

УДК 581.09

## ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ РЯД ДУБНЯКОВ КАК ЖИВАЯ НАДОРГАНИЗМЕННАЯ СИСТЕМА, РАСПРЕДЕЛЕННАЯ В ПРОСТРАНСТВЕ

© А.Н. Прилуцкий<sup>1</sup>, Б.В. Попков<sup>1</sup>, В.М. Михалин<sup>1</sup>, М.И. Фисенко<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Ботанический сад ДВО РАН, г. Владивосток

<sup>2</sup>Уссурийская астрофизическая обсерватория ДВО РАН, с. Горнотаежное Приморского края

Предпринята попытка представить экологический ряд дубняков как неравновесную систему. Гипотетическую растительную систему сформировали из семи локальных ценопопуляций дуба монгольского. В нее включены насаждения очень сухих (Д-I), сухих (Д-II), свежих (Д-III и Д-IV), и влажных (Д-V) мест обитания. Роль фактора самоорганизации отведена градиенту увлажнения эдафотопов.

Изучены распределение деревьев по ступеням толщины. Метод исследования – статистический анализ. Выборки, составленные по данным таксации древостоев, проанализированы с применением программ Origin 61 и SigmaStat 3Demo.

Аппроксимировав ряды распределения деревьев в ценопопуляциях Д-II, Д-III и Д-IV по ступеням толщины нормальной кривой, мы получили доказательство вовлеченности насаждений центральной части экологического ряда в самоорганизацию. Тестирование в подпрограмме Normality Test показало, что модальный элемент экологического ряда (Д-III) достиг стационарного (устойчивого) состояния. В механизмах, ведущих ценопопуляции к стационарному состоянию, решающая роль принадлежит стабилизирующему отбору.

Распределения Д-I и Д-V аппроксимировать нормальной кривой не удалось. Ценопопуляция Д-V функционирует в неравновесной (гетерогенной) среде и сама находится вдали от равновесия. Усиленный дизруптивный отбор формирует здесь две относительно самостоятельных ценопопуляции дуба. В краевой популяции Д-I экспоненциальное распределение частот указывает на отсутствие генетического единства группировки дуба.

**Ключевые слова:** аппроксимация, отбор, популяция, ряд распределения, самоорганизация, система, фенотип, экологический ряд.

### Введение

Несмотря на продолжительную историю изучения структуры растительного покрова, ряд важных положений геоботаники по сей день остается предметом дискуссий. В частности, до настоящего времени нет согласия не только в оценках уровня организованности растительности, но даже в вопросе о самой возможности существования в ней упорядоченных структур.

Безуспешность попыток выяснить принцип пространственной и функциональной организации естественного растительного покрова с применением упрощенных описательных и аутоэкологических методов неизбежно будет множить число сторонников применения системного подхода. Но проблема состоит в том, что на сегодняшний день такого подхода нет, а его выработка представляет собой многоплановую задачу, которую лучше решать поэтапно.

В последние десятилетия появление и развитие живых систем связывают с самоорганизацией, или процессом перехода диссипативных структур из состояния однородного в неоднородное (Пригожин, Стингерс, 2000). Элементы упорядоченности, обнаруженные ранее в ритмах жизнедеятельности моделей многовидовых растительных группировок лесного типа, определенно указывают на самоорганизацию, развивающуюся во времени (Прилуцкий, 2002а; 2002б; 2003). Предварительный анализ ритмических моделей фитоценозов показывает, что флористическая система, распределенная во времени, может управляться либо эдификатором, который выполняет функции аттрактора по принципу среднего, либо аттракторами, существующими в физической среде. Что касается закономерностей пространственной структуры растительности, то пока теоретической фитоценологией показано лишь существование условий для ее организации в ценоценозические системы (Василевич, 1983). К сожалению, в отношении перспектив привлечения концептуальной базы неравновесной термодинамики и теории информации для решения своих проблем современная фитоценология настроена в целом негативно. По этой причине с точки зрения синергетики растительные сукцессии должным образом не изучены, а в растительном покрове еще не выделено ни одной пространственно-упорядоченной структуры, возникшей в результате самоорганизации.

Скептическое отношение фитоценологов к возможности появления надорганизменных систем путем самоорганизации мотивируется

низкими оценками организованности растительности. Считается, что вследствие отсутствия внутренних структур, осуществляющих накопление и переработку информации, высокий уровень ее организации недостижим в принципе (Федоров, 1970). В действительности же уровень организации фитоценозов неизвестен, так как объективными методами никогда не определялся. Основу существующих представлений составляет консенсус большинства участников дискуссии, подкрепленный разрозненными данными определения силы связи между различными компонентами биоценозов. Похоже, что в вопросе о принципах организации растительности теоретический анализ уже достиг порога, за которым логические построения легко перерастают в теоретизирование. Поэтому, приступая к поиску системного подхода, нет необходимости дискутировать о том, где находится источник организации надорганизменной системы: внутри системы или вне ее, и существует ли он вообще. На первом этапе целесообразно поставить ограниченную цель — найти в растительном покрове признаки существования системы, распределенной в пространстве. Но при этом концептуальная база исследований, строгость методологии и точность в ее применении должны обеспечивать доказательность заключений. Очевидно, при такой постановке вопроса предпочтение должно быть отдано применению формализованных подходов, опирающихся на фундаментальные закономерности.

Представления, перспективные для перехода от описания растительности к изучению ее самоорганизации, сложились уже на начальных этапах развития лесоведения. Среди потенциально продуктивных идей прошлого особое место принадлежит убеждению в целесообразности дифференцировать растительность по признакам, прямо зависящим от увлажнения мест обитания. В данном подходе в скрытой форме присутствует указание на причину ее самоорганизации. Поэтому никого не должно удивлять, что наиболее ценные результаты эколого-фитоценологического анализа были получены с применением подходов, упорядочивающих пространственные неоднородности в растительном покрове с градиентами увлажнения среды.

Следует подчеркнуть, что способность эволюционировать к неоднородному состоянию является специфическим свойством всех живых систем, в том числе и надорганизменных. В свое время явление перехода однородных растительных систем в неоднородные было обнаружено В.Б. Сочавой (1944) при выяснении происхо-

ждения флоры и растительности Маньчжурской флористической области. Флорценогенетический анализ привел этого автора к заключению, что в конце палеогена однородная третичная растительность области начала расчленяться на формации. Причиной дифференциации стало увеличение сухости климата. В горных областях вслед за уменьшением количества осадков усилилась контрастность увлажнения местообитаний, то есть увеличились градиенты увлажнения эдатопов.

В течение продолжительного времени взгляды В.Б. Сочавы оставались гипотезой, не развивавшейся по причине отсутствия базовых знаний в области термодинамики нелинейных явлений, с которыми связано возникновение и существование живых систем. Лишь в конце 80-х годов прошлого века разработка новых парадоксальных представлений синергетики, связанных с изучением явлений, протекающих в нелинейных средах в режиме обострения, привела к созданию моделей процессов, поразительным образом сходных с флорценогенезом (Самарский и др., 1987). Теперь переход фитоценологии на новый уровень стал вопросом времени, необходимого, чтобы, осознав роль теории самоорганизации материи в модернизации биологии, освоить концептуальный аппарат и методологию синергетики.

Выбор подхода к изучению растительности всегда отражает представления исследователя о принципах организации сообществ. Вместе с тем, конкретные методы существенным образом корректируются как целями работы, так и особенностями изучаемых объектов. По этой причине современные приемы изучения пространственной структуры растительного покрова характеризуются большим разнообразием. Сравнительная оценка перспектив использования существующих подходов убеждает, что в целях поиска признаков самоорганизации растительности наиболее удобен классификационный подход. Во-первых, ряды, выделяемые при классификации, обладают дискретностью, имманентной системному принципу организации материи. Во-вторых, в отличие от аутэкологических подходов, его концептуально-методологический аппарат не содержит искусственно введенных закономерностей, которые, прямо или косвенно, навязывают изучаемым объектам линейный принцип организации, несвойственный живым системам.

Широкое признание подхода к классификации лесов Дальнего Востока, развивавшегося в свое время Б.П. Колесниковым (1956), служит прямым доказательством важности градиентов

увлажнения в самоорганизации растительности. В его классификационных схемах сообщества выстроены в экологические ряды настолько удачно, что им нетрудно было придать значение надорганизменных растительных систем, возникших в горных областях вследствие пространственной неоднородности увлажнения мест обитания (Прилуцкий, 2004).

### Подходы и методика исследований

Конечная цель изучения любой биосистемы – разработка приемов оптимизации ее состояния в режиме эксплуатации. Неизбежность использования системно-структурного подхода в решении подобных задач предопределена природой жизни. Живая система это «скорее событие, чем вещь» (Becking, 1946). Ее сущность проявляется в постоянных изменениях, флуктуациях. Между тем, в представлениях, формируемых описательными подходами, динамическая система деградирует до уровня вещи, оставляя исследователю лишь бесполезную «фотографию на память». Чтобы управлять живым объектом, нужно установить алгоритмы его жизнедеятельности. Поэтому под изучением живого понимается вскрытие механизмов происходящих в нем движений и конструирование логически связанной, непротиворечивой системы представлений о них.

В горных ландшафтах обеспеченность водой играет роль ключевого условия жизнедеятельности растений и в однородных элементарных сообществах, определяемых как типы леса, и в неоднородных самоорганизующихся системах – экологических рядах. Осваивая этот ресурс биотопов, растения реализуют его в свою фитомассу. Но при выработке фенотипов потенции ростовых процессов нормируются условиями среды конкретных мест обитания. В дальнейшем гомеостазис удерживает реакции в рамках установившихся норм. Поэтому в растительных сообществах, как и в отдельных организмах, роль параметров порядка принадлежит размерным характеристикам. Перспектива использования видового разнообразия в целях поиска признаков самоорганизации оценивается невысоко, так как постоянство видового состава ассоциаций растений обеспечивается не столько гомеостазом, сколько их низкой чувствительностью к изменениям условий среды.

Реальной формой существования самоорганизующейся фитомассы и ее основной единицей является фитоценоз – сообщество популяций филогенетически приспособленных друг

к другу видов растений. Общую фитомассу элементарного сообщества приближенно можно определить по формуле:

$$P = \sum_{i=1}^N p_i n_i \quad (1)$$

где:  $P$  – фитомасса однородного элементарного сообщества растений;

$p_i$  – фитомасса среднего по размерам растения каждого из видов, входящих в состав данного сообщества;

$n_i$  – число растений в ценопопуляции каждого вида;

$N$  – число видов в составе фитоценоза;

$i$  – порядковый номер признака.

Однако соотношение (1) вряд ли может служить моделью системно-организованного сообщества растений. Дело в том, что факторы среды, вызывающие самоорганизацию двух основных компонентов фитоценоза – древостоя и живого напочвенного покрова, разделены как в пространстве, так и во времени. Иными словами, древостой и живой напочвенный покров занимают разные экологические ниши. Жизнедеятельность живого напочвенного покрова обеспечивает верхний (20–25 см) слой почвы, для которого характерен суточный цикл тепловых процессов и неупорядоченный режим увлажнения. Что касается деревьев, то основная масса их питающих корней размещена глубже, в зоне сезонного цикла тепловой волны и более или менее совпадающего с ней по времени сезонного хода влажности почвы. В подобной ситуации предпочтительнее развивать гипотезу параллельной, относительно независимой самоорганизации основных ярусов растительности, образующей фитоценоз, то есть подразумевать под фитоценозом совокупность нескольких растительных систем. Такой подход позволит в максимально возможной степени упростить задачу постановочного этапа работы, ограничившись поиском признаков самоорганизации в самой важной части фитоценоза – древостое.

В пределах экологического ряда дуб обеспечивает себе абсолютное господство в составе древостоев почти во всем диапазоне увлажнения занимаемых мест обитания. Примесь других видов, как правило, не превышает 10%. Лишь в узкой полосе условий, характерных для влажных типов леса, доля дуба сразу падает до 50–60%. Чтобы рассматривать древесный ярус как самостоятельную структуру фитоценоза, феноменом резкого снижения участия дуба в высокотравных дубня-

ках следует пренебречь. Тогда, приняв древесный ярус дубняков за монодоминантную структуру, мы получаем право преобразовать формулу (1), придав ей значение модели древостоя элементарного сообщества:

$$P = pn \quad (2)$$

где:  $P$  – фитомасса древостоя;  
 $p$  – фитомасса среднего дерева;  
 $n$  – число деревьев дуба в древостое.

Однако в природе изолированных сообществ не существует. Все элементарные ценопопуляции дуба упорядочены градиентом увлажнения эдафотопов в комплекс насаждений, который представляет собой целостную неравновесную систему, модель которой имеет вид:

$$P = \sum_{i=1}^k p_i n_i \quad (3)$$

где:  $k$  – число локальных ценопопуляций эдификатора в составе экологического ряда.

Численность каждой из входящих в состав фитоценоза ценопопуляций эдификатора ( $n_i$ ) и средней фитомассы составляющих их организмов ( $p_i$ ) прямо связаны с его состоянием, которое в свою очередь зависит от условий роста. Из этого следует, что уравнение (3) применимо для выяснения закономерностей динамики растительных систем, распределенных в пространстве – экологических рядов. Однако привлекать к изучению состояния популяций трудоемкий в определении показатель состояния растительности ( $p_i$ ) нет необходимости. Изучая структуру фитомассы древостоя в средневозрастных дубняках Приморья, Ю.Ф. Железников (1981) обнаружил, что масса различных структурных частей дерева дуба связана с таксационным диаметром ( $d$ ) его ствола зависимостью вида:

$$Y = a + bx + cx^2 \quad (4)$$

где:  $x$  – диаметр ствола ( $d$ ).

Существование этой связи открывает возможность использовать для расчетов ( $p_i$ ) правую часть уравнения (4). При этом выясняется, что адекватное представление о сукцессии можно получить путем изучения соотношения между числом деревьев и диаметром их стволов в серии однородных элементарных участков леса. В этом случае распределение деревьев по ступеням толщины стволов образует временной ряд, отражающий динамику развития системно-организованной популяции.

Руководствуясь теорией самоорганизации, элементарным фитоценозам мы придаем значение неравновесных систем, стремящихся к

стационарному состоянию. Но устойчивость таких состояний относительна. Неравновесные состояния изолированных процессов не могут устоять перед натиском флуктуаций, так как не существует внутреннего механизма, который бы способствовал подавлению неустойчивости. Напротив, имманентно присущая флуктуациям тенденция к усилению постоянно создает угрозу увеличения энтропии. В основе механизма снижения энтропии находится объединение нескольких неравновесных процессов в системы. Удачное сочетание разнонаправленных процессов упорядочивает флуктуации.

К настоящему времени найдено статистическое выражение тенденций к приобретению неравновесными процессами устойчивого состояния. Признаком сбалансированной динамики внутренних процессов живой системы считают нормальное распределение ее жизненно важных параметров (Зайцев, 1983). В стационарном состоянии она достигает устойчивого гомеостаза, наиболее благоприятного для жизнедеятельности. На практике это состояние рекомендует идентифицировать соответствием основных признаков системы нормальному закону. Поэтому статистическими моделями устойчивых сообществ приняты кривые нормального распределения.

Выборки, составленные по данным таксационного описания древостоев, анализировали с помощью программы Origin 61. Ее операционная часть строит распределения частот и аппроксимирует их нормальной кривой. Качество подгонки теоретической кривой к эмпирической проверяется коэффициентом детерминации  $R^2$ , который представляет собой квадрат множественного коэффициента корреляции. Приближение величины  $R^2$  к 1 означает улучшение качества аппроксимации эмпирического распределения частот предлагаемой моделью. В случае их полного согласия  $R^2$  принимает значение единицы. Соответствие моделей нормальному закону тестировали критерием  $\chi^2$ , а также критерием согласия Колмогорова – Смирнова K.-S. Distantly программы SigmaStat в подпрограмме Normallity Test. Для вычисления статистических показателей мультипликативных и экспоненциальных распределений их предварительно приводили к нормальному виду путем логарифмирования значений функции десятичным логарифмом по методу Д. Химмельблау (1973). Слабые сигналы выделяли и усиливали суммированием распределений изучавшихся признаков. Временная структура установлена посредством кластерного анализа в программе JMP Statistical Discovery v. 5.1.2.

Согласно принятой концепции, самоорганизующееся сообщество определяет неслучайное распределение признака. Тестирование кривой критерием K.-S. Dist. с положительной оценкой (Passed) подтверждает гипотезу достижения объектом стационарного состояния. Отрицательный результат тестирования (Failed) ее опровергает. В последнем случае считали, что в ценопопуляции, которой принадлежит выборка, протекают нестационарные процессы. Невозможность аппроксимировать распределение величин исследуемой совокупности данных гауссианой понималось как указание на слабость в организации в изучаемой группировке растений. Экспоненциальный тип распределения рассматривался как свидетельство неравновесного состояния, вызванного преобладанием процессов распада.

Известно, что привлечение к анализу данных по сопутствующим видам, не внося принципиальных изменений в заключения, создает информационный шум. Поэтому выводы и заключения строили на основе данных избирательного статистического анализа, а именно, зависимость между числом деревьев и их диаметром изучалась только для дуба.

### Объекты исследования

Исследования выполнялись в лесах Горнотаежной станции ДВО РАН. Объектом для поиска признаков самоорганизации растительности служили сообщества лесного типа, автохтонно сформировавшиеся на месте вырубок 70–80-летней давности. Эдификатор всех сообществ – *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb. – дуб монгольский, поэтому при подборе участков для заложения пробных площадей руководствовались схемой дубовых типов леса, составленной для Приморского края Б.П. Колесниковым (Ефимов, 1955). Использование этой схемы обеспечило возможность полного охвата всего диапазона увлажнения местообитаний, занимаемых дубом, на базе минимального числа пробных площадей.

В настоящее время знание биологии дуба монгольского, условий его существования и роли в растительном покрове региона существенно превосходит уровень изученности любого другого местного лесообразователя. Именно это обстоятельство имеет решающее значение в выборе объекта для выяснения принципов организации растительности.

В конечном итоге в гипотетическую надорганизменную растительную систему включено семь характерных растительных группировок:

1. Постоянная пробная площадь 10 (ППП 10) – Рододендроновый дубняк (Д-I – группа очень сухих типов леса). Монодоминантное насаждение, формула древостоя 10Д. Плотность ценопопуляции дуба 2066 стволов на га. Растительная группировка занимает выпуклый участок макросклона юго-западной ориентации. В подлеске доминирует *Rhododendron mucronulatum* (Turcz.).

Группа очень сухих типов дубняков входит в состав геоморфологического комплекса лесов пригребневых участков водоразделов и вершин (Прилуцкий, 2003). Характерные особенности занимаемых ими мест обитания – высокий, свыше 25°, уклон поверхности, низкая влагоемкость хрящеватых почв и сильная солнечная инсоляция. Увлажнение эдафотопов, охарактеризованное средним многолетним запасом влаги в метровом слое почвы, составляет около 130 мм, диапазон активной влаги – 100 мм (Прилуцкий, 1980, 1981). Во время продолжительных бездождевых периодов водное питание растений лимитировано истощением запасов доступной влаги в почве. Однако динамическая составляющая гидрологических условий биотопов отличается высоким качеством. Информационная энтропия водного режима почвы, оцененная величиной функции Шеннона, составляет 1,95 (Прилуцкий, 2002). Низкая скорость потери информации важнейшим из экологических факторов объясняется неэффективным использованием воды неорганизованной флорой, представленной преимущественно неполноценным фенотипом дуба монгольского. Его крайне низкая способность осваивать ресурсы среды обусловлена пониженной, до 36% от максимально возможной, жизнеспособностью (Прилуцкий, 2005). Репродукционный процесс протекает неудовлетворительно, поэтому древостой возобновляется преимущественно порослью. Невысокая и биологическая продуктивность растительных группировок, входящих в эту группу типов леса. В вегетационные периоды, обеспеченные осадками по среднегодовому уровню, прирост надземной фитомассы древостоев II класса возраста составляет 1,68 т/га (Прилуцкий, Железников, 1974)

2. Постоянная пробная площадь 11 (ППП 11) – Леспедецевый дубняк (Д-II – группа сухих типов леса). Насаждение находится в верхней части склона юго-западной ориентации крутизной 12–16°. Формула древостоя: 9Дм1Бд ед. Лпа, Клм, Ия. Плотность ценопопуляции дуба 959 стволов на га. Тип условий местообитания маркирует *Lespedeza bicolor* (Turcz.).

Сухие типы дубняков входят в состав геоморфологического комплекса лесов горных склонов.

Их почвы имеют облегченный механический состав, вследствие чего обладают невысокой влагоемкостью. Средний многолетний запас влаги в ее метровом слое составляет около 150 мм, диапазон активной влаги близок к 140 мм, информационная энтропия водного режима 2,41. Большая скорость деградации режима увлажнения эдафотопов по сравнению с предшествующим типом леса объясняется повышением способности фенотипов дуба, произрастающих в этом типе леса, осваивать ресурсы среды, а также появлением организованности в сообществе. Уровень модальности дуба оценивается здесь в 57%, прирост надземной фитомассы растительности 2,47 т/га/год.

3. Постоянная пробная площадь 12 (ППП-12) – Лещинный дубняк (Д-III – группа свежих типов дубняков). Сообщество растений занимает вогнутый участок в средней части склона юго-западной ориентации. Формула древостоя: 10Дм +Лпа ед. Клм, Бм, Бд, Ия, Маа, Ям, Осд. Плотность ценопопуляции дуба 543 ствола на га (табл. 1). Маркирует условия роста *Corylus heterophylla* (Fisch. ex Trautv.).

Свежие типы дубняков, как и их сухие варианты, входят в состав геоморфологического комплекса лесов горных склонов. Почвы занимаемых участков среднекаменистые, умеренно-влагоемкие, уклон поверхности 7–10°. Уровень увлажнения эдафотопов характеризуется средне-многолетним запасом влаги в метровом слое почвы около 170 мм, диапазон активной влаги – 150 мм. Фенотип дуба лещинного дубняка своей жизнедеятельностью оказывает мощное влияние на динамику влажности почвы. Именно в этом типе леса степень деградации ее гидрологического режима достигает максимума: потеря информации во временном ряду увлажнения оценивается величиной энтропии, равной 2,58. В то же время жизнеспособность фенотипов, развивающихся в лещинном дубняке, очень высока. Уровень модальности дуба достигает здесь своего предела – 100%. Достаточно высока и биологическая продуктивность сообщества растений лещинного дубняка – 2,90 т/га/год.

4. Постоянная пробная площадь 13 (ППП 13) – Кустарниково-разнотравный дубняк (Д-IV – группа свежих типов леса). Участок леса в нижней части юго-западного склона уклоном 6–9°, защищенный от жесткой инсоляции неровностями рельефа. Формула древостоя: 9Дм1Бд +Лпа ед. Клм, Ия, Мо, Маа. Живой напочвенный покров многовидовой, явных доминантов нет. В подлеске лещину разнолиственную *Corylus heterophylla* начинает замещать лещина маньчжурская *Corylus mandshurica* Maxim.

В отношении водных и водно-физических свойств почвы кустарниково-разнотравных дубняков сходны с почвами их лещинных типов. Однако ввиду более мягкого микроклимата режим водного питания растительности более благоприятен. Средне-многолетний запас влаги в корнеобитаемом слое почвы составляет около 180 мм, диапазон активной влаги около 170 мм. Тем не менее, в условиях продолжительного дефицита осадков запасы доступной влаги могут быть израсходованы полностью. Информационная энтропия режима влажности почвы совпадает по величине с энтропией, установленной для леспедецевого дубняка – 2,41. Фенотипы кустарниково-разнотравного и леспедецевого дубняками сходны и в отношении жизнеспособности. Уровень модальности дуба в кустарниково-разнотравном дубняке составляет 46%, а средний годовой прирост надземной фитомассы 4,22 т/га.

5. Постоянные пробные площади 14–16 (ППП 14, 15, 16) – Высокотравные дубняки (Д-V – группа влажных дубняков). Многовидовые сообщества растений, возникающие в нижних частях пологих склонов и на их шлейфах. Относятся к геоморфологическому комплексу лесов долинных мест обитания. Почвы, как правило, тяжелые с низким содержанием камней, влагоемкие. Средне-многолетний запас влаги в метровом слое превышает 200 мм, диапазон активной влаги около 170 мм. После выпадения обильных осадков в корнеобитаемом слое почвы в течение продолжительного времени сохраняется гравитационная влага. Уровень деградации водного режима почвы составляет 2,24, жизнеспособность распространенных здесь фенотипов дуба оценивается показателем модальности 42%, прирост надземной фитомассы 3,11 т/га/год.

Постоянная пробная площадь 14 (ППП 14). Многовидовое сообщество растений, сформировавшееся на пологом шлейфе склона северной ориентации с уклоном поверхности не более 5°. Формула древостоя: 5Дм3Бд1Лпа1Ям +Яг, Клм, Маа ед. Бм Ия. Плотность ценопопуляции дуба 410 стволов на га.

Почвы участка утяжеленного механического состава, влагоемкие. Участок дренируется оврагом, тем не менее, в микропонижениях в течение продолжительных периодов времени гравитационные формы воды присутствуют даже в поверхностном слое почвы.

Постоянная пробная площадь 15 (ППП 15). Вариант влажного типа леса возникшего в нижней части пологого, с уклоном не более 6°, протяженного склона северо-восточной ориентации и на его шлейфе. Формула древостоя: 6Дм3Бд1Лпа

+Клм ед. Ия, Бм, Яг, Маа, Мо, Бх. Плотность це-  
нопопуляции 569 стволов на га.

Почвы участка тяжелые, недостаточно дре-  
нированные. Живой напочвенный покров много-  
видовой, в переувлажненных микропонижениях  
доминируют папоротники. Среднемноголетний  
запас влаги в почве, как и на предшествующей  
пробной площади, превышает 200 мм, но судя по  
составу древостоя, участок несколько суше пред-  
шествующего.

Постоянная пробная площадь 16 (ППП 16).  
Вариант влажного типа леса, возникшего на пла-  
тообразном, выровненном участке межгорной  
седловины. Формула древостоя: 5Дм3Бд1Бм1Лпа  
+Клм ед. Яг, Ия, Мо, Маа, Бх. Плотность це-  
нопопуляции дуба 337 стволов на га.

Тяжелые почвы участка обладают высокой  
водоудерживающей способностью. Тотальное  
переувлажнение участка невозможно, т.к. во вре-  
мя выпадения осадков отток избыточной влаги  
обеспечивает его приподнятое положение. Тем  
не менее, в микропонижениях почва почти всег-  
да переувлажнена. В группе влажных дубняков  
именно в этом типе леса режим водного питания  
может быть наименее устойчивым.

В гипотетической системе каждая группа ти-  
пов леса, за исключением высокотравного дубня-  
ка, представлена одной пробной площадью. Что  
касается высокотравных дубняков, приурочен-  
ных обычно к участкам с уклоном поверхности  
менее 5°, то отразить специфику протекающего  
в них лесообразовательного процесса на примере  
одного объекта не возможно. Роль микрорельефа  
в пространственном разнообразии увлажнения  
почв на крутых и среднекрутых склонах незна-  
чительная, но на пологих участках она резко по-  
вышается. В периоды, изобилующие осадками,  
почвы западин избыточно увлажнены, поэтому  
ксеромезофитный дуб избегает микропониже-  
ний, предпочитая приподнятые участки. В соста-  
ве образуемых им парцелл обычно присутствует  
*Betula davurica* (Pall.) – вид, обладающей сходной  
с ним экологией. В то же время мезофиты: *Betula*  
*platyphylla* Suchacz., *Tilia amurensis* (Rupr.) и *T.*  
*mandshurica* (Rupr.), *Fraxinus mandshurica* (Rupr.),  
*Populus tremula* (L.) и некоторые другие тяготеют  
к микропонижениям. Иногда эти виды форми-  
руют там устойчивые монодоминантные группы,  
и тогда участки влажных дубняков представляют  
собой мозаику парцелл, из которых часть сло-  
жена исключительно ксеромезофитами, а дру-  
гая часть – исключительно мезофитами. И хотя  
чаще ксеромезофиты и мезофиты рассеяны по  
площади более или менее равномерно, возника-  
ет сомнение в однородности лесных сообществ

отнесенных к группе влажных дубняков. Иными  
словами, их наиболее характерная особенность –  
аномально высокое таксономическое разнообра-  
зие, вызванное пространственной и временной  
гетерогенностью условий занимаемых биотопов.  
Между тем гетерогенность, или неустойчивость,  
среды способствует возникновению сообществ  
видов, входящих в разные экологические группы  
(Stehli, 1970). Обычно в таких сообществах кон-  
куренция и стабилизирующий отбор ослаблены,  
что усиливает неоднородность растительности. В  
целях более полного отражения существующего  
в данной группе типов леса - и -разнообразия  
влажные дубняки представлены в предполагае-  
мой надорганизменной системе тремя типами  
леса, которые отличаются как в отношении по-  
зиций, занимаемых на рельефе местности, так и  
составом видов, сопутствующих дубу.

### Анализ распределений

*Рододендроновый дубняк* (ППП 10). В древо-  
стое рододендрового дубняка распределение  
числа стволов дуба по ступеням толщины описа-  
но экспонентой первого порядка (рис.1):

$$Y=1618,4 \text{ EXP}^{-X/6,23}$$

Распределение эмпирических частот значи-  
мо отличается от нормального распределения  
(significantly different). В соответствии с принятой  
методикой, основные статистические показатели  
выборки рассчитаны путем преобразования экс-  
поненциального распределения в нормальное  
логарифмированием функции. Величина коэф-  
фициента детерминации ( $R^2$ ) нормализованного  
распределения составляет 0,93, что близко к еди-  
нице (табл.), диаметр стволов  $M=8,07$  см.

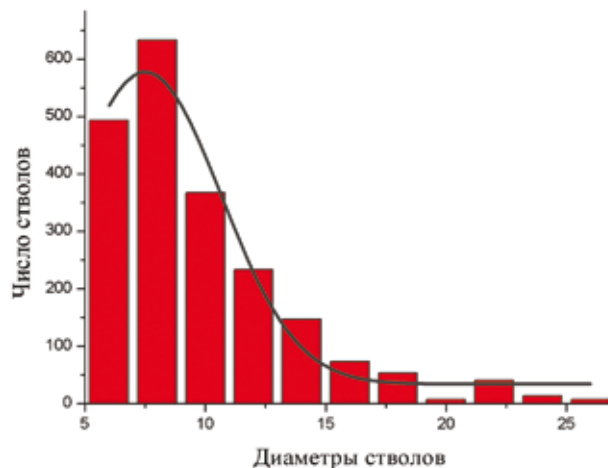


Рис. 1. Распределение деревьев по ступеням  
толщины на ППП 10

Итоги аппроксимации распределений эмпирических частот нормальной кривой

№№ пп	Номера постоянных пробных площадей,	Группы типов леса	R <sup>2</sup>	Критерии согласия			
				χ <sup>2</sup>	Критерий Колмогорова-Смирнова		
					К.-S. Dist.	P	Оценка гипотезы
1	ППП 10	Д-I	0,93	Нисходящая экспонента			
2	ППП 11	Д-II	0,96	176,56	0,290	P<0,001	Failed
3	ППП 12	Д-III	0,88	77,81	0,177	P=0,060	Passed
4	ППП 13	Д-IV	0,76	204,20	0,197	P=0,009	Failed
5	ППП 14	Д-Va	0,90	43,97	0,250	P=0,001	Failed
6	ППП 15	Д-Vб	0,78	244,87	0,265	P<0,001	Failed
7	ППП 16	Д-Vв	0,38	Мультипликативная кривая			
8	ППП 16 (класс 1)		0,87	45,27	0,137	P>0,200	Passed
9	ППП 16 (класс 2)		0,85	21,48	0,227	P=0,200	Passed
10	ΣППП 11-16		0,96	956,02	0,216	P=0,002	Failed

Резюме: древостой рододендрового дубняка представляет собой однородную группировку деревьев, не связанных друг с другом регуляторными взаимодействиями.

*Леспедцевый дубняк* (ППП 11). Распределение частот в массиве данных аппроксимировано нормальной кривой (рис. 2). Величина множественного коэффициента корреляции R<sup>2</sup> = 0,96 (табл.). Эмпирическая кривая отличается от нормальной кривой не значительно. Средний диаметр стволов составляет M=18,9. Гипотезу стационарного состояния ценопопуляции результаты расчета опровергают: К.-S. Dist. P < 0,001 (Failed).

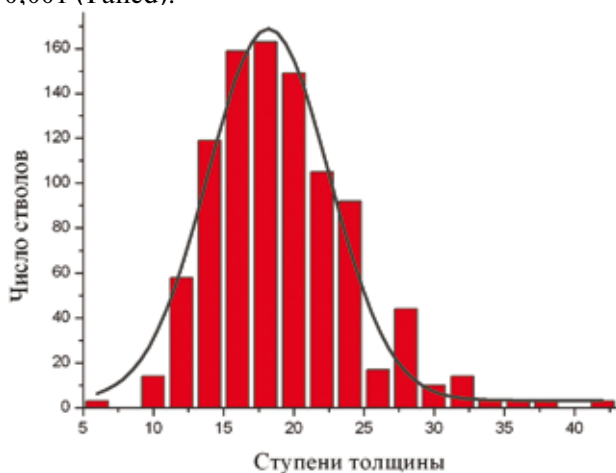


Рис. 2. Распределение деревьев по ступеням толщины на ППП 11

Резюме: в ценопопуляции дуба, связанной регуляторными взаимодействиями в растительное сообщество, протекают, тем не менее, нестационарные процессы.

*Лещинный дубняк* (ППП 12). Распределение массива частот, характеризующих связь числа всех деревьев дуба с диаметрами их стволов, аппроксимировано нормальной кривой с достаточно высоким коэффициентом детерминации R<sup>2</sup> = 0,88 (рис. 3). Средний диаметр стволов M=25,24 см. Высокая степень согласия кривой эмпирического распределения с гауссианой установлена как значениями χ<sup>2</sup> = 77,81, так критерием К.-S.

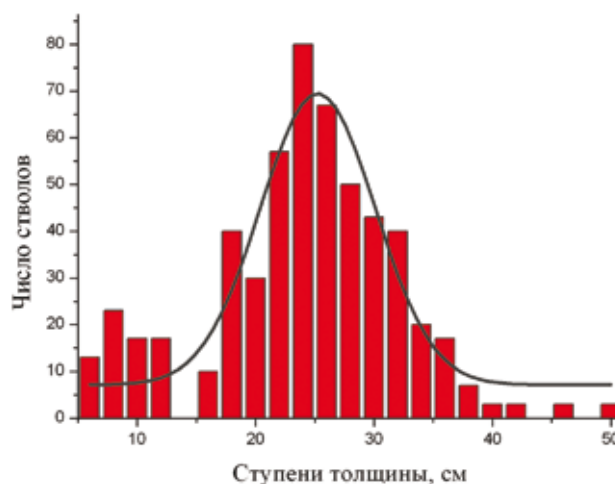


Рис. 3. Распределение деревьев по ступеням толщины на ППП 12



Dist.  $P = 0,060$  (Passed) (табл.).

Резюме: в лесном дубняке дуб монгольский формирует высокоорганизованное сообщество, которое находится в стационарном состоянии естественного оптимума.

*Кустарниково-разнотравный дубняк* (ППП 13). Распределение частот исследуемого признака аппроксимировано нормальной кривой с относительно низким значением коэффициента детерминации  $R^2=0,76$ . При сравнении эмпирических и теоретических кривых установлено, что их различия незначительны. Средний диаметр стволов  $M=22,04$  см. Приведенная в таблице величина критерия К.-S. Dist., равная 0,197 ( $P=0,009$ ) свидетельствует о сравнительно высоком соответствии эмпирического распределения нормальному закону. (Рис. 4)

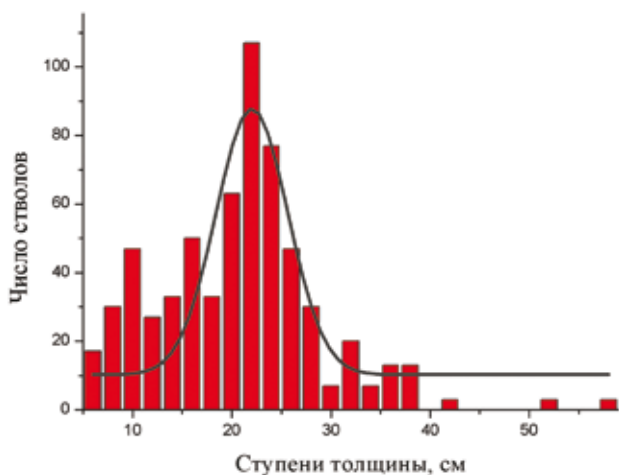


Рис. 4. Распределение деревьев по ступеням толщины на ППП 13

Резюме: в ценопопуляции кустарниково-разнотравного дубняка, организованной в сообщество, как и в леспедцевом дубняке, протекают нестационарные процессы.

*Высокотравный дубняк* (ППП 14). Кривая распределения числа стволов по ступеням толщины аппроксимирована моделью нормальной кривой с достаточно высоким коэффициентом детерминации  $R^2 = 0,90$  (табл.). Средний диаметр стволов 19,38 см. Сравнение эмпирических и теоретических кривых показало незначительность отклонения частот эмпирического распределения от нормального закона. Но гипотеза стационарного состояния ценопопуляции в результате проверки критерием К.-S. Dist. опровергнута (Failed). (Рис.5)

Резюме: ценопопуляция дуба высокотравного дубняка ППП 14 формирует сообщество, неустойчивое из-за развитых нестационарных процессов.

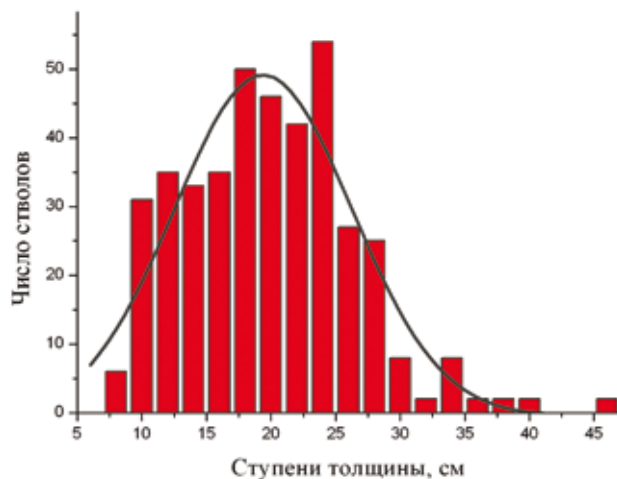


Рис. 5. Распределение деревьев по ступеням толщины на ППП 14

*Высокотравный дубняк* (ППП 15). Распределение деревьев по ступеням толщины аппроксимировано нормальной кривой (рис. 6) Однако на уровне вероятности 0,05 на кривой распределения значимо различаются два пика. Распределение приведено к нормальному виду логарифмированием функции. Величина среднего диаметра стволов, установленная после приведения ряда распределения к нормальному виду, составила  $M = 20,06$  см. Оценка меры совпадения теоретической кривой распределения с фактическими данными свидетельствует о невысоком уровне согласия между ними. Проверка гипотезы стационарного состояния системы опровергнута (табл.)

Резюме: в составе древостоя высокотравного дубняка ППП 15 дуб монгольский присутствует в виде неустойчивой ценопопуляции, стремящейся к распаду на две ветви.

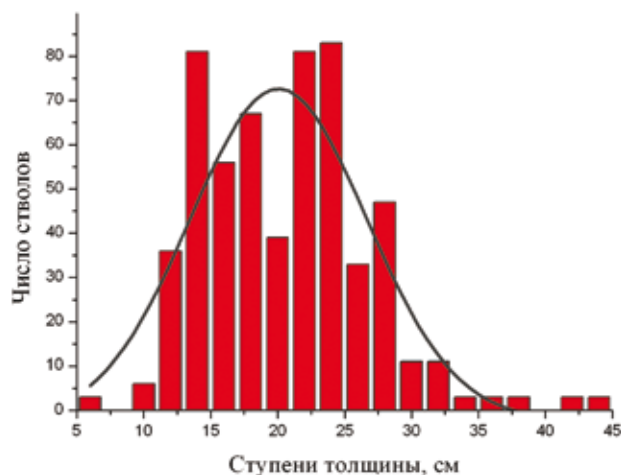


Рис. 6. Распределение деревьев по ступеням толщины на ППП 15

*Высокотравный дубняк (ППП 16). Распределение стволов дуба по ступеням толщины не соответствует нормальному закону (рис. 7).*

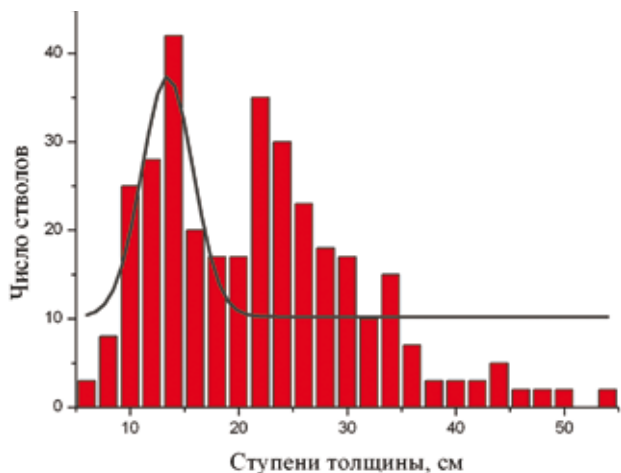


Рис. 7. Распределение деревьев по ступеням толщины на ППП 16

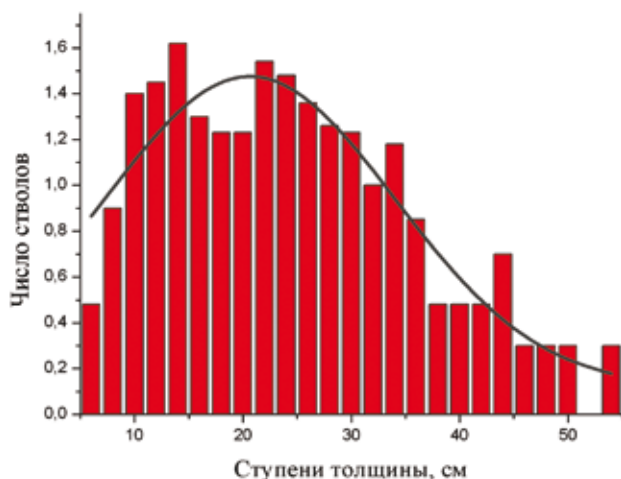


Рис. 7а. Распределение деревьев по ступеням толщины на ППП 16 (нормализованное)

Величины основных статистических показателей, установлены приведением ряда распределения к нормальному виду логарифмированием функции (рис. 7а). Средний диаметр стволов нормализованного ряда  $M = 20,64$  см, коэффициент детерминации  $R^2 = 0,38$ . Низкое качество подгонки модели к эмпирическому распределению частот является основанием для недоверия как к теоретической кривой, так и к результатам ее сравнения с кривой распределения эмпирических частот.

Подпрограмма распознавания образов разделила исходное распределение на 2 класса. Эмпирические распределения частот обоих классов аппроксимированы нормальной кривой.

Первая выборка, ППП 16 класс 1, сформирована из молодых деревьев (ступени толщины от 6 до 18 см), средний диаметр стволов  $M=13,37$  см,  $R^2 = 0,87$  (табл.). Во вторую, ППП 16 класс 2, вошли средневозрастные деревья (ступени толщины от 20 до 32 см), средний диаметр  $M=23,14$  см;  $R^2=0,85$ . Качество подгонки обеих моделей удовлетворительное. Тестирование критерием Колмогорова–Смирнова подтвердило гипотезу стационарного состояния групп оценкой согласия теоретической и эмпирических частот (Passed, табл.).

Резюме: в высокотравном дубняке ППП 16 сосуществуют две относительно самостоятельные ценопопуляции дуба, находящиеся в стационарном состоянии.

В динамике развития ценопопуляции дуба в сообществе ППП 16 кластерный анализ вскрывает сильные флуктуации. Неустойчивость в течении лесобразовательного процесса отражает дендрограмма (рис. 8). Как видно из рисунка, временная шкала ценопопуляции дифференцирована на три класса. Третий класс объединяет 13 слабо заселенных ступеней. Число деревьев дуба на этих ступенях составляет в среднем  $4 \pm 0,78$  шт/га. Средняя плотность заселения 10 ступеней второго класса возрастает до  $21 \pm 1,65$  шт/га, а в 2 наиболее заселенных ступенях первого класса концентрация деревьев дуба достигает  $39 \pm 3,50$  шт/га.

Временная структура ценопопуляций дуба на участках ППП 10 15 в принципе аналогична вышеописанной (дендрограммы за ограниченностью места не приводятся). На временных шкалах ППП 12–15 по плотности заселения выделяется три класса, на ППП 10 11 два класса. Средняя плотность заселения ступеней первого класса составляет (шт./га): в ценопопуляции

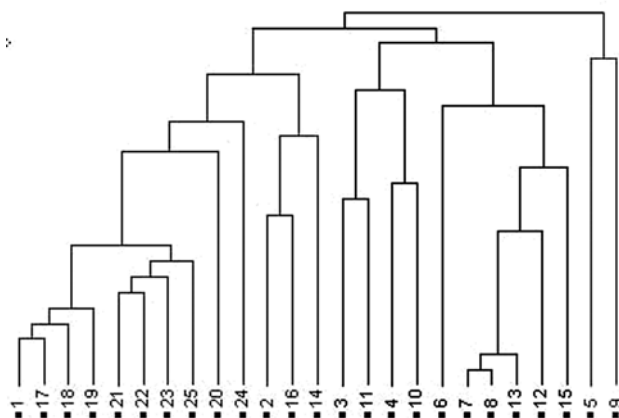


Рис. 8. Дендрограмма временной структуры ценопопуляции дуба на ППП 16.

ППП 10 498; ППП 11 131; ППП 12 74; ППП 13 65; ППП 14 46; ППП 15 82; ППП 16 39. Важнейшая закономерность пространственно-временной организации экологического ряда отрицательная корреляционная связь плотности заселения ступеней первого класса с увлажнением местообитания ( $r = -0,821$  при критическом уровне значимости 0,050).

Обсуждение результатов. Выполненное в прошлом сравнение чувствительности различных фенотипов дуба к колебаниям факторов внешней среды показало высокую устойчивость гомеостазиса организмов растений, развившихся в свежем, лещинном дубняке (Железников, 1974; Хоментовская, Прилуцкий, 1981; Орехова, 1981; Прилуцкий, 2006). Повышенная эффективность процессов биологической автооптимизации была отмечена также у фенотипов леспедецевого и кустарниково-разнотравного дубняков, которые образуются в местообитаниях, по условиям водного питания растений граничащих с лещинным дубняком. Напротив, фенотипы очень сухих и влажных типов леса, находящихся в периферийных областях экологического ареала дуба, получили низкие оценки гомеостазиса. В конечном итоге, высокая стабильность работы функциональных систем дуба в лещинном дубняке послужила основанием считать доминирующий там фенотип модальным, а параметры увлажнения эдатопа, занимаемого этим типом леса, видовым оптимумом условий его существования.

Результаты статистического анализа пространственной динамики состояния метасистемы дуба в целом не противоречат данному выводу. Аппроксимировав распределения деревьев по ступеням толщины в леспедецевом, лещинном и разнотравно-кустарниковом дубняках нормальной кривой, мы получили право признать состояние ценопопуляций данных типов леса стационарным или близким к стационарному. Иными словами, группы деревьев дуба, произрастающие в этих типах леса, проявляют свойства, характерные для устойчивых комплексов более или менее тесно взаимодействующих объектов. Как подчеркивалось выше, в живой природе такого рода комплексы возникают в результате объединения неустойчивых процессов в систему, то есть путем самоорганизации.

Что касается ценопопуляций периферийных частей экологического ряда дубняков, то есть их очень сухих и влажных типов, то статистический анализ выявил неполноту современных представлений о механизмах формирования растительного покрова.

Особенности хода лесообразовательного про-

цесса в рододендроновом дубняке поставили под сомнение убеждение, что сукцессия обязательно ведет к доминированию наиболее жизнеспособных и приспособленных видов. Установленная для его древостоя экспоненциальная зависимость между основными таксационными показателями является признаком неравновесной системы. Очевидно, на основе генотипа дуба монгольского вообще не могут возникать фенотипы, приспособленные к параметрам физической среды очень сухих мест обитания. По этой причине у него здесь нет социальных форм организации, и он не должен выступать в роли эдификатора, обладающего потенциальной способностью к доминированию в составе растительности. Группировка дуба в рододендроновом дубняке — это типичная краевая популяция, находящаяся в условиях стресса. Вероятно, Н.И. Вавилов был прав, утверждая, что примитивные формы с рецессивными признаками оттесняются к периферии экологического ареала. Тем не менее, абсолютное господство дуба в составе древесной растительности в очень сухих местах обитания — явление закономерное.

Обычно распространение дуба на крутых сухих склонах объясняют отсутствием претендентов на местообитания с жесткими условиями жизнедеятельности и его высокой устойчивостью к огню. Остается неясным, в какой мере данное представление справедливо. Недоразумение состоит в том, что претендент на эти местообитания имеется. Внедряясь в состав растительных группировок, типичных для геоморфологического комплекса лесов пригребневых участков и вершин, дуб замещает там *Pinus funebris* Kom.

Под давлением рубок и пожаров эта реликтовая сосна оставила значительную часть коренных мест обитания уже в историческое время. Между тем восстановительные сукцессии, несмотря на высокую жизненность вида, протекают неудовлетворительно (Урусов, 1999). Объяснение данному феномену следует искать в зависимости между численностью вида и эксплуатацией пограничных биотопов: как известно, рост численности усиливает внутривидовую конкуренцию и способствует экологической экспансии (MacArthur, 1972). Исходя из данного положения, можно допустить, что возможность закрепления в биотопах, занимавшихся сообществами *Pinus funebris*, дубу обеспечивает высокая порослеобразующая способность. Проникая в очень сухие места обитания, дуб переходит к порослевому способу размножения, который позволяет ему быстро достигать и в дальнейшем поддерживать высокую, свыше 2000 стволов на гектар, плотность заселения территории. Достигнув некоего состояния,

критического в отношении численности, ценопопуляция дуба развивает экспансию в местообитания сосны и в случае ослабления ее позиций осуществляет их захват.

Хотя вышеописанный механизм вытеснения сосны дубом локализован в полосе контакта их формаций, нельзя упускать из виду, что характерный для рододендрового дубняка фенотип дуба является лишь одним из вариантов реализации пространства возможных состояний его генотипа. Последний может в полной мере реализовать свой фенотипический потенциал, лишь освоив все разнообразие условий существования. А поскольку экологический ряд представляет собой, по-существу, упрощенную модель экологического ареала вида, именно в нем материализуются те свойства генотипа, с которыми связано появление социальных форм организации растительности.

Экологический ряд дубняков — это растительная система, эволюционирующая во времени и в пространстве. В исходном состоянии она существовала и существует в виде богатых по видовому составу ассоциаций растений. В настоящее время к такому состоянию близки влажные типы дубняков, приуроченные к пологим участкам нижних частей склонов. Свежие и сухие условия роста снижают видовое разнообразие древесного яруса, усиливая позиции дуба. Предельного состояния система достигает в очень сухих местах обитания, сообществам которых свойственно абсолютное господство дуба. Следовательно, экологический ряд дубняков — это система, поляризованная в пространстве и времени, в которой по мере углубления градиента увлажнения среды сообщества древесных растений эволюционируют как информационная система, то есть увеличение упорядоченности происходит в ней за счет уменьшения разнообразия.

Предлагаемое определение экологического ряда связывает особенности пространственно-временной динамики растительного покрова с информационным контролем. В то же время, процессам биологической автооптимизации она отводит второстепенную роль. Последнее положение крайне важно. Именно из-за подчиненности процессов термодинамической регуляции информационным сигналам попытки описать экологический ряд дубняков кривой толерантности Шелфорда оказываются несостоятельными: пик численности дуба в составе древостоя сдвинут в краевую популяцию.

Дуб монгольский — типичный мезофит. Поэтому его проникновение в сухие местообитания горных склонов и прогрессивное усиление по-

зиций в их коренных сообществах требует объяснения. Традиционно этот феномен, как и невозможность отразить распределение его позиций по градиенту увлажнения среды двускатной кривой, считают следствием лесных пожаров. В основе данного предубеждения находится представление о селекционной роли огня, уничтожающего менее устойчивые к огню сопутствующие виды. Действительные механизмы сукцессии представляются более сложными.

Как надорганизменная система экологический ряд дубняков возник в результате устойчивых изменений в структурной и функциональной организации растительного покрова в конце третичного — начале четвертичного периодов. Подобного рода сдвиги в состоянии живых систем возникают из внутренних флуктуаций, поддерживаемых извне условиями, далекими от равновесия. Направление эволюции устанавливают только внутренние флуктуации. Внешние воздействия на вектор происходящих сдвигов не влияют. Они лишь ускоряют или замедляют преобразования. Из вышеизложенного следует, что в коренных дубняках существовала в прошлом и существует в настоящее время естественная тенденция к продвижению дуба в сухие места обитания. Лесные пожары лишь поддерживают эту тенденцию. Уничтожая сопутствующие виды и фенотипы дуба, недостаточно приспособленные к условиям среды, огонь играет роль фактора стабилизирующего отбора, оптимизирующего метасистему вида как на организменном, так и на популяционном уровне. Таким образом, высокую устойчивость дуба к огню следует рассматривать как следствие (а не как причину) продвижения дуба в зоны, характеризующиеся высокой пожарной опасностью.

При оценке состояния фитоценозов коренных дубняков по составу нижних ярусов растительности нетрудно заметить, что степень их повреждения огнем колеблется в широких пределах. Но в горных местах обитания господство дуба в составе древостоя является неизменным и повсеместным независимо от состояния подлеска и живого напочвенного покрова. В представлениях многих исследователей это явное нарушение корреляций в видовом составе деградирующих растительных ассоциаций в пользу дуба прочно связало его распространение с антропогенными сукцессиями. Между тем, в этом же явлении содержится указание на ограниченность данной трактовки событий.

В коренных дубняках никто и никогда не описывал восстановительных смен, в ходе которых дуб уступал бы позиции сопутствующим

породам. Необратимость сукцессий почти во всем спектре занимаемых мест обитания кажется противоестественной. Видимо, в этом случае действует закономерность, в ботанике еще не известная. Заметив одно из ее проявлений в стратиграфической последовательности, В.М. Урусов (1988) указал на периодичность усиления и ослабления позиций дуба в составе растительности региона. Очевидно, современная эпоха является очередным периодом экспансии дуба. Его распространение — это следствие появления возможности сформировать растительную систему и управлять ее развитием. Лишь в таком контексте понятие «коренной дубняк» приобретает смысл. Вплотную к пониманию механизма растительной сукцессии подошел А.П. Добрынин (2000), который обосновал коренной характер формации дубовых лесов существованием фитоценотического ядра дубравной флоры. Однако, вероятно, он допустил серьезную ошибку, отнеся типы дубняков свежих и влажных мест обитания к устойчиво производным.

Сравнение состава растительных группировок, типичных для влажных мест обитания, показывает, что вследствие неустойчивости условий роста для них характерно повышенное разнообразие. Вместе с тем, статистический анализ выборок дает основание предполагать, что участкам высокоотравных дубняков характерен повышенный уровень фенотипического разнообразия дуба.

Распределение признаков, построенное для ППП 14, аппроксимировано нормальной кривой (рис. 5). Это означает, что произрастающие здесь деревья дуба интегрированы в систему. Другими словами, часть популяции дуба, локализованная в пределах участка ППП 14, находится в состоянии динамического равновесия.

Распределение, характеризующее состояние ценопопуляции дуба в древостое ППП 15, также аппроксимировано гауссианой (рис. 6). Однако существование двух пиков на кривой свидетельствует о появлении склонности к распаду на два адаптивных фенотипа, возникающей вследствие ненадежности процессов автооптимизации. Биологический смысл происходящего сдвига состоит в ослаблении стабилизирующего отбора.

Наконец, кривая распределения, построенного для дуба в растительной группировке ППП 16, которую из-за существования еще более четко выраженных пиков аппроксимировать гауссианой не удалось, характеризует дезинтегрированное сообщество (рис. 7).

Двухвершинный характер рядов распределения, обнаруженный в статистических моделях

ценопопуляций дуба, локализованных на ППП 15 и ППП 16, является признаком их нестационарного состояния. Причины появления пиков на кривых распределения Д-Vб и Д-Vв могут быть различными. Это и ненадежность процессов автооптимизации, и смешанный по происхождению состав ценопопуляций, и нарушения возрастной структуры древостоев катастрофическими природными явлениями или антропогенными воздействиями (бурями, выборочными рубками, пожарами, и т.д.).

Предварительный анализ устанавливает в качестве наиболее вероятной причины ненадежности автооптимизации (ослабленный стабилизирующий отбор). Факторов, способных вызвать нарушение возрастной структуры древостоев, не выявлено. Пробные площади заложены в охраняемых лесах. Материальных свидетельств выполнения каких-либо хозяйственных мероприятий после введения режима охраны и документальных сведений об их проведении нет. Во влажных дубняках нет и признаков воздействия огня. Выделившиеся субпопуляции дуба не могут быть и обособившимися группами деревьев порослевого и семенного происхождения, растущими с неодинаковой скоростью. Смешанное происхождение имеют все типы дубняков. Но двухвершинные кривые распределения появляются лишь в их влажных типах. В связи с этим феномен дифференциации древостоя на две относительно независимые группы фенотипов интерпретируется как существование локальной неустойчивости в растительном покрове.

Соответствие распределений эмпирических частот нормальному закону подтверждено тестированием. Следовательно, распад ценопопуляции дуба ППП-16 на два класса вызван биологической автооптимизацией, протекающей под внутренним контролем. Поэтому двухвершинная форма рядов распределения, построенных для ППП 15 и ППП-16 истолковывается как признак сосуществования в составе насаждений влажных типов леса двух фенотипических классов дуба, возникших вследствие выработки двух генотипических оптимумов.

Как известно, изменения в генетике популяции, ведущие к появлению двух генетических оптимумов, обеспечиваются дизруптивным отбором, который оказывается положительным для крайних генотипов и отрицательным — для промежуточных (Дубинин, 1976). Важнейшим условием доминирования этой формы отбора является высокая гетерогенность среды (Шмальгаузен, 1946; Levins 1968; Bretsky, Lorens, 1970). Поскольку во влажных местообитаниях данное

условие соблюдается, гипотезу локального увеличения генетического полиморфизма дуба в высокотравных дубняках можно считать обоснованной.

Выработка специализированных фенотипов, адаптирующая популяции видов к чрезмерно широкой амплитуде колебаний факторов среды, как правило, имеет ограниченное значение. Однако полагают, что демовая структура популяций либо десинхронизация их развития могут способствовать репродуктивной изоляции специализирующихся фенотипов, которая завершится появлением новых форм (Красилов, 1977). В конечном итоге, подтвердив повышенный полиморфизм дуба во влажных дубняках, мы получим основание отнести его к числу активно эволюционирующих видов.

Поскольку в основе стационарности генотипических параметров популяции лежит функциональное единство популяционной системы, изменение генетических параметров, происходящее в ценопопуляции высокотравных дубняков, не может оставаться явлением, изолированным в рамках влажных типов леса. Свободная миграция генов по всей системе насаждений экологического ряда вызывает нарушения системного гомеостазиса других элементарных популяций, инициируя стабилизирующий отбор и сдвиг оптимальных генных частот на новый уровень. В статистических параметрах построенных нами распределений неравновесное состояние ценопопуляций дуба проявляется в высоких значениях критерия  $\chi^2$ , причем нестационарные процессы, вызванные миграцией генов, протекают не только в подсистемах нижнего иерархического уровня.

Считается, что состояние экосистемы определяется ее положением: чем выше ее ранг в иерархической структуре биосферы, тем она устойчивее (Красилов, 1972). Результаты настоящей работы не поддерживают данной точки зрения. Необычность надорганизменной системы, сформированной дубом монгольским, состоит в том, что нестационарные процессы, вызванные миграцией генов, проявляются не только в подсистемах нижнего иерархического уровня, но охватывают всю систему верхнего уровня. В модели функционально единой популяции дуба, построенной для растительности ППП 11 – 16 суммированием распределений, мы не находим признаков совершенного гомеостазиса (рис. 9).

Распределение частот в системе верхнего иерархического уровня (надорганизменной системе), сконструированной из леспедецевого, лещинного, разнотравно-кустарникового и вы-

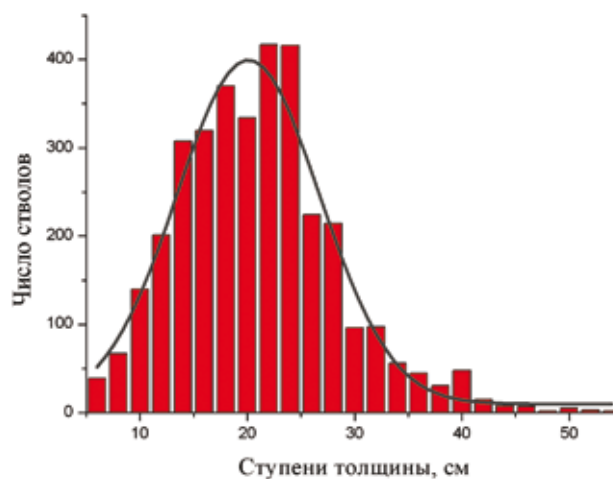


Рис. 9. Распределение деревьев по ступеням толщины в модели надорганизменной системы (ППП 11-16)

сокотравного дубняков, аппроксимировано с высоким значением коэффициента детерминации  $R^2=0,96$ . Тем не менее, критерии согласия  $\chi^2 = 956,02$  (Not significantly different) и K.-S. Dist. = 0,216 при  $P=0,002$  (Failed) опровергают гипотезу ее стационарного состояния и указывают на отсутствие равновесия. Более того, при сравнении величин  $\chi^2$  и K.-S. Dist., вычисленных для интегрированной выборки с соответствующими статистическими признаками частных выборок, выясняется, что от устойчивого состояния надорганизменная система отклоняется больше, чем каждое из образующих ее элементарных сообществ в отдельности. Исключение составляют лишь высокотравные дубняки, в ценопопуляциях которых (возможно периодически) системные связи разрываются. Однако в этом случае нарушение целостности системы в принципе отличается от неуправляемого распада сообщества, развивающегося в жестком экологическом режиме очень сухих мест обитания. Регулируемый деструктивным отбором, разрыв системных связей в ценопопуляциях влажных мест обитания имеет значение дифференциации популяций и ведет к повышению полиморфизма.

Высокий полиморфизм дуба, обусловленный гетерогенностью среды в одной из занимаемых субниш, проявляется на фоне неравновесного состояния физической среды во всем спектре занимаемых мест обитания. В горных условиях пространственно-временную неустойчивость условий создают, во-первых, пространственные градиенты факторов среды, и во-вторых, геологическая эволюция мест обитания. В неустойчивой среде ассимиляция генов, мигрирующих из влажных мест обитания на склоны, вызывает

дрейф генотипического состава популяций, способствующий изменению адаптивной нормы.

Рассматривая разнообразие современных сообществ дуба как результат перманентной адаптации его генофонда к неравновесному состоянию среды, мы вправе понимать экологический ряд дубняков не только как пространственную структуру растительного покрова, но и как ее временной ряд. Обоснованность такого подхода содержит рисунок 10.

На рисунке график средних диаметров деревьев (М) упорядочен номерами пробных площадей. Поскольку нумерация пробных площадей совпадает с градиентом увлажнения эдапов, график отражает связь среднего диаметра стволов дуба, который является основной временной функцией системы, с условиями увлажнения мест обитания, то есть с ее основным пространственным параметром.

На графике хорошо видно, что мода распределения находится на ППП 12, в лещинном дубняке. Положение моды определяет напряженность стабилизирующего отбора. В лещинном дубняке вследствие интенсивной селекции плотность популяции деревьев дуба снижена до 530 стволов на га в сравнении с 959 ств./га на ППП 11 и 630 ств./га на ППП 13. Из-за низкой плотности древостоя в лещинных дубняках относительно большая доля прирастающей биомассы направляется на прирост деревьев по диаметру. В то же время, в граничащих с ним леспедецевом и кустарниково-разнотравном дубняках, где в условиях ослабленной внутривидовой конкуренции плотность популяции дуба повышена, текущий прирост биомассы распределяется на боль-

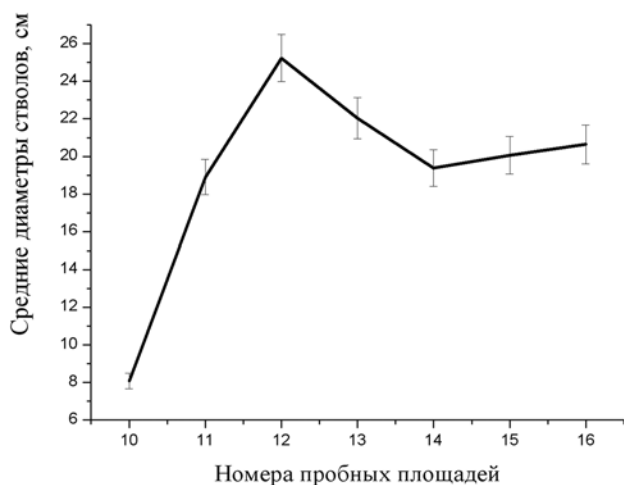


Рис. 10. Связь средних диаметров стволов

шее число деревьев. Эти выводы поддерживают результаты расчета информационной энтропии водного режима почв в соответствующих типах дубняков: в лещинном 2,58, в леспедецевом 2,41, в кустарниково-разнотравном 2,41 (Прилуцкий, 2003а; 2005). В свое время повышенный уровень энтропии в лещинном дубняке был интерпретирован как свидетельство высокой степени оптимизации фенотипа дуба.

То, что происходит с дубом в пригребневых и вершинных местах обитания, наталкивает на мысль о необходимости уточнить наши представления, касающиеся соотношения роли организменного и популяционного механизмов регулирования в динамике вида. Жизнеспособность организмов дуба и их биологическая продуктивность в этой субнише понижены до предела. Низкая величина среднего диаметра деревьев (8,07 см) и аномально высокая плотность популяции (2066 ств./га) истолковываются как признаки выхода из зоны стабилизирующего отбора. О низком уровне оптимизации фенотипа дуба очень сухих мест обитания свидетельствует и пониженная энтропия водного режима почвы (1,95). Прекращение или предельное ослабление работы механизмов внутривидового регулирования компенсируется усилением способности к межвидовой конкуренции. В конечном итоге, массивы информационно-разобщенных особей, образовавшихся за пределами экологического ареала вида краевые популяции, не только не теряет своих позиций, но и сохраняют способность к их усилению.

Хотя влажные дубняки, как и дубняки очень сухих мест обитания, расположены на периферии экологического ряда, считать ценопопуляции дуба геоморфологического комплекса долинных лесов краевыми нет основания. Средний диаметр (19–21 см) произрастающих здесь деревьев практически не отличается от средних значений диаметров, вычисленных для ценопопуляций леспедецевых и кустарниково-разнотравного дубняков (рис. 10). Очевидно, в популяциях влажных мест обитания дизруптивный и стабилизирующий отбор действуют поочередно. Первый разрывает локальную популяцию на два фенотипических класса, второй оптимизирует их наследственную структуру. Их совместное действие уменьшает плотность ценопопуляции дуба до 337 (в среднем до 438) стволов на га. В экосистеме возникает незаполненная ниша, которую заселяют другие виды.

Очевидно, флуктуации численности деревьев дуба в составе влажных типов леса, выявленные кластерным анализом, обусловлены периодич-

ностью дизруптивного отбора. Периодичность этой формы отбора может вырабатываться в результате синхронизации эндогенных процессов с динамикой экзогенных факторов среды, к примеру, с циклическими изменениями климата, сопряженными с колебаниями активности солнца. В моменты уменьшения численности ценопопуляции эдификатора снижается и интенсивность использования ею экологических ресурсов места обитания. Это означает, что во временной структуре влажных дубняков периодически возникают незаполненные экологические ниши, в которые могут входить, закрепляясь в составе сообщества, другие виды.

Управление сообществом растений осуществляют деревья, которые проходят стадию кульминации роста, то есть главные потребители экологических ресурсов. Их общим свойством является сходство размеров, и при выполнении кластерного анализа они выделяются в особый, первый класс. Контроль над сообществом деревьев первого класса осуществляют посредством ограничения свободных ресурсов. Эффективность контроля определяется плотностью заселения ступеней толщины, в которых эти деревья сконцентрированы. Поэтому отношение числа деревьев первого класса к числу ступеней, по которым они распределены, можно использовать в качестве показателя эффективности использования ресурсов ( $K$ ).

Ряд увлажнения дубняков характеризуется увеличением значения ( $K$ ) с 39 деревьев/га на участке ППП 16 до 498 деревьев/га на ППП 10. Теснота корреляционной связи ( $K$ ) с увлажнением мест обитания оценивается величиной коэффициента корреляции  $r = 0,821$ . Очевидно, в механизмах межвидовых отношений решающая роль принадлежит дизруптивному отбору, создающему свободные экологические ниши. Ослабление дизруптивного отбора ведет к повышению плотности заселения ступеней первого класса. При этом происходит сужение объема незаполненной экологической ниши и усиливается межвидовая конкуренция. В конечном итоге, это означает, что в ходе эволюции сообществ, управляемых дубом монгольским, дизруптивный отбор ослабевает, а стабилизирующий усиливается. Таким образом, постепенное исключение сопутствующих видов из состава древостоев — явление закономерное.

Однако результаты анализа выявленных связей приводят к заключению, что представление о природе межвидовой конкуренции нуждается в уточнении. Уровень доминирования эдификатора контролируется не локальной модальностью

его фенотипов, как это часто считают, а наличием неиспользуемых экологических ресурсов. В свою очередь, эффективность использования ресурсов ( $K$ ) или степень заполнения экологической ниши (или даже ее наличие) зависит от гетерогенности (устойчивости) среды.

Поскольку в дубняках стабильность экологических факторов возрастает от влажных мест обитания к сухим постепенно, связь ( $K$ ) с увлажнением среды близка к прямолинейной. На это указывает высокая теснота зависимости между данными параметрами, оцененная величиной коэффициента линейной корреляции  $r = 0,821$ . Следовательно, распределение дуба по градиенту напряженности ведущего фактора условий роста было бы правильным описывать не двускатной кривой, а арифметической прогрессией. Сукцессия, протекающая в соответствии с вышеописанными принципами организации растительности, вела бы к минимуму доминирования дуба во влажных типах леса. По мере продвижения в более сухие условия его участие в составе сообществ возрастало бы, достигая максимума в очень сухих дубняках. Иными словами, предлагаемая модель экологического ряда дуба монгольского хорошо согласуется с реальностью, а поэтому нет необходимости в привлечении привходящих факторов, к примеру, пожаров, для объяснения расхождения теоретических посылок и эмпирических данных.

Развиваемые выше положения приводят к выводу, что экологический ряд дубняков — это не искусственная конструкция, а вектор адаптивной эволюции вида, который совпадает с градиентом увлажнения среды. Обеспечивая глубокую специализацию к физическим условиям ареала, эволюционные перестройки превращают дуб в эдификатор растительных сообществ, в состав которых он входит.

#### Заключение

Статистический анализ данных таксации серии древостоев дуба подтверждает выводы, ранее полученные при изучении работы его функциональных систем. Можно считать доказанным, что в лесных дубняках жизнедеятельность дуба монгольского протекает в стационарном режиме, в то время как в периферийных частях ряда, в ценопопуляциях рододендроновых и высокоствольных дубняков, существует сильная неустойчивость. Но если в прошлом эта закономерность была установлена для организменного уровня, то теперь данное положение распространено на популяционный уровень метасистемы.

В растительном покрове территории, занятой в настоящее время коренными дубняками,



организованные структуры появились на рубеже третичного—четвертичного периодов. Это была эпоха, когда для одного из членов древнего растительного сообщества — дуба монгольского, — открылась возможность повысить свой организационный уровень. Причиной адапциогенеза, вызвавшего самоорганизацию его популяций, послужило произошедшее в это время изменение климата. В условиях пересеченного рельефа уменьшение количества осадков увеличило контрастность увлажнения мест обитания. Резкое похолодание, сопровождавшее усиление сухости климата, активизировало процессы выветривания коренных пород, ускорив эволюцию эдафотопов. Поскольку увеличению градиентов ведущего фактора среды в пространстве сопутствовало появление его градиента во времени, растительная сукцессия приобрела характер гологенеза.

Очевидно, появление организованных структур в растительном покрове связано с усилением ценотической роли какого-либо из членов сообщества непосредственным образом. Во всяком случае, формация дубняков возникла в итоге перестроек, повысивших уровень организации популяций дуба на всех уровнях иерархии. Прогрессирующее укрепление позиций дуба в сообществах происходило за счет сужения экологических ниш других видов, что вело к снижению разнообразия растительности. Таким образом, макроэволюционная самоорганизация дубняков — это процесс вовлечения информации, которая рассеяна в среде, в онто- и филоценогенез. В конечном итоге пространственно-временное структурирование популяции завершилось формированием надорганизменной системы, состоящей, как минимум, из двух (или трех) относительно самостоятельных подсистем.

Наиболее важная, и возможно, наиболее древняя из них — локальная ценопопуляция влажных местообитаний (Д-V), свойственных геоморфологическому комплексу долинных типов леса. В настоящее время — это нестационарная термодинамическая система с открытым информационным стереотипом, которая функционирует в неравновесной (гетерогенной) среде и сама находится вдали от равновесия. Адаптируясь к колебаниям экологических факторов среды, ценопопуляция (Д-V) оптимизирует здесь свое состояние, превращая периодичность внешней среды во внутренние ритмы. Иными словами, извлекая информацию из внешней среды, она усваивает ее и превращает во внутреннюю информацию. Поступление несистемной информации порождает в подсистеме внутреннюю неустойчивость, вслед

за чем подсистема бифуркирует в две новые, уже устойчивые, ветви. Обмен информацией с другими подсистемами происходит, по всей вероятности, также в периодическом режиме.

Комплекс ценопопуляций свежих и сухих местообитаний (Д-II, Д-III и Д-IV), характерных для геоморфологического комплекса склоновых типов леса, представляет собой локальную термодинамическую систему, приближающуюся к стационарному состоянию. Тенденция к достижению стационарного состояния в полной мере реализуется в ценопопуляции лещинного дубняка (Д-III), которая обладает модальностью по отношению к ценопопуляциям граничащих с ним типов дубняков. Ее информационный стереотип для прямого усвоения информации из физической среды закрыт. О динамике внешней среды его информируют миграции, прежде всего поток генов из ценопопуляции геоморфологического комплекса долинных типов леса. В функционально единой системе склоновых ценопопуляций дуба элементарная популяция лещинных дубняков, стационарная во времени и пространстве, играет роль управляющего звена. Именно она производит отбор, ассимилирует и хранит информацию, поступающую в надорганизменную систему в течение всего времени ее существования. Следовательно, функционально лещинные дубняки представляют собой информационный блок надорганизменной системы формации дубняков.

Условия возникновения и существования ценопопуляций геоморфологических комплексов долинных и склоновых типов леса не идентичны. Продолжительность существования ценопопуляций долинных мест обитания, открытых для обмена информацией с внешней средой, а потому пластичных, фактически ничем не ограничена. Что касается комплекса ценопопуляций склоновых мест обитания, то эта надорганизменная система частично закрыта и, следовательно, обладает нормой реагирования. Возможность выживания такой системы в непостоянной среде регламентируется скоростью происходящих изменений. Очевидно, распады формации дуба происходили в периоды, когда скорость изменения климатических условий превышала критический уровень. В стабильные периоды протекала восстановительная сукцессия.

Чистые или почти чистые древостои дуба очень сухих мест обитания (Д-I), типичные для геоморфологического комплекса пригребневых и вершинных типов леса, в настоящее время не могут быть признанными одной из субпопуляций единой популяционной системы. Наруше-

ние генеративного процесса ставит под сомнение генетическое единство группировки дуба рододендроновых дубняков, а результаты статистического анализа подтверждают эту гипотезу. Можно предположить, что отклонение условий от нормальных вызывает здесь деградацию генов, активных на поздних стадиях онтогенеза. Задержка развития ведет к упрощению организации и появлению примитивных признаков, причем в условиях генетической изоляции длительные модификации могут приобретать необратимость. Очевидно, на современном этапе гологенеза прибрежные и вершинные места обитания выполняют функцию рефугиумов, где ввиду слабости стабилизирующего отбора, генофонд дуба накапливает мутации. Однако прогрессирующее улучшение условий роста, обусловленное эволюцией эдафотопов, рано или поздно приведет к восстановлению нормального репродукционного процесса у произрастающих здесь деревьев. Направление дальнейших реорганизации популяционной системы будет обусловлено прекращением генетической изоляции или, напротив, выработкой изолирующих механизмов.

Таким образом, коренная формация дуба монгольского — это совокупность экологических рядов мезо- и ксерофитных видов растений, распространенных на юге Дальнего Востока в зонах с лимитированной влагообеспеченностью. Основу каждого ряда составляет функционально единая система локальных популяций дуба монгольского (ядро надорганизменной системы). Причиной появления организованности в растительном покрове стал переход среды в состояние, далекое от термодинамического равновесия. Для ядра надорганизменной системы, как и для любой диссипативной структуры, характерны все типы процессов самоорганизации: колебательные процессы, пространственная организация, пространственно-временное структурирование. От упрощенных термодинамических систем надорганизменную систему отличает двухуровневый принцип организации, обусловленный функциональной специализацией подсистем. Открытая подсистема Д-V, находясь в термодинамическом нестационарном состоянии, усваивает информацию из окружающей среды. Частично закрытая подсистема Д-III, достигнув стационарного неравновесного состояния, осуществляет отбор информации и ее хранение. Данный принцип организации дает основание отнести надорганизменные растительные системы (экологические ряды) к классу систем с подкачкой, функционирующих в режиме с обострением.

## Л и т е р а т у р а

*Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. — Л.: Наука, 1983. — 248 с.

*Добрынин А.П.* Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, география, происхождение). — Владивосток: Дальнаука, 2000. — 260 с. (Тр. Ботан. садов ДВО РАН. Т. 3).

*Дубинин Н.П.* Общая генетика. Изд. 2-е. — М.: Наука, 1976. — 572 с.

*Ефимов Н.В.* Справочник таксатора. — Хабаровск, 1955. — 132 с.

*Железников Ю.Ф.* Величина транспирационных коэффициентов в средневозрастных дубняках южного Приморья // Водоохранно-защитное значение леса: Материалы Всесоюз. конф. 15–19 окт. 1974 г. — Владивосток, 1974. — С. 55–56.

*Железников Ю.Ф.* Структура фитомассы средневозрастных дубняков Южного Приморья // Экология дуба монгольского в Приморье. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 21–29.

*Колесников Б.П.* Кедровые леса Дальнего Востока. Тр. ДВ СО ФАН СССР. Сер. бот. — Т. II (IV). — М.: Л., 1956. — 262 с.

*Красилов В.А.* Палеоэкология наземных растений. — Владивосток, 1972. — 207 с.

*Красилов В.А.* Эволюция и биостратиграфия. — М.: Наука, 1977. — 256 с.

*Орехова Т.П.* Некоторые особенности углеродного обмена дуба монгольского в условиях различной влагообеспеченности // Экология дуба монгольского в Приморье. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 62–66.

*Пригожин И., Стингерс И.* Порядок из хаоса. Новый диалог человека с природой. Пер. с англ. — М.: Эдиториал УРСС, 2000. — 312 с.

*Прилуцкий А.Н., Железников Ю.Ф.* Влияние почвенного увлажнения на продуктивность дубняков Приморья // Водоохранно-защитное значение леса. Матер. Всесоюз. конф. 15–19 октября 1974 г. — Владивосток, 1974. — С. 61.

*Прилуцкий А.Н.* Водный режим почв дубняков южного Приморья Влагооборот и микроклимат лесных биогеоценозов. — Владивосток, 1980. — С. 10–22.

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

*Прилуцкий А.Н.* Особенности сезонного ритма модельной формации дуба монгольского // Интродукционные центры Дальнего Востока России: Матер. первой отчётной сессии регионального Совета ботанических садов Дальнего Востока, 10–11 октября 2001 г., Владивосток. —

Владивосток: Дальнаука, 2002а. — С. 118–126.

*Прилуцкий А.Н.* Эволюционные и экологические аспекты ритмической структуры дубняков // Интродукционные центры Дальнего Востока России: Матер. первой отчётной сессии регионального Совета ботанических садов Дальнего Востока и Восточной Сибири, 10–11 октября 2001 г., Владивосток. — Владивосток: Дальнаука, 2002б. — С.127–142.

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

*Прилуцкий А.Н.* Горный экологический ряд увлажнения: причины появления и динамика // — Вестник ДВО РАН. 2004. — № 4. — С. 53–62.

*Прилуцкий А.Н.* На пути к культурфитоценологии // Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2005. № 4. С 77-86.

*Прилуцкий А.Н.* Явления самоорганизации в сообществах дуба монгольского // Комаровские чтения. — Владивосток: Дальнаука, 2006. — Вып.52. — С.188–198.

*Самарский А.А., Галактионов В.А., Курдюмов С.П., Михайлов А.П.* Режимы с обострением в задачах для квазилинейных параболических уравнений. — М.: Наука, 1987.

*Сочава В.Б.* Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. Ботаника, 1944. — № 1. — С. 3–18.

*Уоллес А.Р.* Естественный отбор. — СПб., 1878.

*Урусов В.М.* Генезис растительности и рациональное природопользование на Дальнем Востоке. — Владивосток, 1988. — 356 с.

*Урусов В.М.* Сосны и сосняки Дальнего Востока. — Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН. Научный совет «Комплексные проблемы охраны окружающей среды и рационального использования природных ресурсов». 1999. — 385 с.

*Федоров В.Д.* Особенности организации биологических систем и гипотеза «вспышки» вида в сообществе // Вестн. МГУ. — Сер. биол., почвовед., 1970. — № 2. — С. 71–81.

*Хоментовская И.Г., Прилуцкий А.Н.* Характеристика пигментного комплекса дуба монгольского в различных экологических условиях // Экология дуба монгольского в Приморье. — Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1981. — С. 42–61.

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

*Химмельблау Д.* Анализ процессов статистическими методами. Пер. с англ. — М.: Изд. Мир, 1973. — 957 с.

*Becking L. G. M.* Notes on the determined and the undetermined in biology // Acta Biotheor., 1946. — V. 8. — P. 18–41.

*Bretsky P. W., Lorenz D. W.* An essay on genetic-adaptive strategies and mass extinctions // Bull. Geol. Soc. Amer., 1970. — Vol. 81. — P. 2079–2089.

*Levins R.* Evolution in changing environments. — Princeton: Princeton Univ. Press, 1968. — 120 p.

*MacArthur R. H.* Geographical ecology: patterns in the distribution of species. — N.Y., 1972.

*Stehli F. G.* A test of the Earth's magnetic field during Permian time // J. Geophys. Res., 1970. — Vol. 75, № 17. — P. 3325–3342.

### **Ecological sequence of oak forests as an over-organismic system distributed in space**

A.N. Prilutzkii, B.V. Popkov, V.M. Mikhalin, M.I. Fisenko

*Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok*

**Key words:** approximation, selection, population, distribution series, self-organization, system, phenotype, ecological sequence.

There have been made an attempt to present ecological sequence of oak forests as a disbalanced system. Hypothetical vegetation system was formed of 7 local coenotic populations of Mongolian oak (*Quercus mongolicus*). It includes stands of very dry (D-I), dry (D-II), moist (D-III and D-IV), and wet (D-V) habitats. Habitat moisture gradient plays a role of self-organization factor. The authors studied trees distribution by thickness grades. Statistic analysys is a main method of studies. The sets made of data from forest stand valuation are analyzed with *Origin 61* and *SigmaStat 3Demo* programs.

When approximating distribution series of trees in coenotic populations D-II, D-III and D-IV by thickness grades of normal curve, we got the evidence of involvement of the stands from central part of ecological sequence in self-organization process. Testing in *Normality Test* subprogram showed that modal element of ecological sequence (D-III) reached stationary steady (balanced) state. Stabilizing selection plays the critical role among all mechanisms which lead coenotic populatons to the steady state.

We did not succed to aproximate dostributions D-I and D-V by normal curve. Coenotic population D-V functions in disbalanced (heterogeneous) environment and itself is far from equilibrium. Strengthened disruptive selection forms here two rather independent coenotoc ppulations of oak. In the edge population D-I, exponential frequence distribution demonstrates lack of genetic unity in the oak groupings.

III. 10. Tabl. 1. Bibl. 33.