой части поля уверенно выходят за пределы критической области (рис. 4).

Для древостоев ППП 14 и ППП 15 также характерен линейный тип упорядоченности. Но по важнейшим параметрам гармоник свойственная им периодичность сходна с периодичностью древостоя ППП 16. Поэтому в настоящей работе рассматривать характеристики их линейных структур нет необходимости.

В интегрированном виде принципы структурной организации влажных дубняков отображают пространственная динамика коэффициентов детерминации (рис. 5) и спектры плотности частот (рис. 6).

На рисунке 5 рабочая область схем ограничена полосой 0–50 м. Выполнена она в разных тонах. Не-

одинаковый тон трактуется как различие величин коэффициента детерминации. Светлые тона соответствуют участкам структурированного древостоя. В темные тона окрашены зоны хаотического размещения деревьев и участки, где деревьев нет.

На схемах всех пробных площадей видны две закономерности. Первой из них является тенденция древостоев к повышению уровня горизонтальной упорядоченности путем формирования прямолинейных структур. Ориентация линейных структур на плане соответствует направлениям гармоник. Очевидно, эти структуры отражают реальные связи между деревьями, входящими в состав растительного сообщества. Вторая закономерность состоит в стремлении «пучка» возникающих линейно-упорядоченных структур к разделению на два пересекающихся, более или менее обособленных «потока». Последняя особенность упорядочения горизонтальной структуры наиболее отчетливо проявляется на схеме ППП 16. На этой пробной площади, судя по большой протяженности светлотонированных участков линейных структур, в древостое образуются самые длинные ряды деревьев. На схеме ППП 15 из-за слабой проработки вертикальной составляющей раздвоение пучка оформлено менее четко. В натуре линейно-упорядоченные структуры представлены сериями коротких рядов деревьев. И, наконец, на схеме ППП 14 линейные образования не объединяются в пучки параллельных линий. Их форма несколько искривлена, а расположение на схеме скорее хаотично.

В спектрах частот, построенных для древостоев ППП 15 и ППП 16, выделяются две области пульсаций, низкочастотная и высокочастотная. В спектре ППП 14 низкочастотная область отсутствует. Высокочастотные области спектров пульсаций всех древостоев аппроксимированы асимптотой Колмогорова $S(f) = k \cdot f^{-5/3}$, которая тождественна

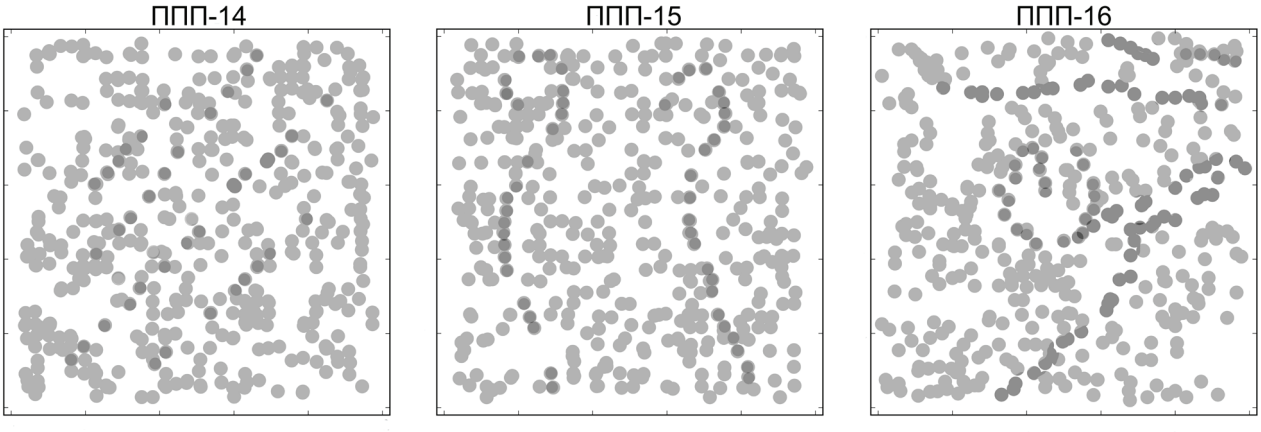

Рис. 2. Интегральные планы размещения деревьев на участках постоянных пробных площадей в разнотравно-папоротниковом (ППП 14), разнотравном (ППП 15) и высокотравном (ППП 16) дубняках

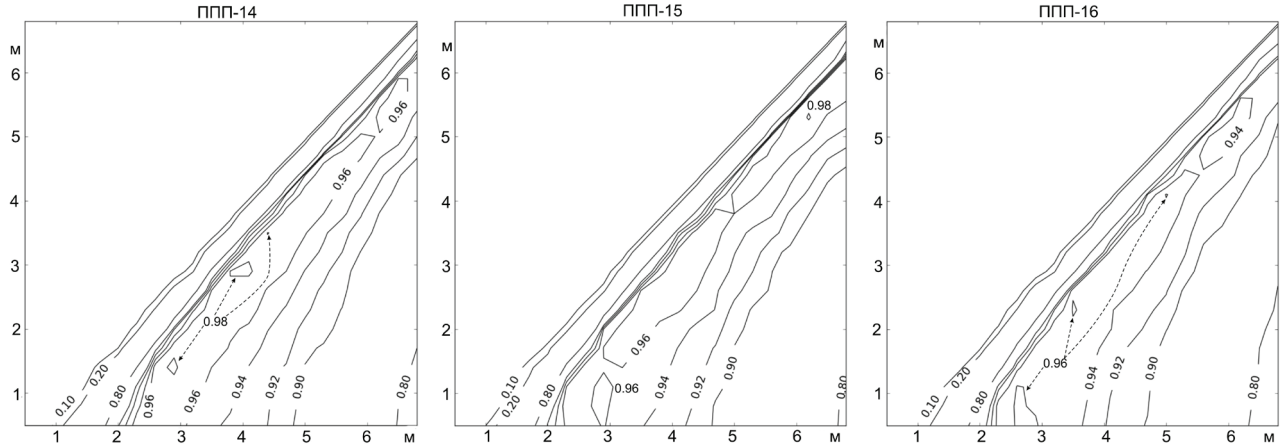

Рис. 3. Размеры и встречаемость кольцевых структур на участках постоянных пробных площадей в разнотравно-папоротниковом (ППП 14), разнотравном (ППП 15) и высокотравном (ППП 16) дубняках. Значения оси абсцисс характеризуют величину внешнего радиуса, значения оси ординат − внутреннего радиуса

Таблица 2

Характеристика кольцевых структур в древостоях влажных типов дубняков

Величина показателя встречаемости	Порядок	Величины радиусов и средняя ширина кольцевых структур								
		ППП 14			ППП 15			ППП 16		
		Внешний, м	Внутренний, м	Ширина, м	Внешний, м	Внутренний, м	Ширина, м	Внешний, м	Внутренний, м	Ширина, м
>0.94	1	-	-	-	-	-	-	5.85	4.75	1.1
	2	-	-	-	-	-	-	3.65	2.10	1.55
	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-
>0.96	1	6.5	5.5	0.9	6.5	5.35	1.15	5.0	4.0	1.0
	2	4.35	2.55	1.8	3.9	2.55	1.35	3.5	2.0	1.5
	3	-	-	-	2.8	0.65	2.15	3.0	0.5	2.5
>0.98	1	4.3	3.5	0.8	6.2	5.2	1.0	-	-	-
	2	4.1	2.9	1.2	-	-	-	-	-	-
	3	2.9	1.3	1.6	-	-	-	-	-	-

зависимости, установленной для вихрей инерционного интервала турбулентных процессов. На рисунке 6 приводится спектральная плотность древостоя ППП 16 высокочастотной области.

И, наконец, существует еще одна закономерность горизонтальной организации сообществ. Во всех без исключения случаях направление основных линейно-упорядоченных структур приблизительно совпадает с вектором уклона поверхности. Очевидно, механизм образования этих структур контролируется градиентом увлажнения эдафотопа.

Обсуждение результатов. Ранее описание древостоя ППП 16 статистическими моделями показало близость сообщества к случайному типу горизонтальной структуры. Аналогичный результат получен и при оценке его состояния отношением H/Hmax. Вычисленное значение этого показателя − 0,981, интерпретируется как крайне низкая организованность насаждения (Прилуцкий и др., 2011). Итоги анализа неоригинальны, т.к. размещение деревьев в естественных древостоях считается эталоном случайных распределений. В конечном итоге, применение обычных методов принесло обычные плоды.

Иной результат получен от использования нетрадиционных подходов. При интегрировании позиций деревьев на плане возникли группы отметок концентрической и линейной конфигурации (Прилуцкий и др., 2011). Мы допускали, что элементы порядка могли возникнуть вследствие взаимной компенсации флуктуаций границ между сгущениями отметок. Но дифференцированное изучение распределений деревьев по направлениям восток − запад и север − юг опровергли это предположение. В горизонтальной структуре древостоя обнаружились статистически достоверные признаки самоорганизации. Расчеты показали периодичность плотности древостоя, а также периодичность в размещении двух сопутствующих видов – *Betula davurica* и *Tilia amurensis*. Обобщенный анализ полученных данных привел к заключению, что в структуре древостоя присутствует скрытая упорядоченность. По всей вероятности, сообщество растений, хаотически распределенное в пространстве, в действительности представляет собой очень сложно организованную систему. Выяснение принципов организации такой системы требует применения нетрадиционных подходов и методов.

В результате изучения распределений деревьев на интегральных планах участков ППП 14, ППП 15 и ППП 16 кольцеобразным зондирующим окном выяснилось, что концентрический тип их упорядочения не уникален. Кольцевидные структуры оказа-

Таблица 3

Направления и амплитуды гармоник в структуре древостоя ППП 16

Категория деревьев	Направление		Амплитуды гармоник			
	Условный угол	Азимут φ	T_0	T_1	T_2	T_3
Господствующие	0°	СЗ: 281°	-	2.7	3.8	-
	36°	ЮЗ:245°	3.8	7.7	-	-
	39°	ЮЗ:242°	-	-	9.6	-
	42°	ЮЗ:239°	-	4.8	10.6	21.2
	54°	ЮЗ:227°	-	5.8	-	21.2
	72°	ЮЗ:209°	-	5.8	-	-
	75°	ЮЗ:206°	3.8	7.7	-	-
	93°	ЮЗ:188°	-	7.1	-	-
	96°	ЮЗ:180°	2.6	-	-	-
	120°	ЮВ:161°	-	4.8	9.6	-
	123°	ЮВ:158°	-	6.7	9.6	-
	141°	ЮВ:140°	2.8	6.7	-	-
	150°	ЮВ:131°	-	6.4	-	19.2
	159°	ЮВ:122°	-	5.2	8.3	-
	162°	ЮВ:119°	-	7.1	-	-
	171°	ЮВ:110°	-	5.2	-	-
Подчиненные	3°	СЗ: 279°	-	7.6	-	16.9
	6°	СЗ: 275°	-	-	-	16.9
	63°	ЮЗ:218°	-	7.6	-	-
	78°	ЮЗ:203°	-	6.7	-	-
	84°	ЮЗ:197°	-	10.8	14.1	19.2
	105°	ЮВ:176°	-	3.8	-	-
	108°	ЮВ:173°	-	12.5	-	-
	111°	ЮВ:170°	-	7.6	11.5	-
	132°	ЮВ:149°	4.8	-	-	-
	165°	ЮВ:116°	-	10.2	-	-
	171°	ЮВ:110°	2	2.6	-	-
	177°	ЮВ:104°	-	2.6	-	-
Отстающие в росте и угнетенные	0°	СЗ: 281°	-	2.3	-	-
	9°	СЗ: 272°	-	-	-	17.9
	45°	ЮЗ:236°	-	3.8	-	-
	48°	ЮЗ:233°	2.8	6.7	-	-
	63°	ЮЗ:218°	-	7.7	-	-
	66°	ЮЗ:215°	-	7.7	-	-
	69°	ЮЗ:212°	-	7.7	-	-
	75°	ЮЗ:206°	2.8	-	-	-
	99°	ЮЗ:182°				33.3
	114°	ЮВ:167°	-	-	18.2	-
	117°	ЮВ:164°	3.8	-	-	-
	123°	ЮВ:158°	3.8	6.7	-	-
	162°	ЮВ:119°	3.2			
	168°	ЮВ:113°		4.1	8.2	10.8

лись типичными, по крайней мере, для всех влажных типов дубняков. Из этого следует, что тенденция деревьев размещаться кругами имеет объективную причину. Поэтому первоочередная задача должна состоять в выяснении природы этого явления.

Из данных, приведенных в таблице 2, нетрудно видеть, что размеры и встречаемость кольцевых структур на изученных объектах не совпадают. Но для решения нашей задачи разнообразие перечисленных параметров не имеет принципиального значения. Для выработки суждения о природе какого-либо явления достаточно ограничится знанием присущих ему закономерностей.

В горизонтальном строении изучавшихся древостоев часто повторяются, или являются закономерными, следующие особенности:

1. В существующем диапазоне размеров концентрических структур форму колец имеют их крупные и средние варианты. С уменьшением размеров внутренний радиус вырождается, вследствие чего предельным состоянием их мелких вариантов оказывается круг.

2. Разница между внешним и внутренним радиусами тем больше, чем меньше радиус кольцевой структуры.

3. Встречаемость узких колец уменьшается намного быстрее, чем широких.

4. Встречаемость кольцевых структур тем меньше, чем больше их размер.

Форма – это важнейшее свойство любой структуры. Именно в ней наглядно выражена природа изучаемого объекта. Объектом нашего исследования является биогеоценоз, а любой биогеоценоз – это система динамическая. Согласно аксиоматически принятой концепции, размещение растений в биогеоценозе в смене поколений постоянно изменяется. Данное утверждение служит достаточным основанием, чтобы рассматривать кольцевую структуру

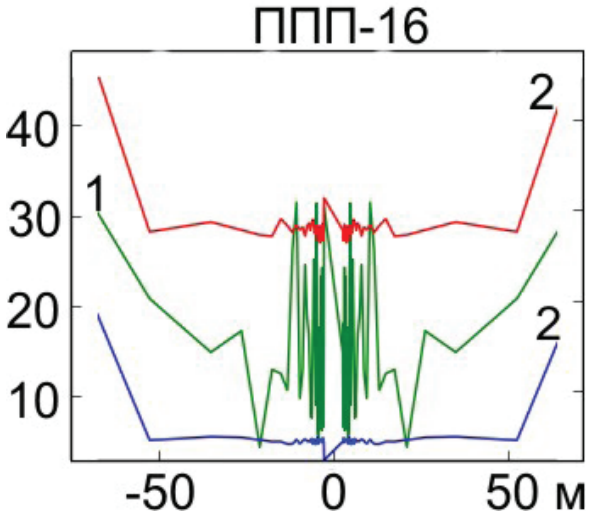

Рис. 4. Оценка достоверности существования основной гармоники в горизонтальной структуре высокотравного дубняка (ППП 16) в полосе ЮЗ: 239° – ЮЗ: 245° (1 − наблюдаемый сигнал, 2 − границы критической области)

как систему с движением по кругу. К числу таких систем гидродинамика относит все объекты, в которых частицы движутся по кругу или по спирали.

Установлено, что в системах с движением по кругу частицы движутся по направлению к его центру. Взаимодействие частиц производит здесь энергию. В результате возникает встречное движение частиц из центра круга по раскручивающейся спирали. Следовательно, выявленная кольцевая структура представляет собой систему, в которой частицы движутся по спирали.

Из гидродинамики известно, что структуры со спиральным движением образуются в сходящихся потоках частиц. В этом случае они направляются внутрь и вниз, в сторону центральной точки, по спирали. Движение в такой системе приобретает характер вихревого. В завихренных потоках происходит дробление крупных структур на все более

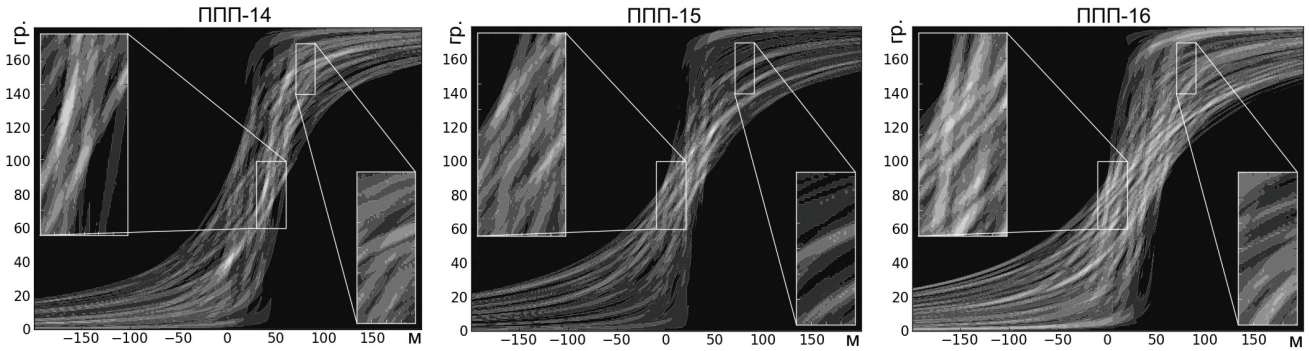

Рис. 5. Схема векторов автоволн в древостоях разнотравно-папоротникового (ППП 14), разнотравного (ППП 15) и высокотравного (ППП 16) дубняков. Значения оси абсцисс отражают положение автоволн на участке, значения оси ординат характеризуют направления векторов (в градусах).

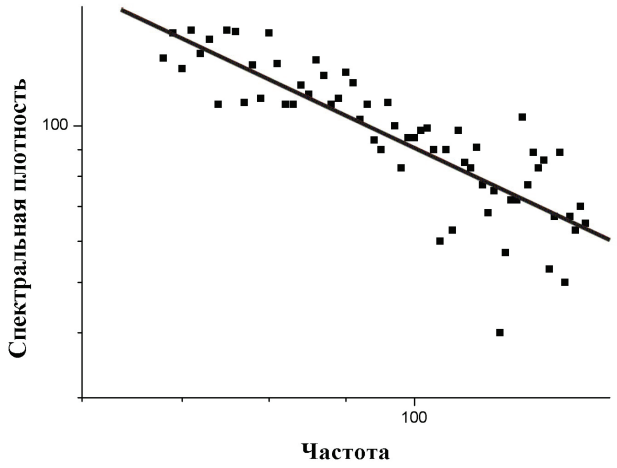

Рис. 6. Спектральная плотность структуры древостоя ППП-16 (S(f) = 0,47f−5/3)

мелкие масштабы. Возникает каскад вихрей.

Каскадный характер изменения размеров кольцевых структур проявляется на планах древостоев всех пробных площадей. Процесс идет с образованием колец все меньших размеров. Это нетрудно заметить из данных, приведенных в таблице 2: по мере уменьшения радиусов колец их число (встречаемость) возрастает. Возможно, кольца предельных размеров вымирают.

Единственный компонент эдафотопа, поведение которого законы гидродинамики определяют непосредственным образом – это вода. Известно, что жидкие осадки не просачиваются вглубь почвы сплошным фронтом. Фильтрация происходит в определенных зонах, потускулах. Когда вода осадков проникает в почву, движущиеся потоки сталкиваются и взаимодействуют с ее частицами. Изучение поведения воды в пористых средах показало, что через мелкозернистый субстрат она движется ламинарными струями (Качинский, 1965). Но в ламинарных потоках, движущихся в крупнозернистых грунтах, может возникнуть гидродинамическая неустойчивость. В этом случае течение приобретает турбулентный характер. При движении в турбулентном режиме свойства жидкости изменяются. В ней возникают многочисленные вихри, которые перемешивают поток, повышая его способность нести и переотлагать взвешенные частицы, рассеивать электромагнитные волны и создавать флуктуации их амплитуд и фаз, а в электропроводной жидкости генерировать электромагнитное поле. В результате переноса и отложения частиц среды в потускулах на линиях движения потока образуются структуры.

Предполагается, что в эдафотопах такого рода структуры возникают в результате перераспределения мелкозема внутри почвенной толщи. При этом в зонах накопления ила и органического вещества улучшаются водные свойства почвы, повышается ее агрохимический фон. И, напротив, в зонах выноса лесорастительные свойства почвы ухудшаются. В итоге на участках с турбулентным движением почвенных вод возникает локальная неоднородность условий выживания самосева и подроста. А поскольку седиментация происходит вдоль спиральных линий движения потока, в растительном покрове возникают кольцевые структуры. Последние представляют собой «биотический отпечаток» абиотических структур, выработанных турбулентными потоками в корнеобитаемом горизонте почвы.

Современные представления о закономерностях передвижения воды в почве под влиянием напорного градиента сложились на основе данных лабораторных экспериментов и полевых опытов с изолированными монолитами. Поэтому низкочастотные пульсации потоков воды, захватывающие обширные участки почвенного покрова экосистем, остаются незамеченными.

В районе Горнотаежной станции ДВО РАН дуб монгольский господствует на территориях, почвенный покров которых сформировался на крупнозернистых продуктах выветривания гранодиоритов. Характерная черта этих почв – высокая пористость. Эта особенность физических свойств субстрата в конечном итоге и определяет специфику эдафических условий роста растений. В горных лесах с их маломощным почвенным покровом питание растений обеспечивает его верхний полуметровый слой. В дубняках в нем сосредоточена основная масса корней древесных растений. В связи с этим актуально выяснение условий турбулизации почвенного стока в гумусовом, элювиальном и иллювиальном горизонтах почв.

Условия движения водных потоков в эдафотопах влажных дубняков характеризуют данные изучения водно-физических свойств почвы высокотравного дубняка (Прилуцкий, 1981). Максимальная пористость, около 70%, характерна для ее гумусового горизонта. Глубже почва уплотняется. И, тем не менее, в верхнем полуметровом слое на долю пор приходится, в среднем, около 50% объема почвы. Причем, судя по графикам дифференциальной порозности, преобладают крупные поры. В суммарном объеме свободного пространства доля пор диаметром более 700 мкм колеблется в пределах от 45 до 70%. Вследствие высокой некапиллярной порозности почвы дубняков обладают повышенной водопроницаемостью. В верхнем полуметровом почвенном слое высокотравного дубняка величины

коэффициентов фильтрации, отражающие скорость прохождения воды, достигают 7,0 мм/мин. Для сравнения – шкала водопроницаемости Т. Бендиксена и М. Харшбергера (по: Роде, 1965) оценивает коэффициенты фильтрации свыше 250 мм/час (4,2 мм/мин) как очень высокие.

Глубже, в иллювиальном горизонте, скорость фильтрации воды снижается до 0,38−2,36 мм/мин. Резкое падение водопроницаемости почвы с глубиной весьма существенно. При выпадении обильных осадков уплотненный иллювиальный горизонт играет роль относительного водоупора, который переводит вертикальную фильтрацию в боковой отток. Очевидно, центральная точка конуса фильтрации залегает на глубине порядка 70 см. Во всяком случае, на этой глубине часто отмечается наличие сети горизонтальных дрен, заметных при описании почвенного профиля.

Мы исходим из предположения, что эдафотопы влажных дубняков представляют собой активную распределенную среду, функционирующую в нелинейном режиме. В подобных средах возможно появление волн перехода из одного устойчивого состояния в другое – автоволн. Возникают они при наличии близкодействующего «активатора» (E) и дальнодействующего «ингибитора» (g). В работах по исследованию волновых структур специфически возбудимые свойства часто задают кусочной линейной функцией (Давыдов и др., 1991):

$$F(E,g) = f(E)+g$$

Основные закономерности автоволновых процессов воспроизводятся в рамках двухкомпонентной системы. Активатором экосистемы является гравитационная почвенная вода, ингибитором − растительный покров, энергично расходующий подвижные формы воды посредством транспирации. В эдафотопах низкочастотные пульсации возникают после выпадения обильных осадков. В зоне фильтрации в это время возникают спиральные волны. Создаваемые ими импульсы и генерируют волновые структуры. Другого механизма координации положения большого числа макроскопических объектов (деревьев) в экосистемах нет. Однако наличие завихренности в размещении деревьев служит лишь «отдаленным» признаком течения лесообразовательного процесса в возбужденной среде. Более определенно на нелинейность процесса указывает существование стационарных во времени, линейно упорядоченных в пространстве сгущений деревьев – автоволн. Именно автоволны служат самым важным признаком самоорганизации, повышающей уровень организации растительности.

В период заселения свободной территории, возникающий растительный покров обычно однороден даже в случае, если условия среды в ее различных частях неодинаковы. Но в составе и сложении растительности постоянно происходят приспособительные сдвиги. Со временем они накапливаются, и в растительном покрове выделяются локальные, относительно однородные группировки – сообщества. Распад однородного растительного покрова на сообщества понимается как увеличение порядка в его сингенетическом развитии. Данные оценки состояния различных частей древостоя ППП 16 свидетельствуют о том, что на основе сходных принципов развиваются и отдельные сообщества (Прилуцкий и др., 2011). Уровень организации нижних ярусов древесной растительности, оцененный значением H/Hmax , составляет 0,981. В ходе возрастного развития порядок в размещении деревьев увеличивается. Упорядоченность подчиненных деревьев возрастает до 0,968. Выделение верхнего яруса связано с дальнейшим увеличением порядка. Группа господствующих деревьев является самой упорядоченной частью сообщества, с переходом в IV класс возраста уровень ее организации достигает 0,962.

Представление о постепенном повышении уровня организации растительности входит в концепцию автогенной сукцессии аксиоматически. Причину увеличения порядка видят в сосредоточении видов в своих экологических нишах. Но по итогам анализа сложения древостоев на пробных площадях 14, 15 и 16 механизм сукцессии предстает в виде более сложного процесса.

Изучение поведения взаимодействующих процессов показало, что в случае сходства амплитуд гармоник возникает тенденция к их объединению в систему (Малинецкий, Потапов, 2009). Причем природа объектов не имеет значения. Самоорганизация древостоев влажных мест обитания идет с образованием сети линейно-упорядоченных рядов – волновых векторов. Направление рядов в большей или меньшей степени скоординировано как между собой, так и с направлением градиента увлажнения эдафотопов. Возможно, эти структуры отражают реальные связи между деревьями, входящими в состав растительного сообщества. Но степень их выработки в различных типах дубняков неодинакова. Направления волновых векторов, сформированных господствующими деревьями на ППП 14, скоординированы нечетко (рис. 5). На рисунке можно видеть, что их положение в пространстве спутано. Судя по решающему преобладанию на векторах темно-тонированных участков, незначительны и ко-

эффициенты детерминации распределений. Лишь на нескольких участках самоорганизация смогла создать короткие, линейно-упорядоченные, группы (ряды) деревьев – автоволны.

При сопоставлении волновых свойств рассматриваемых элементарных экосистем нетрудно заметить большую насыщенность автоволнами древостоя ППП 15 (рис. 5). Это может означать, что самоорганизация протекает здесь с большей эффективностью. В древостое этого объекта волновые векторы скоординированы несколько точнее. Но от экосистемы ППП 14 экосистему ППП 15 отличает одна особенность – ее волновое поле сформировано двумя самостоятельными группами векторов, направления которых не совпадают. Физический смысл комплекса возникающих отклонений очевиден. Система уходит от равновесного состояния.

В экосистеме ППП 16 сдвиги выражены еще более четко. Выделение упорядоченных структур в древостое этого типа леса уже не требует применения специальных методов обработки данных. Параллельные ряды господствующих деревьев различаются и в натуре, и на натурном плане. Но, как и в древостое ППП 15, в волновом поле высокотравного дубняка четко выделяется две разнонаправленные группы векторов (рис. 5). На рисунке заметно также, что обе группы векторов формируются в одном и том же пространстве. При этом они не могут не пересекаться. Очевидно, именно по этой причине проверка эмпирического ряда моделями абсолютно хаотичной системы приводит к заключению о близости древостоя ППП 16 к случайному типу структуры. Данное заключение явно ошибочно, т.к. волновые векторы почти на всем своем протяжении окрашены в светлые тона. Это означает, что эффективность самоорганизации в этом типе леса очень высока.

Результат структурирования древостоя ППП 16 неординарен. Если судить по тону волновых векторов то можно заключить, что короткие группы господствующих деревьев (автоволны) слились здесь в сплошные, протяженностью в десятки метров, однородные ряды. Ситуацию проясняет укрупнение масштаба изображения. На фрагментах рисунка 5, увеличенных в 2,5 раза, хорошо видно, что короткие автоволны сохраняют свою автономность. Но, далеко зашедшая самоорганизация привела к появлению связи между автоволнами, принадлежащими к одному вектору. Предварительное представление о значении процесса интеграции автоволн в фитоценозах можно получить, сопоставив его с изоморфным ему процессом морфогенеза систем организменного уровня.

Известно, что автоволны играют важную роль в развитии эмбрионов. В многоклеточном организме они образуют структуры, предшествующие окончательному установлению его формы. На ранних этапах онтогенеза в виде автоволн возникают внутренние органы. В течение некоторого времени эти образования усложняются как физические структуры путем термодинамической самоорганизации. Но с определенного момента процесс переходит под контроль информационной системы. В конечном итоге ее регуляторные сигналы реорганизуют физические структуры в биологические.

Адекватные процессы протекают и в возрастном развитии фитоценозов. В контексте сформулированных выше представлений автоволны в древостое ППП 14 понимаются как физические структуры ранних этапов его термодинамической самоорганизации. Что касается разделения волнового поля ППП 15 на две группы векторов, то мы склонны считать это явление признаком начинающегося воздействия информационных сигналов на систему физических автоволн.

Оценка степени детерминированности векторов волновых полей подтверждает факт агрегирования деревьев на всех пробных площадях. Но только на ППП 16 упорядоченность господствующих деревьев статистически достоверна. Основные структуры ее автохтонного сообщества представляют собой протяженные ряды деревьев. Длина некоторых из них достигает 70 м, в то время как ширина не превышает 7 м. Вряд ли в ходе эволюции экосистем в пространственной организации эдафотопов могли возникнуть экологические ниши подобной формы и размеров. Тем более невероятно самопроизвольное образование скоординированных в пространстве комплексов таких ниш. Очевидно, пространственно-временное структурирование древостоев связано с когерентными свойствами, наблюдаемыми вне области их устойчивого гомогенного состояния. Наличие этих свойств позволяет видеть в древостое ППП 16 децентрализованную систему, возникающую в ходе термодинамической, а, возможно, и биологической самоорганизации автоволн.

Характерная черта структуры векторных полей изучаемых объектов – индивидуальность волновых векторов. Очевидно, экосистемы этого типа обладают высокой аддитивностью. Тем не менее, существование двух обособленных групп векторов в векторных полях ППП 15 и ППП 16 свидетельствует о наличии тенденции к избирательной консолидации. Во всех еще хаотических системах этих сообществ явно возникают подсистемы.

Обычно выделение подсистем ведет к такому

увеличению самостоятельности отдельных частей системы, которое сопровождается дифференциацией их функций. Указанное положение справедливо и в отношении сдвигов, происходящих в сообществах ППП 14, ППП 15 и ППП 16. Основанием для такого утверждения служат результаты тестирования распределения дуба по ступеням толщины нормальной кривой (Прилуцкий и др., 2009). Эмпирическая модель распределения деревьев на участке ППП 14 аппроксимирована нормальной кривой с высоким коэффициентом детерминации (R2 = 0,90). Согласие между эмпирической и теоретической моделями позволяет считать эту ценопопуляцию хаотической системой, близкой к равновесному состоянию. Распределения, построенные для ценопопуляций дуба на участках ППП 15 и ППП 16, имеют вид двумодовой кривой. Двухвершинный характер рядов распределения указывает на отклонение данных систем от состояния термодинамического равновесия. Тем не менее, ряд распределения ППП 15 также аппроксимирован гауссианой, хотя и с меньшим значением коэффициента детерминации (R2 = 0,78). Очевидно, и эта ценопопуляция дуба представляет собой хаотическую систему. Однако в отличие от предшествующего объекта, в ней активно протекают нестационарные процессы. Что касается распределения, построенного для ценопопуляции дуба в сообществе ППП 16, то низкое значение коэффициента детерминации (R2 = 0,38) не дает права признать результат ее аппроксимации нормальной кривой удовлетворительным. Нарушение связи между числом стволов и их диаметрами указывает на то, что эта ценопопуляция дуба достигла существенно неравновесного состояния и потеряла устойчивость.

Двумодовый характер рядов распределения дуба на участках ППП 15 и ППП 16 авторы цитируемой работы истолковали как признак распада ценопопуляций дуба на два фенотипических класса. Как известно, изменения в генетике популяций, ведущие к появлению двух генетических оптимумов, обеспечивает дизруптивный отбор. Важнейшим условием доминирования этой формы отбора считают гетерогенность среды (Шмальгаузен, 1946). Но логически оформленного представления, определяющего содержание термина «гетерогенность», все еще не выработано. Более того, до настоящего времени нет единой точки зрения на природу этого явления. Сторонники одних школ геоботаники считают его неким, специфическим, свойством физической среды. Представители других направлений утверждают, что гетерогенность условий роста создает эдификатор.

Между тем, анализ условий, в которых протекает сукцессия, вскрывает сходство содержания этого понятия с понятием «активная среда», применяемым в гидродинамике. Сближает эти понятия представление о существовании локальных зон, где природные системы утрачивают устойчивость. Или, иными словами, как первым, так и вторым термином определяют области пространства, в которых имеют место низкочастотные пульсации. Это утверждение означает, что, по крайней мере, в одной из изучаемых экосистем, а именно в сообществе ППП 16, активно протекает самоорганизация.

Статистический анализ натурных планов древостоя ППП 16 вскрыл две важные особенности его горизонтальной организации. Во-первых, упорядоченность в размещении господствующих деревьев сочетается с периодичностью в распределении березы даурской и липы амурской. Очевидно, выработка структуры растительности в гетерогенной среде этого участка происходит одновременно как на видовом, так и на надвидовом уровнях организации. Во-вторых, в древостое этой пробной площади сосуществует два фенотипических класса дуба. Между тем, выделение самостоятельных генетических оптимумов возможно только в том случае, если фитосистема неустойчива на молекулярном и на организменном уровне. Следовательно, в гетерогенной среде самоорганизация затрагивает все иерархические уровни фитосистемы. По всей вероятности, комплекс условий участка ППП 16 обеспечивает повышенный темп мутирования дуба монгольского, в то время как его генотип обладает здесь повышенной мутабильностью. С точки зрения теории информации, темп мутирования характеризует способность ценопопуляции к извлечению информации из внешней среды.

Данную гипотезу поддерживают итоги изучения частоты возникновения неустойчиво-наследственных отклонений в морфологическом строении пыльцы дуба в различных условиях роста. При изучении пыльцы в составе пыльцевого дождя максимальное количество тератоморфных пыльцевых тел (около 2%) было обнаружено под пологом высокотравного дубняка (Прилуцкий, Нарышкина, 2010). В то же время, в составе пыльцы, выделяемой дубом в свежих и сухих местообитаниях, пыльцевые тела аномального строения присутствовали единично либо вообще отсутствовали. Очевидно, являясь очагом морфозов, насаждения влажных мест обитания поставляют в генофонд местной популяции дуба основную массу материала для естественного отбора.

Заключение. Горизонтальная структура растительности содержит разнообразную информацию о пространственной динамике условий среды. Но значительная часть этой информации еще недоступна нашему пониманию. В настоящей работе мы лишь

прикоснулись к той ее части, которая содержит сведения о скрытых перемещениях различных масс в толще почвы. Неясно также происхождение конусов фильтрации. Возникают ли эти структуры в почвообразовательном процессе, а растительность лишь адаптируется к существующему разнообразию условий роста. Или они формируются каждый раз заново как результат взаимодействия корневых систем растущих деревьев с почвой. И, тем не менее, уже обозначилась перспектива применения данных изучения кольцевых структур в целях дистанционного зондирования эдафотопов. Достоинство этого метода состоит в возможности изучать некоторые внутрипочвенные процессы без искажения их естественной динамики. К примеру, методом дистанционного зондирования можно охарактеризовать низкочастотные турбулентные пульсации в потоках почвенных вод. Масштаб вихрей характеризует величина внешнего диаметра кольцевых структур. Опираясь на это положение, нетрудно установить, что в эдафотопах влажных дубняков размеры крупных вихрей варьируют в диапазоне частот 6–13 м.

Пограничную область потока, ширина которой составляет в среднем около 1,5 м, на плане обозначает кольцевидная полоса, образованная сгущением отметок деревьев. Положение кольца указывает на области уплотненного размещения деревьев на участках пробных площадей. Очевидно, под влиянием процессов, протекающих в пограничном турбулентном слое, качество условий роста растений заметно улучшаются.

Область собственно турбулентного режима определяет величина внутреннего радиуса. На плане она может выглядеть в виде круга, диаметр которого варьирует в пределах от 0 до 11 м. Отличительная особенность этой области – низкая плотность заселения отметками. Слабая заселенность деревьями области активного перемешивания интерпретируется как признак неблагоприятных условий роста. Возможно, такого рода процессы и породили структуры с центростремительным характером уменьшения диаметров стволов, выявленные на участке ППП 16 методом зондирующего окна (Прилуцкий, Кислов, 2011; Кислов и др., 2011). Но для решения нашей задачи более важно следствие динамических процессов, протекающих в эдафотопах экосистем. Как оказалось, характер движения почвенных вод играет решающую роль в появлении растительных систем надорганизменного уровня.

Представление о сообществах как об организованных единицах растительного покрова утвердилось в начале прошлого века. Но в дальнейшем, не находя доказательства, эта идея постепенно теряла сторонников. На западе уже к средине прошлого века ее сменила парадигма непрерывности растительности. В отечественной геоботанике дискуссия на эту тему продолжалась до 80-х годов. Однако предложение С.С. Шварца (1973), В.В. Мазинга (1973) и некоторых других авторитетных ученых считать фитоценоз системой с низким уровнем целостности, лишенное строгих доказательств, звучало не убедительно. Поэтому В.И Василевич (1983), не обнаружив в растительном покрове каких-либо механизмов, координирующих жизнедеятельность членов сообществ, отказался видеть в фитоценозе целостную систему. В конце концов, концепция непрерывности возобладала и в отечественной геоботанике. Но недавно удалось доказать, что сезонное развитие группировки различных видов растений можно описать как турбулентный поток наследственной информации (Прилуцкий, Фисенко, 2010). С точки зрения физики, это явление понимается как неограниченная самоорганизация, в результате которой возникает диссипативная нелинейная открытая система, обладающая очень большим числом степеней свободы – фитоценоз. С этого момента выявление упорядоченности в пространственной структуре растительности стало вопросом времени. После обнаружения признаков самоорганизации в горизонтальной структуре высокотравного дубняка вопроса о применимости системного подхода к изучению растительности не существует. Очередная проблема геоботаники состоит в выборе такого масштаба пространственно-временной упорядоченной организации растительности, использование которого позволит применить к выделяемым объектам понятие «диссипативная структура». Другими словами, выделяемые объекты должны обладать свойствами целостной системы.

Аксиоматически комплексом необходимых свойств обладает популяция. Но этот ответ слишком очевиден, чтобы быть окончательным. До настоящего времени еще не обоснованы пространственные границы этого образования. В полном объеме не выяснено и значение генотипического разнообразия, свойственного любой популяции. Между тем, результаты настоящей работы показывают, что уровень организации элементарных популяций различается даже внутри группы типов леса. Не исключено, что в популяциях существуют устойчивые функциональные структуры, сформировавшиеся на основе универсальных принципов. В этом случае операциональная «диссипативная структура» может существовать только в виде модели, сконструированной из локальных функциональных структур, искусственно выделенных в составе изучаемой популяции.

Литература

Василевич В.И. Очерки теоретической фитоценологии. – Л.: Наука, 1983. – 246 с.

Ганнибал Б.К. Некоторые проблемы геоботаники в свете современных концепций биологического разнообразия // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция. I часть. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2007. – С. 129–133.

Голуб А.А., Струкова Е.Б. Экономические методы управления природопользованием. – М.: Наука, 1993.– 136 с.

Давыдов В.А., Зыков В.С., Михайлов А.С. Кинематика автоволновых структур в возбудимых средах // Успехи физических наук. – 1991. – Т. 161, № 8. – С. 45–84.

Ибатулина Ю.В. Пространственная структура ценопопуляций степных эдификаторов на юге Украины // Промышленная ботаника, 2007. – Вып. 7. – С. 73–79.

Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология. – Спб., 1997. – 316 с.

Качинский Н.А. Физика почвы. – М.: Высшая школа, 1965. – 282 с.

Кислов Е.Д., Прилуцкий А.Н. Фисенко М.И. Статистические методы исследования пространственных распределений в сообществах древесных расений. Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн./ Ботанический сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2012. Вып. 1.

Мазинг В.В. Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С.148–157.

Малинецкий Г.Г. Потапов А.Б. Нелинейная динамика и хаос: основные понятия. Учебное пособие. – М.: КомКниги, 2009. – 240 с. (Синергетика: от прошлого к будущему).

Свирежев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. − М.: Наука, 1987. – 368 с.

Смирнова О.В. Структура травяного покрова широколиственных лесов. – М.:, Наука, 1987. – 208 с.

Прилуцкий А.Н. Водно-физические свойства почв дубняков // Экология дуба монгольского в Приморье. – Владивосток: Дальнаука, 1981. – С. 3–13.

Прилуцкий А.Н. Жизнеспособность дуба монгольского в условиях различной влагообеспеченности. – Владивосток: Дальнаука, 2003. – 164 с.

Прилуцкий А.Н., Попков Б.В., Михалин В.М., Фисенко М.И. Экологический ряд дубняков как живая надорганизменная система, распределенная в пространстве // Бюлл. БСИ [Электронный ресурс]: науч. журн./ Ботанический сад-институт ДВО РАН. – Владивосток: ДВО РАН, 2009. – Вып. 3. – С. 33-51. – http://botsad.ru/jornal/number3/33–51/pdf

Прилуцкий А.Н., Фисенко М.И. Информационный подход к изучению фитоценозов // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн./ Ботанический сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2010. – Вып. 10. – С. 3–13. – http://botsad.ru/jornal/namber6/3–13/pdf

Прилуцкий А.Н., Кислов Д.Е. Движение почвенных вод как системообразующий фактор биогеоценоза// Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн./ Ботанический сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2011. – Вып. 8. – С. 28–34.– http://botsad.ru/jornal/namber8/28–34/pdf

Прилуцкий А.Н., Кислов Д.Е., Фисенко М.И. Механизмы дифференциации видового состава высокотравного дубняка // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн./ Ботанический сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2011. – Вып. 8. – С. 14–27.– http://botsad.ru/jornal/namber8/14–27/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.

Роде А.А. Основы учения о почвенной влаге. – Л.: Гидрометеоиздат, 1965. – Т. I. – 663 с.

Шварц С.С. Эволюция и биосфера // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 12–21.

Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции (теория стабилизирующего отбора).– М.: Изд. АН СССР, 1946. – 396 с.

Статья поступила в редакцию 25 марта 2012 г., принята к печати 24 мая 2012 г.

MEHANISMUS FOR REGULATING THE HORIZONTAL STRUCTURE OF MOIST OAK FOREST

A.N. Prilutzky,[1] D.E. Kislov,[1] M.I. Fisenko[2]

[1]Botanical Garden-Institute FREB RAS, Vladivostok

[2]Ussuriisk Astrophysical Observatory FREB RAS, Gornotaeznoe Village, Primorskii Krai

Key words: self-sustained dissipative structure, stand, self-organizing, orderliness, cenopopulation, edatope.

This article presents the results of the study of the mechanisms regulating the horizontal structure of humid oak forest (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.). Ability to apply a systematic approach in order to study the ecological population of oak and its parts is demonstrated. The important role of regularities of non biological orders in a horizontal Organization stands is revealed. In particular, shows the decisive role of the movement of soil water in plant systems suborganizmal level the emergence. Found that one part of a self-organizing system is respect in Nonequilibrium condition significantly.

Tabl. 3. Il. 6. Bibl. 22.