

Самоорганизация древесных ценозов

Н. А. Василенко © 2012



Наталья Александровна Василенко

Кандидат биологических наук, участница и организатор многих ботанических экспедиций по Дальнему Востоку и Забайкалью, зав. лабораторией экспериментальной фитоценологии Ботанического сада-института ДВО РАН. Область научных интересов: экспериментальная фитоценология, лесоведение, пространственная структура древостоев, зеленое строительство и ландшафтная архитектура, экологическое образование.

botantehnot@yandex.ru

"Прежде всего нет смысла говорить о противопоставлении часть - целое. С целым как таковым мы не имеем дело. Какой бы детальный архетип мы не приняли, он не будет составлять целого, но лишь какую-то его часть (аспект). В этом смысле мы не можем оперировать с целым, которое остается в области трансцендентного и доступно лишь созерцанию, интуитивному восприятию, откровению"

С. В. Мейн

Василенко Н.А.

Самоорганизация древесных ценозов. Владивосток: Дальнаука, 2008. 171 с.

В книге анализируется формирование и развитие в процессе динамики древостоя различных ценологических групп деревьев, отличающихся по диаметру. Выявлены особенности пространственного размещения деревьев в фитоценозах, в фитогенных полях соседей деревьев. Используются оригинальные методы, позволяющие уловить пространственный ритм внутри каждого древостоя. Книга написана на материалах, собранных на постоянных пробных площадях в разных типах лесов российского Дальнего Востока.

Рассчитана на геоботаников, экологов, работников заповедников и специалистов лесного хозяйства. Ил. 120, библи. 171.

Vasilenko N.A. Self-organization of forest coenoses. - Vladivostok: Dalnauka, 2008. - 171 p.

The monograph is devoted to the issue about various tree groups formation and development as well as features of spatial distribution of

trees in plant communities. The book is based on original materials of long-term research on the constant plots located in different nature reserves and various forest types. The constant plots are distributed and treated by inform technique that makes possible to compare the received results the issue of the stand functional elements formation. The numerous data show that in various stands division of coenotic population of dominants and edificators on discrete groups by diameter can be assumed as a process of self-organizing of plant community as a whole. One of the chapters of the books studies peculiarities of spatial tree distribution in the forest. It is shown that within every stand, specific spatial rhythm is maintaining together with the formation of the inherent order of functional part.

The book is intended for geobotanists, ecologists, employees of nature reserves and forestry experts. Ill. 120, bibl. 171, suppl. 1

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение

Глава 1. Растительный покров в рамках синергетической парадигмы

Глава 2. Ценоотические группы деревьев и их роль в процессе самоорганизации

2.1. Социальная структура древостоев с малым числом элементов и малой долей участия

2.2. Социальная структура многокомпонентных и разновозрастных древостоев

Глава 3. Формирование и развитие ценоотических групп деревьев, образующих древостой

3.1. Закономерности отпада деревьев в разных ценоотических классах

Глава 4. Анализ пространственного размещения деревьев в фитоценозе

4.1. Пространственная структура нарушенных и неустойчивых древостоев

4.2. Пространственная структура ненарушенных и устойчивых древостоев

Заключение

От ответственного редактора

Литература

Приложение. Фотографии ландшафтов и

TABLE OF CONTENTS

Introduction

Chapter 1. Vegetation cover within the framework of synergetical paradigm

Chapter 2. Coenotic tree groups and their role in the process of self-organization

2.1. Social structure of stand with small number of elements and small share of their participation

2.2. Social structure of polycomponent and all-aged stands

Chapter 3. Dynamics of formation and development of the stand-forming coenotic tree groups

3.1. Regularities in trees mortality in different coenotic classes

Chapter 4. Analysis of spatial distribution of trees in plant community

4.1. Spatial structure of disturbed and unstable stands

4.2. Spatial structure of undisturbed and stable stands

Conclusion

Editor's Notes

References

От ответственного редактора

Монография Н.А. Василенко посвящена сложной проблеме самоорганизации древесных фитоценозов. На огромном фактическом материале автор показала, что распределение особей деревьев разной толщины (а следовательно, и разной ценогической мощности) в пределах растительного сообщества относительно друг друга может быть неслучайным. Чаще всего такие неслучайности обнаруживаются в выработанных коренных фитоценозах, в то время как в ценозах серийных и пионерных такие закономерности отсутствуют или едва уловимы. Для доказательства этого факта автор использует серию оригинальных методов, в том числе и методы статистического анализа. Используемый ею метод накопления частот встречи условно подчиненных деревьев в фитогенных полях деревьев лидеров заслуживает большого внимания исследователей и дальнейшего совершенствования.

В конце XX столетия фитоценология, в том числе и лесоведение, зашли в теоретический и методический тупик. Идеи, заложенные в основу этих наук еще в конце XIX в., к этому времени оказались исчерпаны, а новых не появилось. Надежды 50-60-х годов прошлого века на то, что толчок к развитию фитоценологии даст математическая статистика, не оправдались. С помощью точных методов удалось лишь подтвердить некоторые постулаты, которые были сформулированы фитоценологами 100 лет назад, не прибегая к статистике.

Пересмотр ряда основных теоретических положений фитоценологии и всей геоботаники начался в конце 80-х годов XX в. Отдельные исследователи усомнились в правильности ряда аксиом геоботаники и начали «штурм ортодоксальной цитадели». Помню, как сложно было опубликовать тогда в журнале статью с выводами, противоречащими положениям «классической» геоботаники. Но тем не менее, такие статьи иногда в журналах и сборниках выходили, факты накапливались, и в 1990-е годы стали появляться работы с попытками сформулировать принципы новой теории растительного покрова. Эти принципы отвергало старшее поколение геоботаников, но приходила молодежь и подхватывала эти идеи.

В начале нового века ушли из жизни геоботаники – строители ортодоксальной теории растительности, постарели и те исследователи, которые начинали раскачивать основы ортодоксальной геоботаники. Появились их ученики, подхватившие новые идеи и развивающие их дальше. Монография Н.А. Василенко является доказательством этого. В этой монографии положения не просто постулируются (это свойственно любой ортодоксальной теории), а тщательно проверяются на фактическом материале. Автор не вступает в бессмысленные схоластические полемики с классиками, а идет от его величества факта. А фактов в книге очень много. Прослежена динамика древостоев на десятках постоянных пробных площадей, заложенных в разных типах леса и в разных регионах Дальнего Востока и Восточной Сибири. Умелое использование возможностей ПК, оригинальные программы анализа конкретных статистических распределений особей в ценопопуляциях многих видов в разных фитоценозах позволили установить, что система фитоценоз обладает свойством самоорганизации. Одним из условий самоорганизации является нахождение системы в точке бифуркации, когда появляется множество возможных выходов системы из неравновесного состояния.

К сожалению, из монографии остается неясно, почему система из множества возможных выходов в точке бифуркации выбирает самый оптимальный, приводящий к повышению ее (системы) негэнтропии. Но это не беда автора монографии, ответ на этот вопрос наукой пока не найден. Возможно, Наталья Александровна сможет найти на него ответ в своих последующих исследованиях и расскажет об этом в статьях и монографиях.

Монография Натальи Александровны будет интересна всем, кто пытается строить и развивать новую теорию растительного покрова: геоботаникам, фитоценологам, экологам, лесоведам. Много полезного в ней найдут преподаватели геоботаники и экологии в вузах, а также любознательные студенты.

Издание монографии в интернете, в отличие от бумажного издания, делает ее доступной для неограниченного количества читателей. Хочется надеяться, что все молодые исследователи последуют примеру Н.А. Василенко и станут помещать свои работы (статьи и монографии) в сети интернет. К сожалению, Академия наук все еще тормозит этот процесс, считая публикации в интернет третьестепенными по сравнению с бумажными изданиями. "Бухгалтерский учет" научных публикаций делает свое черное дело – тормозит развитие науки, как только может. А истинная наука – это не учет

статей и монографий чиновниками от науки, а обмен мнениями, фактами, теориями и гипотезами самих ученых.

А. В. Галанин

ВВЕДЕНИЕ

Самоорганизация – это наиболее очевидная особенность биологических систем и заключается она в том, что системы способны к образованию и развитию сложных упорядоченных структур. Любой эволюционный процесс выражен чередой смен оппозиционных качеств - условных состояний порядка и хаоса в системе, которые соединены фазами перехода к хаосу (гибели структуры) и выхода из хаоса (самоорганизации). Развитие системы происходит за счет внутренних механизмов, в результате процессов самоорганизации и (или) за счет внешних управляющих воздействий (Аршинов и др., 1994; Буданов, Мелехова, 1999).

Изучение процессов самоорганизации растительных сообществ как части более сложных систем – биоценозов и биогеоценозов - является одним из основных вопросов фитоценологии. Для растительного сообщества, так же как и для всех открытых нелинейных систем, характерны устойчивость относительно внешних воздействий, самообновляемость, возможность к самоусложнению, росту, развитию, согласованность всех составных частей. Изучая сложные самоорганизующиеся системы, необходимо делать акцент на внутренние свойства как на источник саморазвития и познавать функционирования элементов. Например, благодаря дискретности жизни и эколого-биологической неравноценности особей растений, даже на совершенно однородном участке формируется неоднородная система, микроструктура которой обеспечивает более оптимальный ход биогеохимического процесса экосистемы в целом (Галанин, 1989).

Устойчивость является одним из ключевых свойств сообществ. Это состояние в существовании сообщества достигается, с одной стороны, разнообразием входящих в его состав членов, с другой, - наибольшей их приспособленностью как друг к другу, так и к условиям существования. Видовое и ценотическое разнообразие приводят к более устойчивому положению растительного сообщества, позволяя ему существовать длительное время в состоянии равновесия. Сообщество сохраняет свою уникальность, то есть чем-то отличается от других таких сообществ, и сохраняет эти отличия во времени. Поддержанием такого состояния природа демонстрирует нам не просто более высокую степень, а совсем другой уровень сложности. Решения, которые нашла природа за миллионы лет, являются оптимальными, а попытки перекармливания природы в угоду человеку приводят к появлению систем, энергетическая эффективность которых в конечном счете ниже природной (Баранцев, 2003).

Одним из элементов, составляющих растительное сообщество, является древостой, структура которого в основном определяют всю структуру лесного фитоценоза. В естественных древостоях наблюдается более широкая амплитуда различий растений по генетическим и фенотипическим признакам, что проявляется в разной индивидуальной силе роста и дифференциации деревьев, сопровождающейся отпадом слабых экземпляров и являющейся основой устойчивости всего фитоценоза. В результате дифференциации особей древостоя в ценопопуляции возникают разные совокупности (группы) деревьев по толщине. Динамика лесного фитоценоза и процесс дифференциации его элементов определяются также и характером их размещения на площади относительно друг друга. Анализ структурных образований коренных и производных насаждений дает большую информацию о природе изучаемого леса и ее подлинном разнообразии. Используемый нами метод достаточно полно отражает ценотическую структуру сообщества.

Целью нашей работы было изучить закономерности формирования и развития различных ценотических групп деревьев, отличающихся по морфологическим показателям, а также особенности их пространственного размещения и динамику, что позволило бы выявить общие закономерности процесса самоорганизации древостоя как основного процесса лесной экосистемы.

Материалом для написания этой монографии послужили исследования, проведенные автором в процессе экспедиционных работ в период с 1997 по 2005гг. С 1997 по 2005гг. исследования проводились на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника совместно с А.В. Галаниным, А.В. Беликович, Е.А. Пименовой; при участии Г.П. Аверковой, А.И. Недолужко, А.В. Недолужко, Т.А. Кузнецовой, А.Г. Киселевой. Исследования проводились при поддержке гранта Комитета по экологии и природным ресурсам, в рамках раздела № 9 Госпрограммы по биоразнообразию в 1997-1999гг.; гранта ДВО РАН «Выявление упорядоченности в пространственной структуре древостоев в лесах юга

Дальнего Востока» в 2002-2003гг. и гранта ДВО РАН «Моделирование пространственной структуры смешанных широколиственно-хвойных лесов юга Дальнего Востока» в 2004-2005гг.

На территории заповедника «Бастак» исследования проводились в 2002г., совместно с П.В. Крестовым и А.П. Добрыниным. На территории Лазовского заповедника исследования проводились в 2005г., при участии И.А. Галаниной и Л.С. Яковченко. Исследования проводились при поддержке гранта ДВО РАН «Моделирование пространственной структуры смешанных широколиственно-хвойных лесов юга Дальнего Востока».

На территории Сохондинского биосферного заповедника исследования проводились в 2005г., при участии Л.С. Яковченко, при поддержке Программы комплексных исследований бассейна реки Амур (Программа ДВО РАН).

На острове Сахалин исследования выполнены в 2005г. совместно с А.В. Галаниным; при участии В.А. Галанина и А.В. Недолужко. Исследования проводились при поддержке гранта ДВО РАН «Экспедиция ботанического сада-института ДВО РАН на Сахалин».

Изучение динамики процесса формирования и развития ценоотических групп деревьев по толщине было бы невозможно без наличия систем постоянных пробных площадей, которые существуют на территории Сихотэ-Алинского и Сохондинского биосферных заповедников. Существование систем постоянных пробных площадей стало возможным благодаря работам И.А. Флягиной в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике и А.В. Галанина и А.В. Беликович в Сохондинском биосферном заповеднике. Это огромный массив первичных данных, благодаря которому можно проследить судьбу отдельных фитоценозов, ценопопуляций и отдельных особей деревьев в течение нескольких десятилетий, в отдельных случаях начиная с 1953г.

Компьютерная программа TreeSta 1.1, для выявления пространственного ритма в размещении ценоотических групп деревьев была написана И.В. Недолужко (лаб. спутникового мониторинга ИАПУ ДВО РАН). Автор выражает огромную благодарность всем, кто оказывал помощь и содействие в проведении исследований и сборе материалов, а также работникам заповедников, благодаря труду которых сохранились массивы леса, в которых заложены постоянные пробные площади.

Глава 1

РАСТИТЕЛЬНЫЙ ПОКРОВ В РАМКАХ СИНЕРГЕТИЧЕСКОЙ ПАРАДИГМЫ

Смена парадигм в любой науке происходит благодаря обновлению взглядов и методов, которые позволяют получать результаты, ведущие к новым теориям. Появление новых идей и новое понимание традиционных проблем в рамках той или иной науки происходит благодаря накапливающимся годами новым знаниям, не укладывающимся в рамки старых концепций. Многие научные мысли были не закончены из-за недостаточности накопленных знаний или несвоевременности их высказывания.

Грядущий век – это век междисциплинарных исследований. Переход к эволюционной парадигме сейчас связывают с новым осознанием роли человечества в мире в целом. Потребительское отношение человека к окружающему миру, желание потреблять и управлять процессами, происходящими в природе, сменяются желанием созерцать, понимать и создавать. Если дальнейшее видение места человека в окружающем мире будет развиваться в плане наблюдения и гармонии с природой, то вероятно, многие цивилизационные и экологические кризисы можно будет избежать.

Синергетика занимается изучением систем различной природы, состоящих из большого числа частей, компонент или подсистем, т.е. деталей, сложным образом взаимодействующих между собой тем или иным способом. Синергетическая парадигма исходит из идей единства и системной организации всего мира, а также наличия общих законов развития всех материальных объектов и систем, нелинейности и необратимости процессов, протекающих на всех уровнях бытия. Синергетика объясняет, почему в процессах самоорганизации образуются структуры (и именно такие). Кроме того, она раскрывает тот факт, что все структуры имеют эволюционный характер, т.е. представляют собой определенные стадии развертывания процессов (Буданов, 1999). Изучением открытых систем занимаются многие науки, имеющие свои методы, в том числе и фитоценология, объектом изучения которой является растительный покров (Миркин, Розенберг, 1978; Ипатов, Кирикова, 1999).

В каждой науке существует несколько подходов к изучению систем. В одних случаях мнение о структуре в целом составляют через изучение отдельных частей. Другие изучают систему как единое целое, указывая на невозможность существования частей отдельно друг от друга без их

взаимодействия. Но можно предположить, что оба подхода имеют право на жизнь. Иногда детерминистский подход бывает просто необходим, например, при изучении функциональных частей системы, каждая из которых несет свои определенные функции в общей работе системы.

Растительный покров - это один из компонентов в структуре биологической системы более высокого уровня - биосферы. Биосфера как глобальная экосистема является обычной незамкнутой термодинамической системой. Основная цель биосферы суши, по всей вероятности, состоит в том, чтобы обеспечить как можно большую степень замкнутости биологического круговорота, захватив в него как можно больше подвижных химических элементов, которым в противном случае угрожает вынос за пределы конкретной экосистемы (Галанин, 1982).

Одна из характеристик биосферы – негэнтропия. Поступая из внешней среды, она является мерой разнообразия и упорядоченности, которые образуются на планете в результате эндогенных процессов. Благодаря негэнтропии каждая экосистема характеризуется своим термодинамическим потенциалом, определяемым ее неоднородностью и неравновесием ее компонентов относительно внешней среды. Понятие «термодинамический потенциал» в экологии пока используется очень редко, чаще используется понятие «эдафический потенциал». Эдафический потенциал экосистемы определяется характером почвы, составом подстилающих почву материнских пород, положением в макро- и мезорельефе, характером микрорельефа и, в связи с этим, характером фито- и зооценоза.

Важной характеристикой растительного покрова, так же как и систем любой природы, является нелинейность происходящих в нем взаимодействий. Она выражается в том, что будущая структура этой системы не predetermined; в ходе развития, находясь в неустойчивом состоянии, она выбирает наиболее оптимальный путь и оптимальную форму самоорганизации, характеризующуюся определенной структурой и порядком элементов. Для растительного покрова одной из таких структур является распределение видов конкретной флоры по конкретным местообитаниям на ландшафтно-экологическом уровне, а также возникновение определенного набора функциональных частей внутри каждого растительного сообщества.

Что касается элементов, то в процессе эволюции каждый вид растения выработал свою «стратегию жизни». Это выражается в способности входить в состав то большего, то меньшего числа типов фитоценозов, занимая в них различное положение. Возникли виды, способные в благоприятных для них условиях доминировать и оказывать большое средообразующее влияние, а также виды, способные доминировать, не влияя существенно на среду, и виды, не способные доминировать, занимающие второстепенное положение в фитоценозах (Работнов, 1992). Эти типы стратегий и приспособлений дают возможность одним растениям разных видов обитать совместно друг с другом и с организмами животных, грибов и микроорганизмов, а другим растениям нет. Все это необходимо для достижения равновесия растительности и среды, но равновесие в реальном растительном покрове никогда не бывает полным, так как экологическая система ландшафтного района постоянно выводится из равновесия разными факторами и разными способами: изменением климата, деятельностью человека, заносом новых видов растений и животных и т.д. Такое состояние неравновесности в системе в синергетике принято называть точкой бифуркации. Из этого состояния неустойчивости система выбирает оптимальный для нее путь развития. Для растительного сообщества стремление к наиболее устойчивому состоянию иногда достигается путем изменения его исходной структуры.

Выбор стратегии поведения предполагает существование целей, которые стремится достичь система. «Аттрактором», или целью для системы, является весь возможный набор элементов и относительно устойчивых состояний, которые могут реализоваться в зависимости от тех или иных начальных условий (Князева, Курдюмов, 1994). Считается, что стратегической целью биологических систем является стремление к выживанию самим или способствованию выживанию систем вышестоящего уровня (Миркин, Розенберг, 1978). Это достигается путем подбора подходящих компонентов экосистем, например, для фитоценозов – это, в первую очередь, отбор видов из как можно большего числа потенциальных претендентов, а не только видов, способных сформировать на данном участке биогеохимически оптимальный фитоценоз. Благодаря этому при изменении условий местообитания видовой состав фитоценоза может быстро изменяться. Это важно при любом изменении термодинамического потенциала местообитания.

Определенный доступный сообществу видовой состав для каждой конкретной экосистемы является «аттрактором» или экологическим потенциалом конкретной флоры. Если фитоценоз выведен из равновесного состояния, то он становится открытым относительно этого потенциала. Такой подбор видов в фитоценозы происходит поэтапно в ходе сукцессии и является эколого-ценотическим процессом, процессом биогеохимической настройки экосистем, их биогеохимической оптимизации (Сукачев, 1928; Галанин, 1982; Селедец, Пробатова, 2007). Самыми оптимальными с точки зрения устойчивости являются многовидовые сообщества. В отличие от одновидовых у них существует

больше путей решений; будучи выведены из состояния равновесия, они быстрее перестраивают свою биогеохимическую работу и возвращаются в состояние, близкое к исходному, либо полностью меняют свою структуру для достижения нового равновесного состояния. Такие многокомпонентные системы отличаются еще и наличием большего числа ценоэлементов во внутренней структуре сообщества, но это уже относится не к таксономическому, а к ценотическому разнообразию системы.

Чем больше у системы степеней свободы, тем более она способна к «самоподтягиванию» и самоусложнению, повышению уровня упорядоченности. Неравновесность и нестабильность системы, наличие в ней множества точек бифуркаций далеко не всегда ведут к ее разрушению. С точки зрения синергетики состояние хаоса не является чем-то вредным и абсолютно разрушительным, так как в это время система выбирает различные варианты самоорганизации и останавливается на более оптимальном. Иногда отношению понятий “хаос” и “порядок” придается самодостаточный смысл, причем не только в синергетике. Однако в природе нет абсолютного хаоса и абсолютного порядка. Мера упорядоченности (или хаотичности) может возрастать по какому-либо показателю за счет снижения меры упорядоченности (или хаотичности) по другому показателю (Князева, Туробов, 2002).

«Порядком» для экосистемы является поддержание биологического круговорота в таком состоянии, чтобы вещество возвращалось обратно к растениям почти полностью и почти полностью включалось ими в новый цикл круговорота, а не рассеивалось за пределами экосистемы (May, 1976; Breymeyer, 1979; Галанин, 1989; Работнов, 1998). Упорядоченность в растительном покрове носит сложный многоуровневый характер и реализуется как в пространстве, так и во времени в виде определенного набора состояний и существовании различных элементов во внутренней структуре.

Неустойчивые динамические системы являются весьма податливыми и чрезвычайно чувствительными к внешним воздействиям. Благодаря этому развивающаяся структура характеризуется возможностью перейти в одно из очень большого числа допустимых равноправных состояний (Лоскутов, 1990). Если имеют место малые возмущения начальных условий, то поведение такой системы иногда можно предсказать, зная начальное распределение элементов. В противном случае процесс может быть описан только вероятностным образом. Это правило применимо и для биологических систем, в том числе и для растительного покрова (Сукачев, 1954; Миркин, Розенберг, 1978).

Растительный покров является скорее процессом, нежели объектом, и самое интересное в нем – его динамика (Галанин, Беликович, 2004). Любые нарушения, вызванные внешними факторами или изменениями внутренней среды, приводят к закономерной динамике структуры сообщества. Динамика структуры или сукцессия есть ряд смен отдельных стадий развития сообщества. Смена ассоциаций закономерна и фиксирована для данного типа сообщества и характера нарушения. Именно в процессе такой динамики идет выработка упорядоченности в структуре сообществ, и выявляются закономерности его самоорганизации.

Каждая система в процессе динамики выбирает для себя оптимальную в данных условиях форму самоорганизации и «сбрасывает» в окружающее пространство лишнюю энергию, не нужную для образования и функционирования новой структуры. Этот процесс называют диссипативным. Синергетика исходит из того, что общее направление дальнейшего развития системы при некоторых условиях может определить случайность. Иначе говоря, когда система находится в состоянии неустойчивости (в точке бифуркации), какое-либо необязательное (однозначно не предопределенное) внешнее событие (воздействие) может столкнуть систему в состояние «творческого хаоса» и определить ту структурно-организационную форму, которую она далее примет (Лоскутов, 1990; Князева, Туробов, 2000).

Глава 2

ЦЕНОТИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ДЕРЕВЬЕВ И ИХ РОЛЬ В ПРОЦЕССЕ САМООРГАНИЗАЦИИ

Главной компонентой биогеоценозов (экосистем) являются сообщества растений, они являются основными поставщиками органического вещества и определяют общий облик биогеоценозов. При применении детерминистического подхода к изучению растительного покрова выделяют функциональные структурные части растительных сообществ – ярусы, ценоячейки, синузиды, которые возникают в результате дифференциации растительного покрова на ценотическом уровне организации (Шенников, 1934; Ниценко, 1971, Норин, 1980; Ипатов, Кирикова, 1999). Образование таких внутренних элементов в системе есть результат ценофункциональных связей, а наличие таких элементов отражает ценотическую организацию растительного покрова. Такая внутренняя структура с

ее элементами и связями стремится к самосохранению в некоторых границах допустимых возмущений (Галанин, 1982).

Ценотическая организация растительного покрова является результатом взаимодействия особей путем обмена веществом и энергией с внешней средой и через нее друг с другом. Биоценотические отношения связывают между собой все организмы биоценоза, ставят эти организмы в значительной степени в определенные отношения относительно друг друга, т.е. делают биоценоз и фитоценоз упорядоченными системами, развивающимися во времени (Сукачев 1956, 1964).

Определенное сочетание ценоэлементов приводит к образованию различных форм ценотической организации растительного покрова. В растительном покрове имеются ведущие ценоэлементы и подчиненные, играющие в экосистеме второстепенную роль. Качество и степень воздействия в основном зависят от эдификаторного вида, образующего ведущие ценоэлементы, которые в свою очередь определяют облик подчиненных ценоэлементов.

Одним из элементов, составляющих растительное сообщество, является древостой, структура которого в основном определяет всю ценотическую структуру фитоценоза.

Как уже отмечалось выше, в природе встречается большое разнообразие условий произрастания и связанных с ними растительных сообществ, в связи с этим следует ожидать разнообразия функциональных элементов, в том числе и многообразия строения древостоев (Колесников, 1966; Макаренко, 1970).

В начале формирования древостоя имеют значение наследственные различия растений по скорости роста, различия в размере семян, из которых они возникли, а также и различия в микроусловиях произрастания отдельных экземпляров и времени их появления. Но наиболее мощным на протяжении всего периода существования деревьев, хотя и затухающим после периода большого роста, остается фактор взаимодействия.

Дифференциация древостоев по диаметру деревьев - вопрос сложный из-за наличия целого комплекса факторов, влияющих на распределение числа деревьев в зависимости от толщины ствола. Среди этих факторов - условия местопроизрастания, возраст, высота, породный состав, густота (полнота), хозяйственная деятельность человека в лесу, загрязнение окружающей среды, стихийные бедствия и др. (Розенберг, Манько, 1959; Никитин, 1966; Лебков, 1967; Мошкалев, Книзе и др., 1973; Макаренко, 1975; Калинин, 1978, и др.). Изначальная неодинаковость часто связана с различными наследственными свойствами особей и, как следствие, с разными требованиями их к условиям внешней среды (Марков, 1975; Кузьмичев и др., 1989).

Годичные кольца – приросты древесины - рассматриваются в качестве своеобразной летописи смены условий, сопутствующих дереву в течение его жизни. Диапазон факторов, которые могут повлиять на годичный прирост, очень широк, поэтому невозможно выявить наличие прямой зависимости от одного фактора в отдельности. Ширина годичных колец древесины зависит от вида древесной породы, возраста и происхождения дерева, а также от внешних условий и других факторов (Лобжанидзе, 1961; Таранков и др., 2004).

На характере распределений деревьев по толщине также отражаются общественные отношения деревьев (Кищенко, 1926; Третьяков, 1927; Ипатов 1967, 1968, 1969, 1971). Н.В. Третьяков (1927) пришел к выводу о том, что вся внутренняя гармоничная структура древостоя характеризуется рангами деревьев по толщине ствола. Для выяснения закономерностей распределения деревьев в насаждениях, для учета влияния среды и возраста на их распределение, развитие и размеры, для установления показателей роста деревьев разные исследователи предлагали различные классификации деревьев в лесу. В первую очередь, это традиционная классификация Крафта (Воронов, 1973), различные ее доработки (Нестеров, 1954; Высоцкий, 1962; Тарасов, 1968; Ипатов, 1968, 1969; Пугачевский, 1983; Бебия, 2000; Ипатов, Кирикова, 2001). В.С. Ипатов смог статистически доказать наличие трех дискретных совокупностей деревьев в древостое. Математический анализ кривых распределения деревьев по размерам показал, что объективно в древостое в пределах фитоценоза формируются разные ценотические классы: угнетенные, индетерминантные и господствующие деревья (Ипатов, 1967, 1968, 1969, 1970).

В.Е. Барнацкий (1968) установил, что при пропитке живых деревьев бука водным раствором сернокислого железа и меди происходит перераспределение растворов, при этом обнаруживаются деревья-поставщики (лишающиеся этих растворов), деревья-потребители и нейтральные деревья. Видимо, первые – угнетенные, вторые – господствующие, третьи – индетерминантные (т.е. с равными потребностями).

В системе отношений особей деревьев можно обнаружить несколько типов взаимодействий, как-то: 1 – «лидер – лидер», 2 – «лидер – отстающий», 3 – «отстающий – отстающий», 4 – «отстающий – аутсайдер», 5 – «лидер – аутсайдер», 3 – «перспективный аутсайдер – безнадёжный аутсайдер». Следует заметить, что каждая группа особей деревьев в фитоценозе является естественной и занимает свою эколого-ценотическую нишу. Разнообразие потребностей позволяет растениям по-разному и благодаря этому более продуктивно для растительного сообщества использовать определенный экотоп (Плотников, 1974; Костенчук, 1985). Так, например, в годы с благоприятными для роста растений условиями наибольший вклад в работу экосистемы вносят мощные деревья лидеры. При этом они становятся ценотически очень активными, быстро растут и сильно угнетают особей-аутсайдеров. В годы с неблагоприятными для роста этих растений погодными условиями, напротив, быстрее растут особи-аутсайдеры, так как имеющихся в экосистеме ресурсов для успешного функционирования особей лидеров не хватает, но их достаточно для роста и развития особей-аутсайдеров (Галанин и др., 2000). По всей вероятности, разделение ценопопуляции доминанта и эдификатора на дискретные группы по эколого-ценотической мощности можно рассматривать как процесс самоорганизации фитоценоза. В этом случае увеличивается биоразнообразие сообщества, а каждая группа деревьев «уходит» в свою экологическую нишу (Галанин, Беликович, 2002; Галанин, 2003; Галанин, Беликович, 2004).

Исследования некоторых авторов свидетельствуют, что «индивидуальная сила» деревьев определяется уже в фазе первичного роста лесных культур (когда конкуренция еще слаба), т.е. уже в это время формируется социальная структура будущего древостоя (Сукачев, 1953; Мослаков и др., 2001). Эти авторы считают, что фенотипическое и классовое разнообразие популяции деревьев, образующих древостой, есть не столько продукт конкурентных отношений между ними, сколько продукт генетического потенциала и уже существующего первичного эндогенетического разнообразия и расслоения всей популяции (Марков, 1989; Мослаков, 1996).

Несмотря на разнообразие факторов, влияющих на образование ценотических групп деревьев по толщине, а также на разнообразие строения древостоев по этому признаку, при анализе рядов распределения деревьев по толщине можно обнаружить общие закономерности в формировании и существовании данных функциональных образований во внутренней структуре древостоев. Эти сходные тенденции обусловлены взаимовлиянием в конкретный промежуток времени таких структуроформирующих процессов леса, как физический рост деревьев, их отпад и интенсивность внедрения в полог молодых особей из подроста (Рыжков, 2000).

Для изучения закономерностей распределения деревьев по диаметру мы использовали традиционные 4-х сантиметровые ступени толщины, принятые в лесоведении (Загребев, Вагин, 1975).

2.1. Социальная структура древостоев с малым числом элементов и малой долей участия

Как показывают многочисленные исследования, изначально древостой однороден (т.е. по толщине деревьев не дискретен!) (Поликарпов, 1962; Калинин, 1962, 1978; Макаренко, 1963, 1970а, б; Иванюта, 1964; Рубцов, 1964; Смирнов, 1965, 1970, 1972; Захаров, 1967; Григальюнас, 1967а, 1968; Старостенко, 1968; Моисеев, 1971; Ипатов, 1971; Гнилякович, 1971; Багинский, 1972; Успенский, Попов, 1974, и др.). Такое строение достигается за счет высокой численности деревьев сходных размеров, и в древостое преобладает группа тонкомера. Такую картину мы наблюдали на месте сплошной вырубki, где идет формирование лиственнично-кедрового леса (рис. 1), и древесный полог находится на стадии формирования (Галанин, Беликович, 2004). Та же картина наблюдалась в дубняках, которые несут отчетливые следы повреждения пожарами (рис. 2) – порослевой характер стволов, пожарные подсушины, участие в составе пионерных видов, таких как лиственница (Флягина, 1993; Галанин и др., 2000), либо произрастающих в суровых экологических условиях (сильные ветра и близость моря) (рис. 3). Аналогичная картина наблюдалась на участке пихтового леса, где в результате распада древостоя из кедра и ели (Галанин и др., 2000) активизировалась и на какой-то период времени заняла ведущую позицию ценопопуляция пихты белокорой (рис. 4). Однородную структуру можно также наблюдать в отдельно взятых ценопопуляциях, например, ценопопуляции пихты белокорой при внедрении ее в основной древостой в ходе восстановительной динамики на месте кедровника (рис. 5), а также при увеличении численности ценопопуляции этого же вида в результате распада основного яруса кедра в кедрово-пихтовом лесу (рис. 6).

Все эти примеры состояний древостоев или отдельных их частей можно отнести к нахождению этих фитоценозов в точке бифуркации. Это и есть то состояние хаоса, в котором находятся все эти системы и подсистемы, и дальнейший путь к той или иной структуре у каждой из них индивидуален. Факторами, которые были причинами, подтолкнувшими рассмотренные нами древостои и отдельные

ценопопуляции в состояние «творческого» хаоса, были неблагоприятные экологические условия и деятельность человека, а также естественный распад древостоя. Некоторые древостои могут существовать в таком положении длительное время, иногда даже постоянно на протяжении жизни всего древостоя, например, дубняки порослевого происхождения (по причине повторяющихся пожаров) или дубняки, произрастающие на морских террасах, в экстремальных условиях.



Фото 1. Кедрово-лиственничное возобновление после выборочной рубки и пожара (пп 7-2000) в Сохондинском биосферном заповеднике

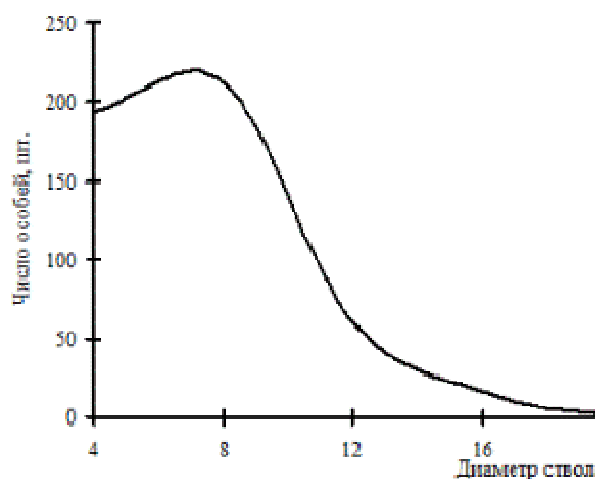


Рис. 1. Общее частотное распределение формирующегося древостоя в 2005 г. на месте сплошной вырубке (пп 7-2000) на территории Сохондинского биосферного заповедника

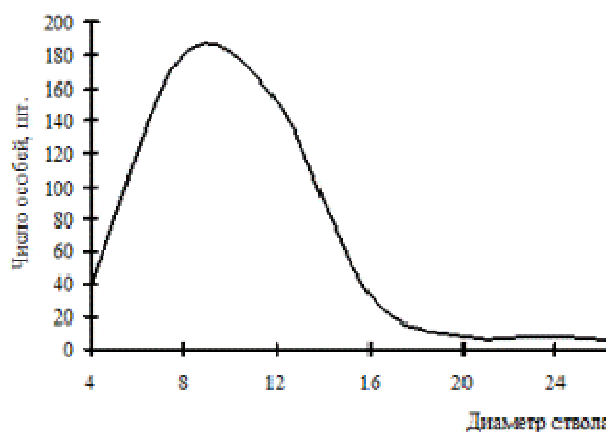


Рис. 2. Общее частотное распределение древостоя в дубняке рододендроновом (пп Б-4) в 1998 г. на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

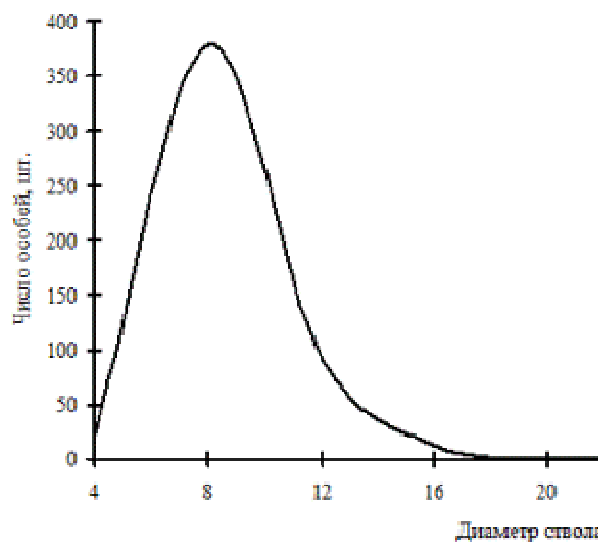


Рис. 3. Общее частотное распределение древостоя в дубовом криволесье (пп А-1) в 2000г. на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

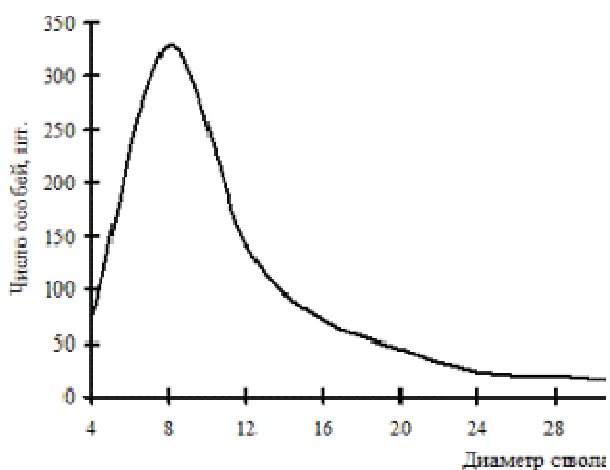


Рис. 4. Частотное распределение пихты белокорой в пихтовом лесу (пп Ф-2) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2005г.

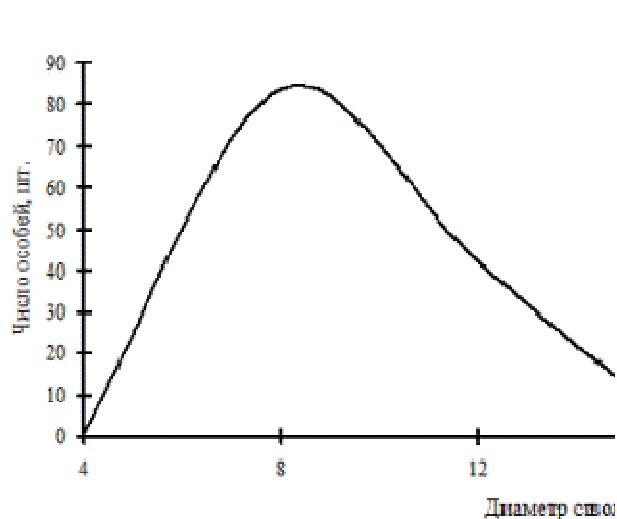


Рис. 5. Частотное распределение пихты белокорой в березняке (пп М-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1999г.

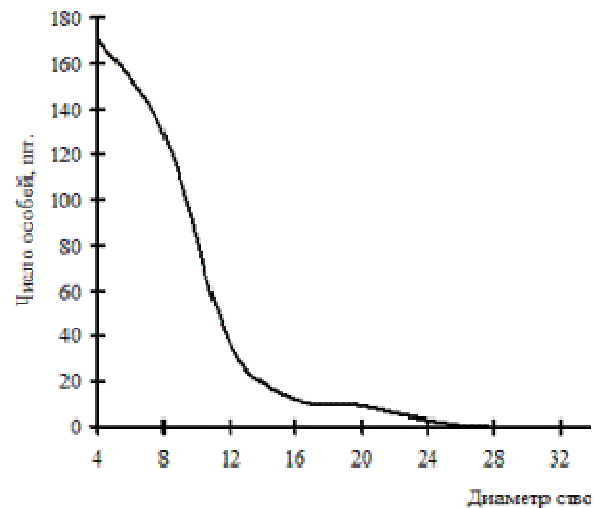


Рис. 6. Частотное распределение пихты белокорой в кедрово-пихтовом лесу (пп 3-4) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998г.

Нахождение в точке бифуркации дает шанс системе перейти к той или иной новой структуре. Один из вариантов перехода древостоев на другой уровень в строении по толщине - это переход к так называемому «нормальному распределению». Но переход системы к такому состоянию не выводит ее из состояния хаоса, в данном случае из состояния недискретности изменчивости древостоя по толщине ствола древесной популяции. По нашим данным, такую картину, близкую к «нормальному распределению» древостоя, мы наблюдали в дубняке, произрастающем на второй морской террасе Сихотэ-Алинского заповедника (рис. 7). Очень часто такая структура древостоя наблюдается в ценопопуляциях пионерных видов деревьев, образующих промежуточные сообщества в сукцессионных рядах. Примером этому могут служить ценопопуляции березы плосколистной, произрастающие на месте кедровых лесов, уничтоженных пожарами (рис. 8) и вырубками (рис. 9 и рис. 10) в Сихотэ-Алинском заповеднике. Такой тип строения древостоя наблюдается в сообществах, где деревья по мере их роста переходят в среднюю по толщине ценотическую группу, при этом присоединение новых элементов в виде тонкомера отсутствует. Это происходит за счет неблагоприятного влияния материнского (условно коренного) древостоя на подрост (как в случае с ценопопуляциями дуба и березы) и неблагоприятного влияния взрослых деревьев других видов. Такой тип неоднородности говорит о неперспективности изменчивости деревьев в ценопопуляции или о деградации либо всего древостоя, либо отдельных ценопопуляций видов, входящих в его состав (Галанин и др., 2000; Василенко, 2001; Галанин, Беликович, 2004).

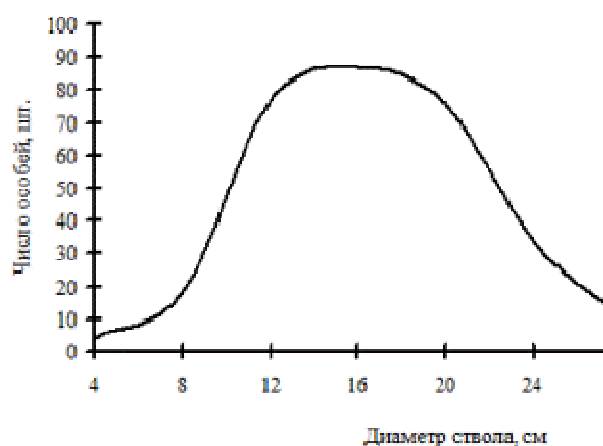


Рис. 7. Общее частотное распределение особей (дуб монгольский) в дубняке (пп Б-1) в 1998 г. на территории Сихотэ-Алинского биосферного

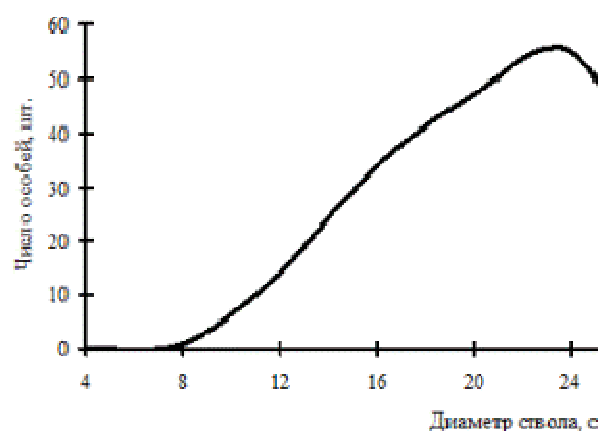


Рис. 8. Частотное распределение березы плосколистной в березняке (пп М-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного

заповедника

заповедника в 1987 г.

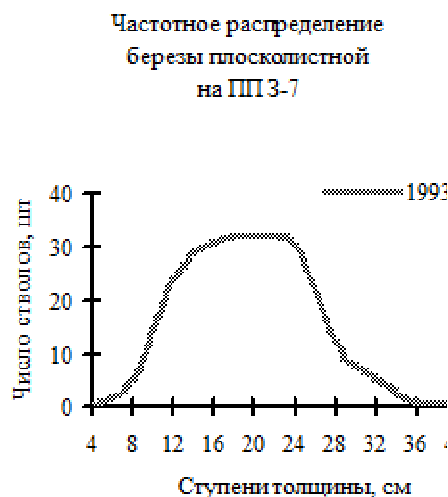


Рис. 9. Частотное распределение березы плосколистной в березняке (пп 3-7) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1993 г.

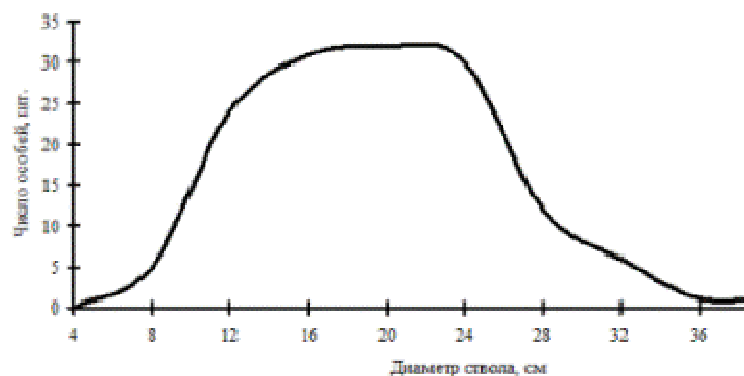


Рис. 10. Частотное распределение березы плосколистной в кедрово-пихтовом лесу (пп В-6) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000 г.

Рассмотренные выше примеры неоднородности в строении древостоев по диаметру характерны для систем с малым числом видов либо с малой долей участия произрастающих в фитоценозе видов. От этого также зависит разнообразие ценологических классов и, в соответствии с этим, перспективность данного фитоценоза, т.е. его устойчивость. В сообществах, где доминирует один вид, например, дуб монгольский в нижнем лесном поясе (рис. 11 и рис. 12) и пихта белокорая в поясе елово-пихтовых лесов (рис. 13) Сихотэ-Алинского заповедника, доминирующий вид полностью задает картину распределения деревьев по толщине, остальные породы деревьев присутствуют в древостое небольшим числом и представляют незначительные неоднородные совокупности деревьев по толщине.

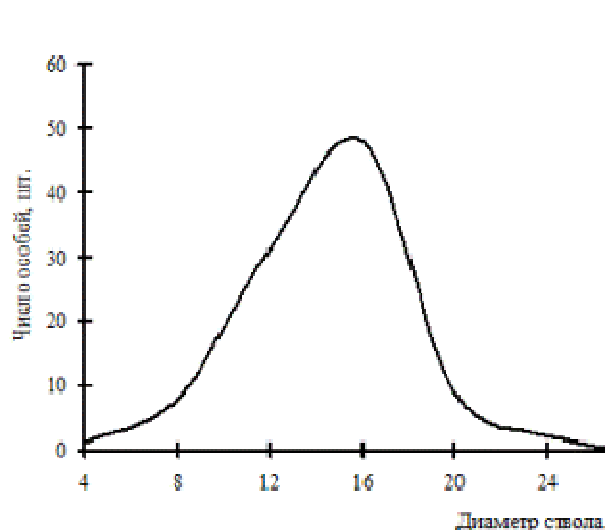


Рис. 11. Частотные распределения всего древостоя дубового леса (пп Б-3) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998 г.

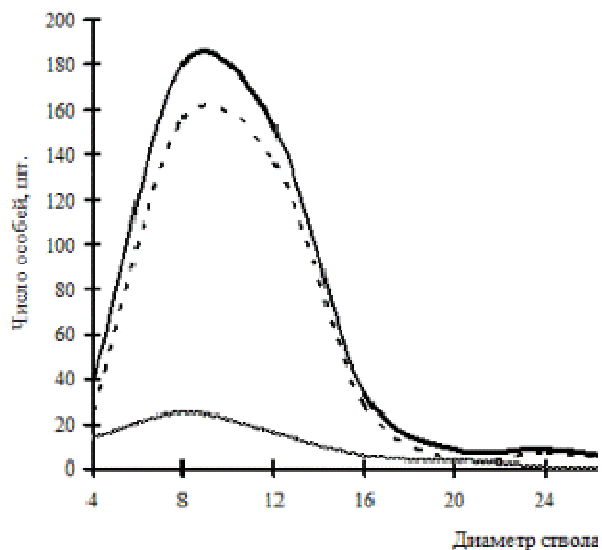


Рис. 12. Частотные распределения всех особей древостоя дубового криволеся (пп А-1) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000 г.



Фото 2. Кедрово-пихтовый лес с рододендронами Фори в Сихотэ-Алиинском заповеднике

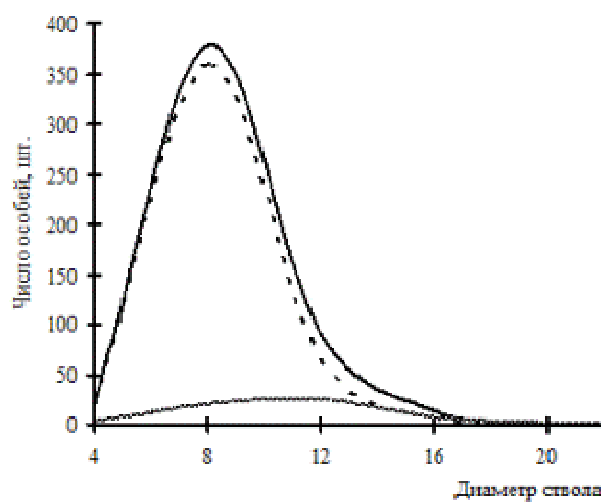


Рис. 13. Частотные распределения всего древостоя дубового леса (пп Б-2) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алиинского биосферного заповедника в 2005г.

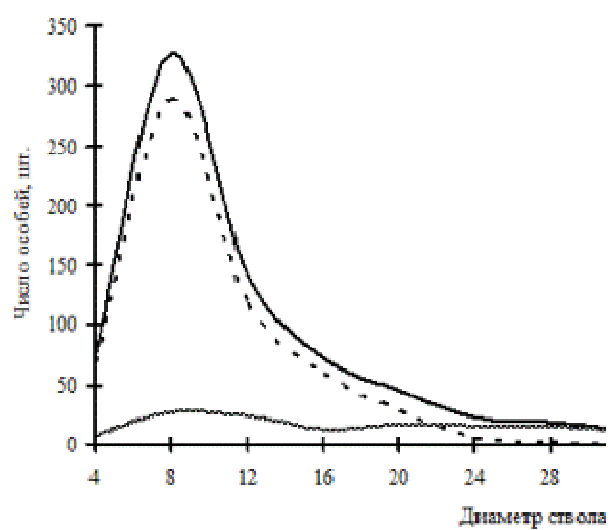


Рис. 13а. Частотные распределения всего древостоя пихтового леса (пп Ф-12) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-



В монодоминантных лесных фитоценозах встречаются и древостои, неоднородные по толщине, в основном это древостои семенного происхождения. Примерами таких ценозов могут служить дубняки из дуба монгольского на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника (рис. 14; фото 5) и из дуба зубчатого на территории Лазовского заповедника (рис. 15; фото 3). Эти примеры показывают, что в древостоях с доминированием одной древесной породы можно также наблюдать присутствие всех функциональных частей в виде разных дискретных групп деревьев по толщине. Но, к сожалению, дальнейшее

поддержание
и
самоусложне
ние такого
разнообразия
внутренней
структуры
древостоев
невозможно
при
отсутствии
поступления
новых
элементов в
виде
подроста в
ценопопуляц
ии этих
видов дуба.

Фото 3.
Дубняк из
дуба
зубчатого (пп
2-2005) в
Лазовском
заповеднике

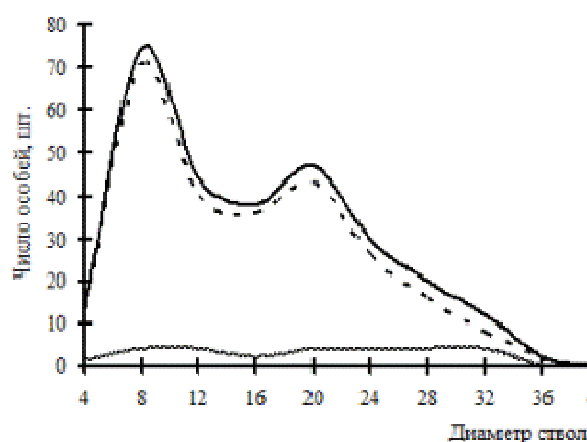


Рис. 14. Частотные распределения всего древостоя дубового леса (пп Б-5) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998 г.

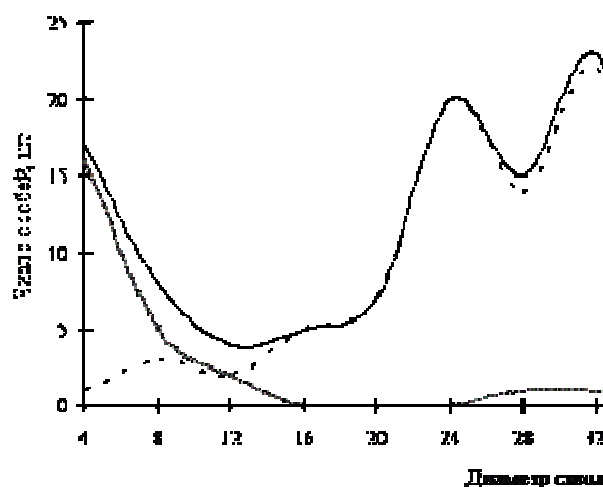


Рис. 15. Частотные распределения всего древостоя дубового леса (пп 2-2005) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Лазовского заповедника в 2005 г.

2.2. Социальная структура многокомпонентных и разновозрастных древостоев

В отличие от монодоминантных сообществ, растительные сообщества, состоящие из нескольких видов деревьев, имеют сложную внутреннюю структуру, в том числе по количеству и составу функциональных элементов. Чем больше видов представлено в древостое, тем сложнее его внутренняя структура и набор функциональных элементов (Высоцкий, 1962; Иванюта, 1964; Рыжков, 2000). Процесс дифференциации деревьев даже для одной и той же породы протекает по-разному в чистых и

смешанных древостоях (Логвинов, 1971; Валяев, 1972; Чуенков, 1972). Как уже говорилось выше, многовидовые объединения особей более полно используют эдафические и аэрологические ресурсы местообитания, чем одновидовые. Многокомпонентность сообществ особенно важна в условиях суточных, сезонных и разногодичных колебаний погодных условий и в соответствии с ними колебаний величины термодинамического потенциала местообитаний (Дылис, Уткин, 1968; Галанин, 1989). Многокомпонентность лесных сообществ проявляется не только в совместном произрастании нескольких видов, но и в наличие различных ценотических групп деревьев по толщине. Чем ярче выражены такие временные элементы, тем в более равновесном состоянии находится система. Если принять во внимание тот факт, что каждый из этих элементов выполняет свою роль в биогеохимической структуре сообщества, можно говорить о более высокой ее организованности и эффективности за счет выполнения каждой группой деревьев своей функции в общей работе системы.

Для каждого древесного ценоза картина распределения особей деревьев по толщине ствола будет индивидуальной, но некоторые общие черты можно проследить. Общая картина распределения особей в древостоях, образованных несколькими видами деревьев, может резко отличаться от распределения отдельных ее частей. Неоднородные по толщине деревьев ценопопуляции могут образовывать более или менее непрерывный по однородности древостой, и наоборот, вся совокупность деревьев может быть неоднородна и дискретна.

Одной из общих тенденций в строении некоторых древостоев, состоящих из нескольких видов, является образование отдельными породами разных ценотических классов. Такую картину распределения мы наблюдали в лиственничнике бамбуковом (рис. 16), произрастающим на острове Сахалин, где лиственница была посажена на месте сплошных рубок. Ценопопуляция лиственницы имеет деформацию в среднем по толщине классе деревьев, в группе тонких деревьев деформация отсутствует. Как уже отмечалось выше, такое строение древостоя по толщине ствола деревьев говорит о неустойчивости ценопопуляции лиственницы в рассматриваемом сообществе.

стальные породы этого ценоза, составляющие класс угнетенных деревьев - это береза шерстистая, пихта сахалинская и сосна обыкновенная, при этом особи сосны были посажены в то же время, что и лиственницы, но не выдержали конкуренции с ними и с бамбуком курильским. Дальнейшая судьба этого сообщества может развиваться по нескольким сценариям, однако без вмешательства внешних факторов в любом случае на смену лиственнице придут такие виды, как пихта и ель.

Еще одним примером аналогичного типа строения древостоя по толщине стволов является чозениевый лес, расположенный на первой надпойменной террасе в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике (рис. 17; фото 4). Разделяя общую совокупность деревьев на ценопопуляции, мы видим, что группу индетерминантных деревьев и группу лидеров здесь составляют особи одного вида - чозения крупночешуйчатой, в подросте и возобновлении данный вид отсутствует. Группа угнетенных особей состоит из тополя Максимовича, ясеня маньчжурского, ольхи волосистой и других пород. Участвующие в примеси породы в дальнейшем могут придти на смену доминирующей ценопопуляции чозения, это может произойти в случае повышения уровня террасы в результате вреза русла реки. Если река замост свое сегодняшнее русло, то на повторно сформированной пойменной террасе вновь может образоваться чозениевый лес. В связи с перемещением русла в поймах рек этот процесс повторяется тысячи и десятки тысяч раз (Галанин и др., 2000).

Березово-лиственничный лес, произрастающий на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника, образовавшийся в ходе послепожарной сукцессии, можно тоже отнести к этому типу по строению древостоя (рис. 18; фото 6). Береза плосколистная здесь относится к неустойчивым ценопопуляциям, и распределение ее особей по толщине носит характер «нормального распределения». Она уже потеряла ведущую позицию в данном фитоценозе, и эта роль теперь принадлежит лиственнице, которая уже имеет две ценотические группы деревьев – группу угнетенных и группу индетерминантных особей.

Рассмотренные нами типы строения древостоев по толщине ствола находятся в неустойчивом положении, а точнее, в состоянии хаоса: в каждом из этих древесных ценозов доминирующий вид теряет свои позиции лидера. Главная причина – это внутренний фактор, отсутствие группы тонких деревьев в каждой из рассмотренных ценопопуляций. Без присоединения к ценотической системе новых элементов (в данном случае это особи подроста, пополняющие в процессе динамики группу тонких деревьев) ценопопуляция теряет ведущую позицию, а древостой меняет своего лидера.

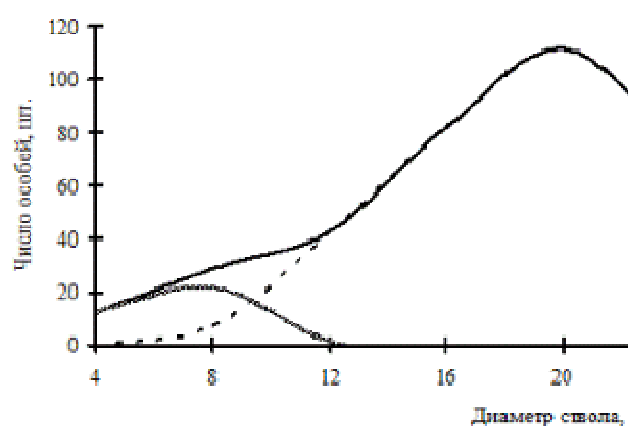


Рис. 16. Частотные распределения всего древостоя лиственного леса (пп 1-2005) и отдельных видов, входящих в его состав, на острове Сахалин в 2005 г.

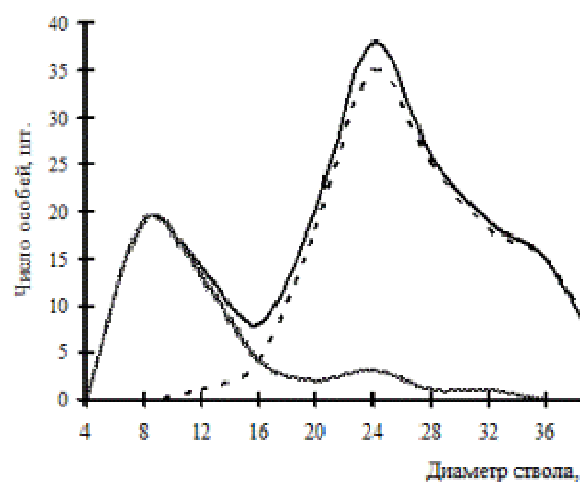


Рис. 17. Частотные распределения всего древостоя чозениевого леса (пп 3-8) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1999 г.



Фото 4. Чозениевый высокотравно-кустарниковый лес (пп 3-8) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике

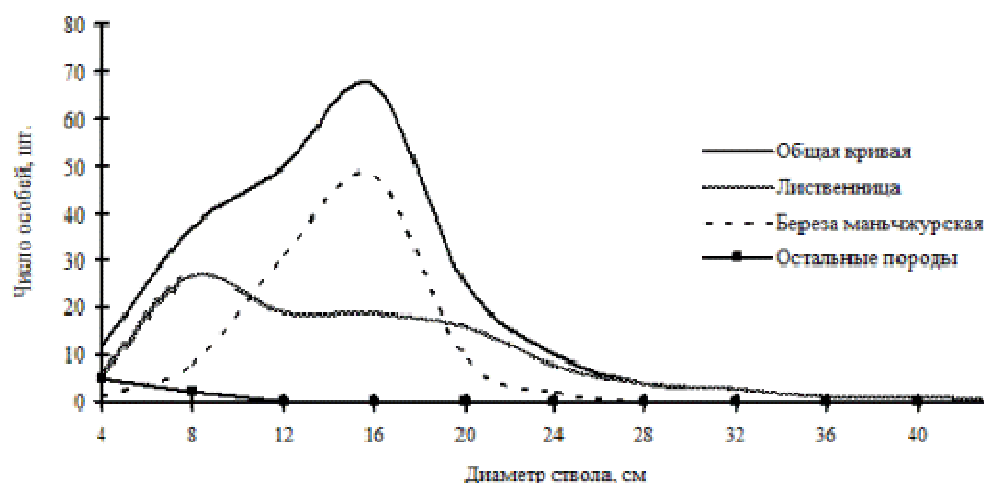


Рис. 18. Частотные распределения всего древостоя березово-лиственничного леса (пп В-4) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000 г.

Состояние хаоса в многокомпонентных ценозах может проявляться в различной степени, но, как и в одновидовых ценозах, причины потери системой равновесия – это либо естественный распад основного яруса древостоя, либо воздействие антропогенных факторов. В таком состоянии система становится открытой и дает шанс другим видам занять лидирующее положение. Однако не все виды, входящие в состав древостоя, имеют шансы занять лидирующее положение в такой ситуации (Сукачев, 1950; Нечаева, 1979; Галанин, 1989).

Состояние хаоса в многовидовых древостоях, возникшее по причине отсутствия тонкомерной части ценопопуляции лидера, можно проиллюстрировать на примере двух ценопопуляций дуба монгольского в кедрово-дубовых лесах, расположенных в Сихотэ-Алинском заповеднике (рис. 19 и рис. 20). Здесь ведущие позиции, которые некогда принадлежали дубу монгольскому, занимают более молодые ценопопуляции кедра корейского.



Фото 5. Дубняк разнотравно-осочковый (пп Б-12) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике



Фото 6. Березово-лиственничный лес (пп В-4) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике

Обе ценопопуляции кедра являются прогрессирующими, и за счет наличия всех ценотических групп они обеспечивают себе устойчивую позицию, в отличие от дуба монгольского, ценопопуляции которого представлены группой индетерминантных особей и особей лидеров. В результате развития растительности в этих сообществах происходит усложнение общей ценотической структуры древостоя и повышение эколого-ценотического разнообразия. Дуб на данных участках леса постепенно переходит под полог кедра, и в дальнейшем должен довольно быстро выпасть из состава древостоя. Прервать этот естественный процесс может только лесной пожар. Тогда восстановление леса снова начнется с дубово-березовой стадии.

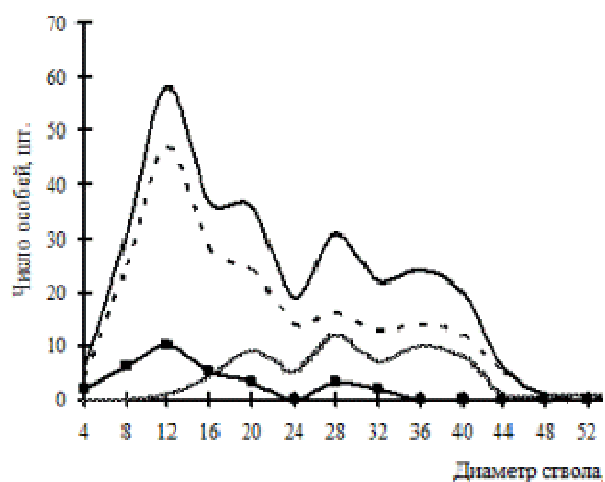


Рис. 19. Частотные распределения всего древостоя кедрово-дубового леса (пп 3-1) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998 г.

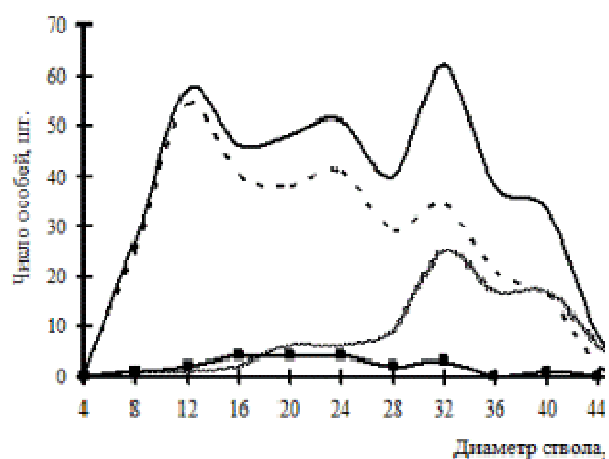


Рис. 20. Частотные распределения всего древостоя кедрово-дубового леса (пп 3-2) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998 г.



Фото 7. Леса в заповеднике "Бастак" в Еврейской Автономной области. Фото с сайта: <http://www.vitim.zapoved.ru/ca...>

Еще большую степень хаоса можно наблюдать в системах, нарушенных человеком, об этом свидетельствует увеличение численности группы тонкомера. Резкое увеличение численности тонкомера, превышающее допустимое экотопом данного местообитания, может служить показателем неравновесности системы в целом. При этом в результате антропогенного фактора происходит возрастание не только числа элементов, которые

могут
заменить
основного
лидера, но и
пород,
сопутствующ
их основному
эдификатору.
По нашим
данным, такая
картина
наблюдается в
древостоях,
где были
проведены
частичные
вырубки, в
кедрово-
пихтовом лесу
в Сихотэ-
Алинском
заповеднике
(рис. 21) и в
елово-
кедровом лесу
в заповеднике
«Бастак» (рис.
22; фото 7).

Таким
образом, для
достижения
древостоем
либо
ценопопуляци
ей лидером
динамическог
о равновесия
необходимо
присутствие
всех
ценотических
групп
деревьев и,
что особенно
важно для
поддержания
такого
устойчивого
состояния,
постоянное
пополнение
группы
тонких
деревьев из
подроста. Как
правило, вид-
эдификатор в
фитоценозах
представлен

серией
индивидов,
отличающихся друг от
друга как по
возрасту, так
и по
мощности
своего
развития.
Только при
полном
разнообразии
возрастной
структуры и
структуры по
мощности
особей
древостоя,
эдификатор
обеспечивает
себе
господствующее
положение в
фитоценозе и
устойчивость
при
воздействии
самых разных
неблагоприятных
факторов
(Шенников,
1944;
Бузыкин,
Гавриков и
др., 1985).

Эндогенное развитие ценопопуляций деревьев направлено в сторону абсолютной разновозрастности, в которой они пребывают при отсутствии нарушений фитоценоза неопределенно долгое время. В этом проявляется системное качество популяции – ее непрерывность, порожденная сменой поколений (Миркин, Розенберг, 1978; Куркин, Матвеев, 1982).

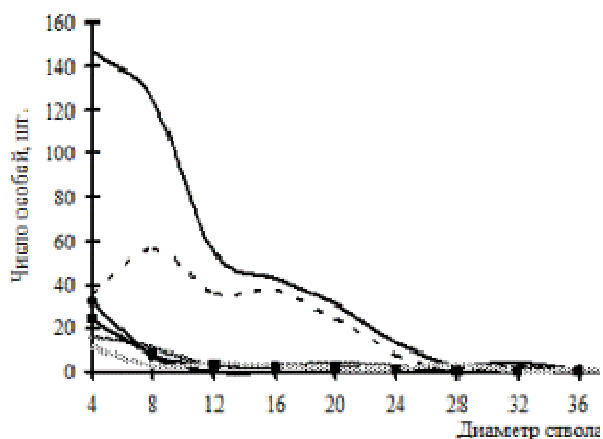


Рис. 21. Частотные распределения всего древостоя кедрово-пихтового леса (пп В-6) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории

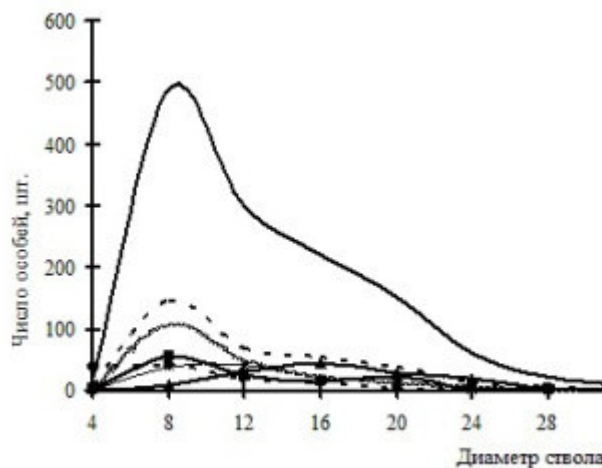


Рис. 22. Частотные распределения всего древостоя

Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в
2000 г.

елово-кедрового леса (04-2002) и отдельных видов,
входящих в его состав, на территории заповедника
«Бастак» в 2002 г.

Примеры древостоев, находящихся в состоянии динамического равновесия, можно привести из разных заповедников. Интересную картину в распределении деревьев по толщине можно наблюдать в приручевом кедрово-лиственничном (рис. 23; фото 7) и лиственнично-кедровом лесах (рис. 24; фото 8, 9) в Сохондинском биосферном заповеднике (здесь приводятся результаты ревизии за 5-летний период). Результаты первого описания строения этих древостоев по диаметру опубликованы в монографии А.В. Галанина и А.В. Беликович (2004), и хотя отнесение деревьев по ступеням толщины не соответствует стандартным лесоведческим, которыми мы пользовались в этой работе, можно проследить нечто общее с нашими данными. Общие черты заключаются в полном или частичном несовпадении деформаций на кривых частотных распределений двух ценопопуляций в рассматриваемых сообществах. Такое несовпадение авторы связывают с наличием своеобразного «кедрово-лиственничного эколого-ценотического маятника», возникающего в связи с несовпадением во времени и цикличностью активизации возобновления кедра и лиственницы в фитоценозе. Деформации кривых частотных распределений особей этих видов появились за счет конкурентного исключения и расхождения особей по ярусам, а также за счет неравномерного во времени процесса возобновления этих пород деревьев (Галанина, Беликович, 2004). Доля участия каждой ценопопуляции в этих смешанных древостоях практически одинакова и, в отличие от предыдущих ценозов, этот можно отнести к более равновесным системам.

Подобную картину можно наблюдать и в хвойно-широколиственном лесу, произрастающем на территории заповедника «Бастак» (рис. 25): здесь модальные значения численности для групп угнетенных, индетерминантных особей и особей лидеров для ценопопуляций пихты белокорой и кедра корейского не совпадают. По-видимому, это также можно связать с неравномерностью пополнения групп угнетенных деревьев в обеих ценопопуляциях.



Фото 8. Кедрово-лиственничный лес (пп 5-2000) в Сохондинском биосферном заповеднике

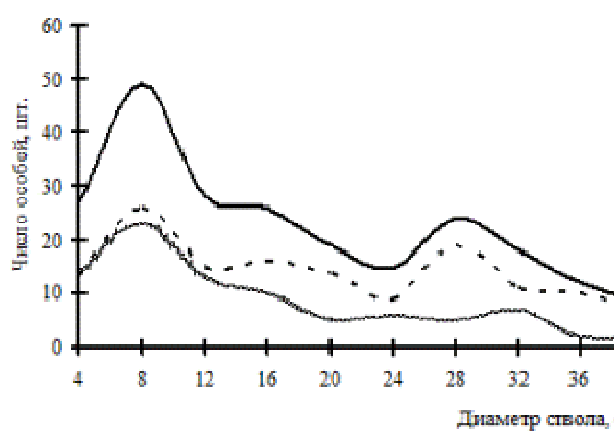


Рис. 23. Частотные распределения всего древостоя кедрово-лиственничного леса (пп 5-2000) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сохондинского биосферного

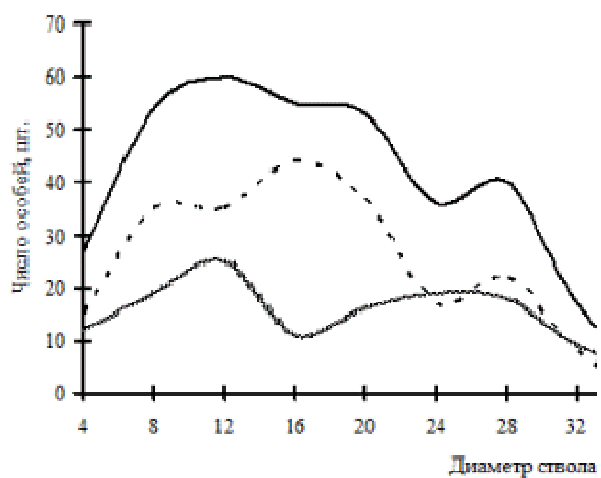


Рис. 24. Частотные распределения всего древостоя лиственнично-кедрового леса (пп 6-2000) и отдельных видов, входящих в его состав, на

заповедника в 2005 г.

территории Сохондинского биосферного
заповедника в 2005 г.



Фото 9. Лиственнично-кедровый лес (пп 6-2000) в Сохондинском биосферном заповеднике

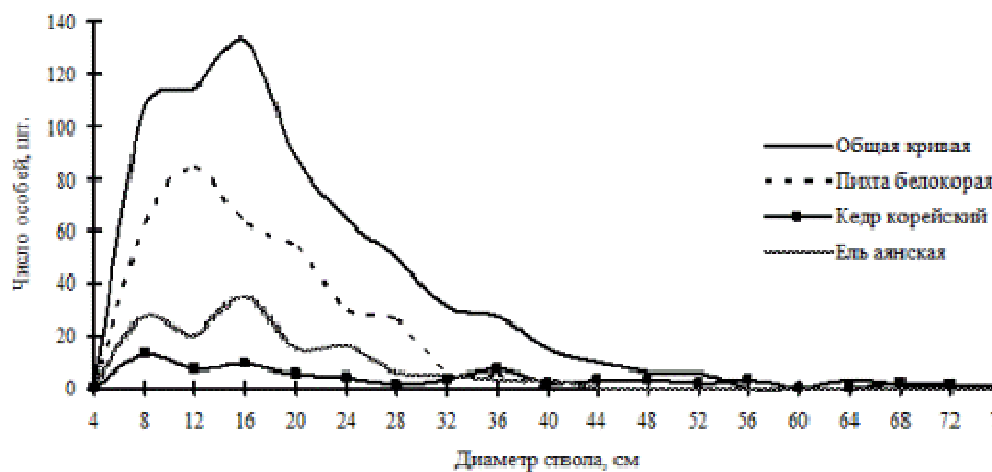


Рис. 25. Частотные распределения всего древостоя хвойно-широколиственного леса (05-2002) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории заповедника «Бастак» в 2002 г.

Другими примерами древесных ценозов, находящихся в состоянии динамического равновесия, но в отличие от предыдущих примеров характеризующихся совпадением модальных значений основных групп деревьев по толщине, являются кедрово-лиственничный (рис. 26); кедрово-пихтовый (рис. 27) и сложный многоярусный хвойно-широколиственный лес (рис. 28) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике, а также кедровник с елью и липой (рис. 29) и пихтово-кедровый лес в заповеднике «Бастак» (рис. 30; фото 10). В сложных многовидовых древостоях, кроме основных доминирующих видов, произрастают виды сопутствующих пород, которые никогда не выходят в доминанты и представлены в основном деревьями нижних ярусов. Способны ли такие виды входить в ценотическую группу лидеров или, образуя

нижние ярусы
древесного полога,
эти деревья и по
толщине
составляют группу
подчиненных? По
нашим данным,
такие виды в
древостоях
действительно
имеются и входят
в основном в
группу угнетенных
и
индетерминантных
деревьев, в группе
лидеров такие
виды
представлены
единичными
особями.

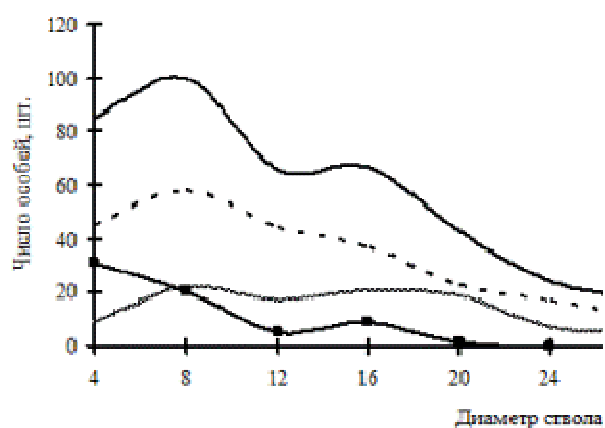


Рис. 26. Частотные распределения всего древостоя кедрово-лиственничного леса (пп 3-3) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998 г.

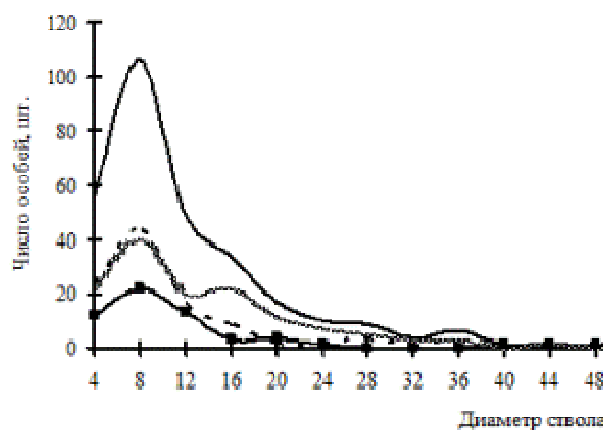


Рис. 27. Частотные распределения всего древостоя хвойно-широколиственного леса (пп 3-6) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998 г.

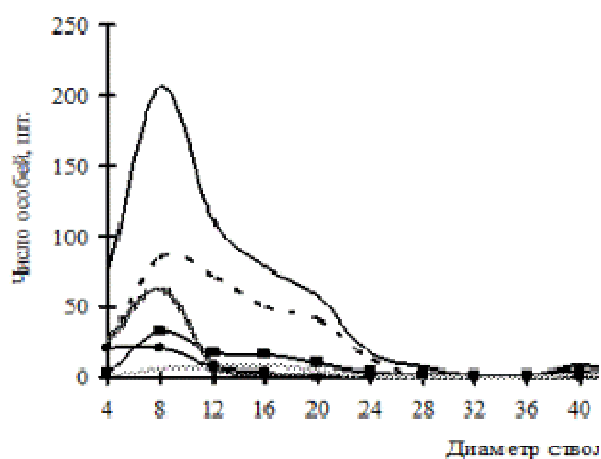


Рис. 28. Частотные распределения всего древостоя

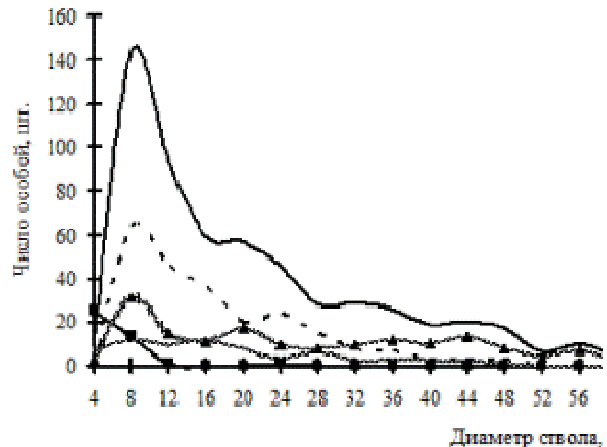


Рис. 29. Частотные распределения всего древостоя

кедрово-пихтового леса (пп В-1) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000 г.

кедрового леса (01-2002) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории заповедника «Бастак» в 2002г.

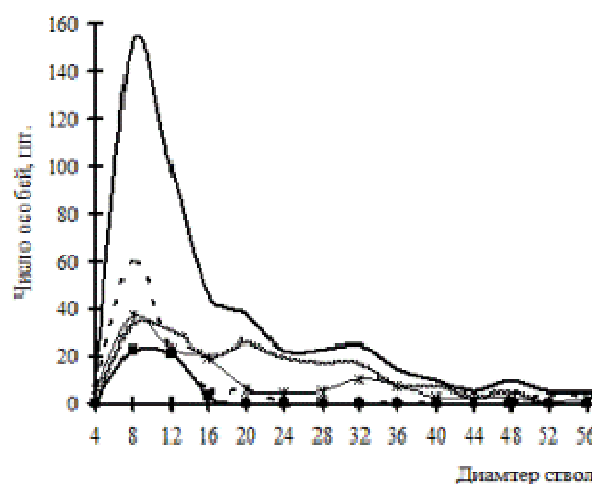


Рис. 30. Частотные распределения всего древостоя пихтово-кедрового леса (пп 02-2002) и отдельных видов, входящих в его состав, на территории заповедника «Бастак» в 2002г.



Фото 10. Смешанные пихтово-кедровые леса на территории заповедника "Бастак". Фото с сайта: <http://tigromania.ru/news/zapo...>

Глава 3

ФОРМИРОВАНИЕ И РАЗВИТИЕ ЦЕНОТИЧЕСКИХ ГРУПП ДЕРЕВЬЕВ, ОБРАЗУЮЩИХ ДРЕВОСТОЙ

При понимании процесса самоорганизации наряду с исследованием упорядоченных структур, образующихся в открытых системах в результате этого процесса, важно изучение порядка возникновения этих структур и последовательности их развития во времени. Для того чтобы начался процесс самоорганизации, необходимо, чтобы отбор происходил при определенных условиях, а именно: система должна быть далекой от равновесного состояния; и интенсивность роста числа элементов должна быть достаточной для того, чтобы вывести эту систему из устойчивого состояния. В любой системе со временем назревает необходимость качественной смены (перестройки) самой структуры (Шустер, 1987; Лоскутов, 1990; Аршинов, Буданов, 1994). Краткий момент неустойчивости, балансирования системы на острие выбора между будущими

состояниями, когда судьба всей системы может зависеть от вторжения одной случайной флуктуации, и есть ее точка бифуркации (Князева, Туробов, 2003).

Растительные сообщества являются динамическими системами. Это означает, что с момента возникновения взаимодействия между компонентами сообщества постоянно изменяются во времени. В этом разделе мы рассматриваем лесные фитоценозы в сомкнутом растительном покрове. Как известно (Шенников, 1964; Работнов, 1978), динамика таких сообществ проходит намного сложнее. Каждый фитоценоз в сукцессионном ряду рассматривается как стадия сукцессии и возникает он не сразу, а имеет определенную "историю" развития. Разные исследователи развития растительных сообществ в ходе эндогенных сукцессий предлагали различные типы сукцессионных рядов и указывали на то, что стадии экзогенной и эндогенной смен имеют соответственно характер смены доминирования не отдельных видов, а целых групп видов (Сукачев, 1942; Шенников, 1964; Ниценко, 1973; Миркин, 1984). И в фитоценологии, и в синергетике можно найти один и тот же тезис - это тезис о дискретности возможных состояний, в которые может переходить система в процессе динамики, а также заданность, ограниченность их числа.

Иначе говоря, спектр возможных структур-аттракторов динамики не является сплошным. В ходе сукцессионных смен растительных сообществ возможен только определенный набор путей, ибо только этот набор соответствует внутренним свойствам рассматриваемой системы. Набор аттракторов – это все растительные сообщества, которые могут образоваться в конкретном ландшафтно-экологическом районе благодаря наличию экологического потенциала в виде конкретной флоры (Юрцев, 1982, 1987; Галанин, 1989; Князева, Туробов, 2003).

Как известно, внутри процесса самоорганизации лежит взаимодействие между элементами системы. Результат этого влияния различен для каждого из участников взаимодействия. При взаимодействии естественным образом происходит выявление отличий объектов, то есть их сравнение, и на этом основании неслучаен их отбор: менее устойчивое, более податливое вытесняется, трансформируется, заменяется более устойчивым (Саночкин, 2001). Это касается и выбора функциональных элементов в процессе динамики систем.

Дифференциация деревьев по толщине тесным образом связана с эндо- и экзогенными сукцессиями лесной растительности. Важным вопросом при этом является выяснение закономерностей образования ценоотических групп деревьев в процессе динамики. Может ли в первоначально однородном древостое или отдельной ценопопуляции образоваться определенная структура в виде ценоотических групп деревьев? Как ведут себя отдельные группы деревьев в процессе динамики? И может ли хаотичное состояние отдельных групп деревьев распространиться на всю структуру древостоя или отдельных ценопопуляций деревьев? В литературе можно встретить некоторые сведения о закономерностях динамики рядов распределения деревьев в различных древостоях (Макаренко, 1967, 1974; Моисеев, 1971; Дыренков, 1973; Свалов Н., Свалов С., 1973; Лебков, 1973; Мошкалев, 1974; Ястребов, 1989).

А.Б. Ястребов (1989: 53) предложил следующую схему хода дифференциации древостоя. «Первоначально древостой однороден. Впоследствии в результате смыкания ризосфер и крон развивается конкуренция между деревьями, и ценопопуляция распадается на два ценоотических класса. Меньшая часть становится господствующими деревьями, а большая - угнетенными I порядка. В дальнейшем, в результате периодического смыкания внутри класса господствующих деревьев от него отделяются группы угнетенных II, III и т.д. порядков. На все это накладывается процесс перехода части деревьев из более высоких ценоотических групп в более низкие». Из-за гибели большого числа особей в группе угнетенных деревьев, эта группа более рано отделяется хиатусом от группы

господствующих, и, в конце концов, все угнетенные особи погибают. Эти процессы дифференциации приводят к тому, что в древостое одновременно присутствуют, как правило, три ценотических группы деревьев. На эти процессы накладывается еще процесс стохастического отпада из всех ценотических групп.

Роль стохастического отпада усиливается со временем. К концу жизни древостоя разрежение в нем достигает такой степени, что оставшиеся деревья почти не взаимодействуют, и постепенно возникает относительная однородность древостоя. Такая схема хода дифференциации, предложенная А.Б. Ястребовым, носит обобщенный характер. Динамика упорядочивания во внутренней структуре древостоев - процесс сложный и многогранный, причем и для древостоев в целом, и для составляющих ценоз отдельных ценопопуляций. Общей закономерностью процесса дифференциации деревьев по толщине является тенденция к самоусложнению ценотической структуры во времени. В процессе самоорганизации древесных ценозов лидирующее и подчиненные положения в ходе сукцессионных смен имеют шансы занять именно те ценопопуляции, которые могут образовывать устойчивые функциональные элементы в виде групп деревьев различного диаметра.

Так, занимая промежуточное положение на пути к равновесной структуре системы, ценопопуляции раннесукцессионных видов деревьев, по-видимому, не способны к образованию устойчивой структуры в виде длительно существующих ценотических групп. Это можно увидеть на примере ценопопуляции березы плосколистной и осины Давида, произрастающих в березняке разнотравно-кустарниковом (рис. 31-32), и ценопопуляции березы плосколистной в березняке разнотравно-осоково-папоротниковом (рис. 33) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. Эти вторичные сообщества образовались в результате пожаров на месте кедровников. Динамика процесса дифференциации в каждой рассмотренной ценопопуляции идет индивидуально, общей направленностью служит переход особей по мере роста в толщину в группу деревьев с большим диаметром ствола, при этом в отдельные периоды наблюдений однородность в ценопопуляциях березы и осины сменяется состоянием неоднородности по толщине.

Но ценотические группы в таких ценопопуляциях являются неустойчивыми структурными образованиями, они не могут существовать длительное время и постоянно перестраиваются. По-видимому, это характерный признак для серийных видов, которые занимают промежуточное положение в сукцессионных рядах. Для трех рассмотренных нами ценопопуляций деревьев характерной чертой является отсутствие притока особей из подроста и быстрое разрушение существующей на данный момент структуры за счет потери старых элементов. Это является общим принципом для систем любого уровня и природы: если скорость роста числа элементов невелика и не превышает скорость отмирания старых, то это ведет к неизбежной гибели структуры (Лоскутов, 1990). В конечном итоге, без воздействия внешнего фактора (в данном случае очередного пожара) ценопопуляции рассмотренных видов деревьев как временные элементы сменяются в процессе развития системы новыми более устойчивыми ценопопуляциями.

Подобным образом может проходить динамика ценотических групп деревьев и для других видов, например, для дуба монгольского, который на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника входит в состав широколиственно-кедровых лесов, а также образует устойчивые ценотические системы в нижнем лесном поясе. Рассматриваемые ценопопуляции дуба растут в сообществах, находящихся на разных стадиях развития - в березняке разнотравно-папоротниковом и кедрово-дубовом лесу. В поясе кедрово-широколиственных и кедрово-елово-широколиственных лесов дуб монгольский может входить в сообщества как на ранних стадиях сукцессий, так и в виде субдоминанта в коренные древесные ценозы (Флягина, 1982; 1990; 1993).

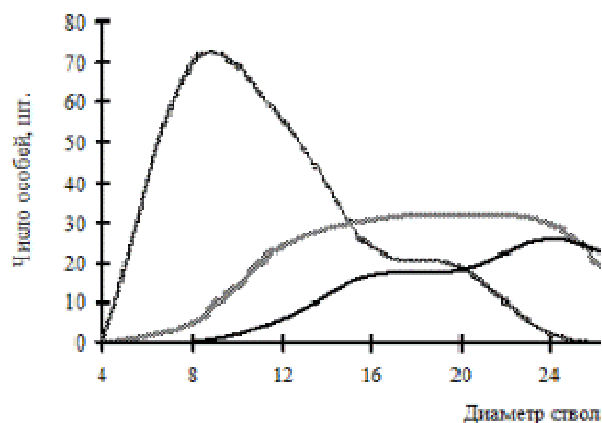


Рис. 31. Частотные распределения березы плосколистной в березняке разнотравно-кустарниковом (пп 3-7) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

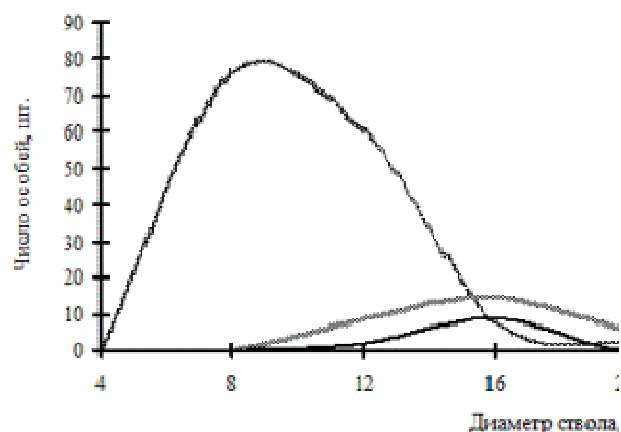


Рис. 32. Частотные распределения осины Давида в березняке разнотравно-кустарниковом (пп 3-7) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Ценопопуляция дуба в березняке разнотравно-осоково-папоротниковом во все периоды наблюдений постоянно сокращала свою численность, при этом кривая распределения особей по толщине постепенно приобретала правостороннюю асимметрию (рис. 34). Хотя в отдельные периоды ценопопуляция этого вида и распадалась на дискретные группы угнетенных, индетерминантных особей и особей лидеров, группы эти не были устойчивы и исчезали на момент следующих ревизий, так что совокупность деревьев снова приобретала однородное, недискретное строение. По-видимому, такое строение характеризует переломные моменты в динамике ценопопуляции, когда по мере роста деревьев в толщину происходит перестройка ценотических классов деревьев.

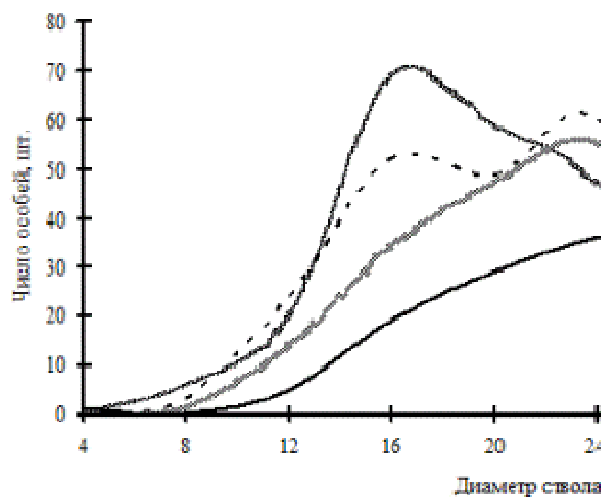


Рис. 33. Частотные распределения березы плосколистной в березняке разнотравно-осоково-папоротниковом (пп М-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

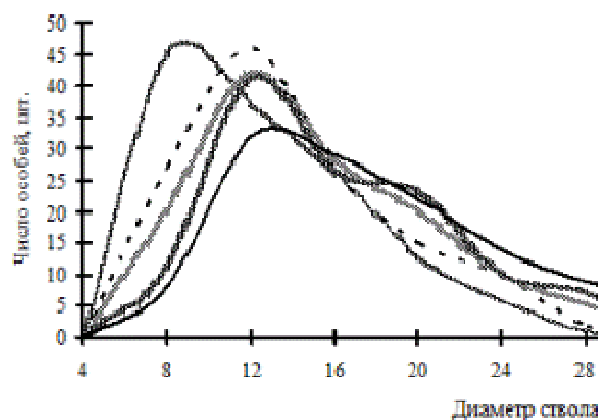


Рис. 34. Частотные распределения дуба монгольского в березняке разнотравно-осоково-папоротниковом (пп М-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Ценопопуляция дуба из кедрово-дубового леса на момент первого описания имела сложное неоднородное строение по диаметру. Статистическое распределение при этом

имело правостороннюю асимметрию (рис. 35). За время наблюдений эта ценопопуляция постоянно сокращала свою численность, но при этом оставалась сложно дифференцированной и лишь в момент ревизии в 1978 г. она приняла более однородную форму. Вероятно, этот переходный момент был связан с отпадом деревьев в группе лидеров, зафиксированным в 1968 г. Хотя дуб монгольский можно отнести к коренным породам деревьев, способным произрастать в устойчивых древесных ценозах без пополнения тонкомерной части древостоя, ценопопуляции этого вида постепенно могут терять лидирующую позицию, что приводит к потере устойчивости и разрушению структуры.

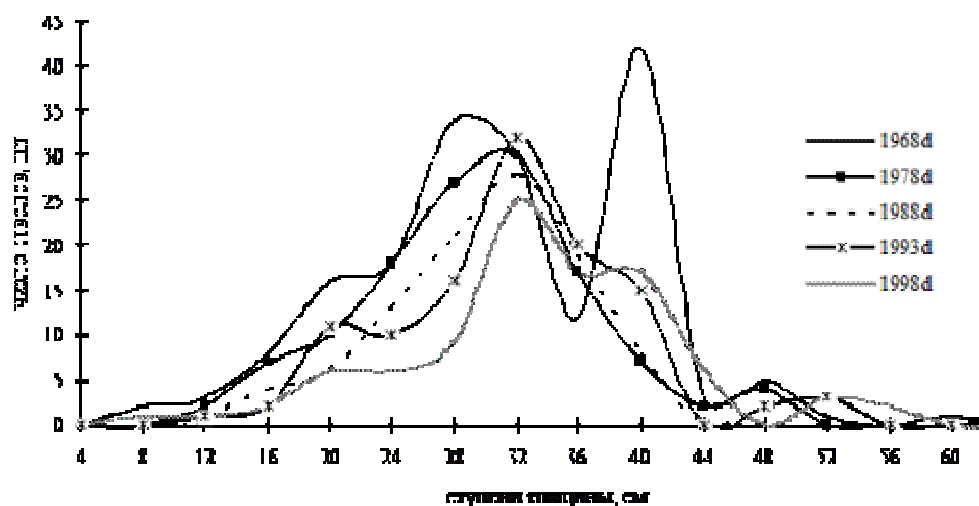


Рис. 35. Частотные распределения кедра корейского в кедрово-дубовом мелкотравно-мертвопокровном лесу (пп 3-2) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Помимо смешанных сообществ дуб монгольский в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике образует дубовые леса приморской полосы. Считается, что почти все они пирогенного происхождения. Но так как пожары случаются здесь регулярно, то эти вполне сложившиеся флористически и ценотически леса можно рассматривать как весьма устойчивые ценотические системы (Колесников, 1938, 1969; Куренцова, 1939; Васильев, 1948; Дылис, Виппер, 1953; Соловьев, 1958; Шеметова, 1975; Добрынин и др., 1992; Кудинов, 1993; 1994; Добрынин, 1999;

Петропавловский и др., 1999, и др.). Дубовые леса порослевого происхождения образуют в основном однородные по толщине древостои и не отличаются ценотическим разнообразием. В отличие от них, дубняки семенного происхождения, которые отнесены И.А. Флягиной (1990) к условно коренным типам леса, могут образовывать устойчивые во времени ценотические группы деревьев. Ценопопуляция дуба монгольского в дубняке лещиновом разнотравно-папоротниковом на момент первого описания в 1986г. была разделена на два ценотических класса (рис. 36), которые сохранились и в момент следующей ревизии в 1998г.

За этот период произошли лишь сокращение общей численности ценопопуляции дуба и смена максимума в группе лидеров за счет прироста деревьев этой группы по диаметру. Подобный характер динамики выработанной ценотической структуры можно наблюдать

для ценопопуляции кедра корейского в кедрово-дубовом лесу (рис. 37). Во все периоды наблюдений эта ценопопуляция также сохраняла определенный характер распределения деревьев по толщине на всех этапах наблюдений. Деревья в разных группах прирастали равномерно, но при этом ценопопуляция кедра сокращала общую численность. Можно предположить, что такой характер существования ценотических групп говорит об упорядоченности функциональных элементов во внутренней структуре ценопопуляции. Очевидно, такая упорядоченность может существовать некоторое время без самоусложнения в состоянии динамического равновесия. Дальнейшая судьба обеих ценопопуляций зависит от того, смогут ли они со временем поддерживать такое состояние равновесия за счет присоединения тонких деревьев, в противном случае может произойти разрушение образовавшейся структуры, и это снова приведет систему в состояние хаоса.

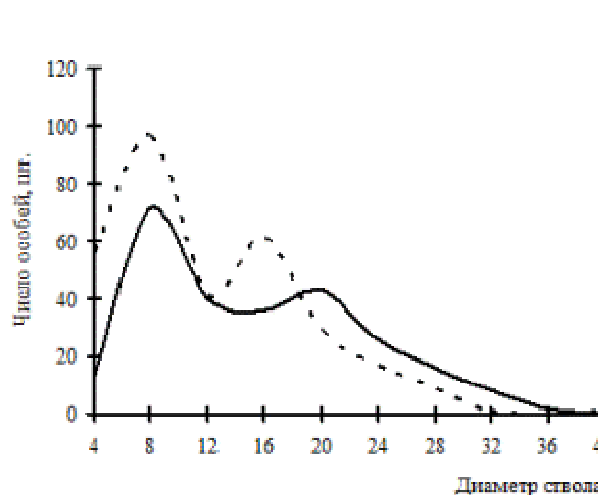


Рис. 36. Частотные распределения дуба монгольского в дубняке лещиновом папоротниково-разнотравном (пп Б-5) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

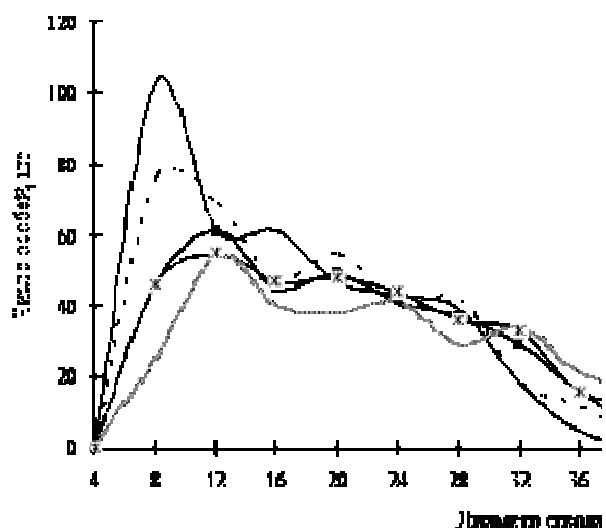


Рис. 37. Частотные распределения кедр корейского в кедрово-дубовом мелкотравно-мертвопокровном лесу (пп 3-2) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

На основании всех рассмотренных выше примеров можно сделать предположение: для того, чтобы определенный вид мог занимать устойчивое положение в древостое, он должен не только выработать определенную устойчивую структуру своей ценопопуляции в виде совокупности разных ценотических групп деревьев, но и постоянно пополнять их, а это может происходить только за счет поступления новых элементов из подроста. В этом, по-видимому, и выражается гармония во внутреннем строении древостоя по диаметру. Подрост под пологом древостоя — это один из лабильных элементов структурной организации биогеоценоза. В конкретных типах леса он представляет собой тот относительно стабильный резерв, индивиды которого в процессе борьбы за существование постепенно или в короткий срок сменяют материнские поколения (Бузыкин и др., 1985).

В то же время, за счет присоединения новых элементов в самоорганизующемся древостое может наступить максимальный беспорядок, например, за счет резкого увеличения численности тонкомерной части ценопопуляций деревьев. Примером этого могут служить ценопопуляция лиственницы даурской в дубняке рододендроновом и пихты белокорой в кедрово-пихтовом лесу, произрастающих на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. В первом случае увеличение численности тонкомера в ценопопуляции лиственницы не дает ей возможности выйти из состояния однородности по толщине (рис. 38). Результаты первой ревизии 1992г. показывают, что частотное распределение особей

данного вида уже начало менять свой характер по мере роста деревьев в толщину, а на момент последней ревизии 1998г., за счет резкого поступления тонких особей из подроста система вернулась к начальному характеру однородности. У ценопопуляции пихты белокорой наблюдается другая ситуация (рис. 39). На первых этапах наблюдений и ревизий, вплоть до 1993г., данная ценопопуляция имела однородный характер распределения и небольшую численность, а в 1993г. и вовсе была представлена единичными особями. Но за пять лет до момента последней ревизии в 1998г. ценопопуляция пихты увеличила свою численность за счет подроста, и это привело в состояние хаоса не только ценопопуляцию этой породы, но и весь древостой.

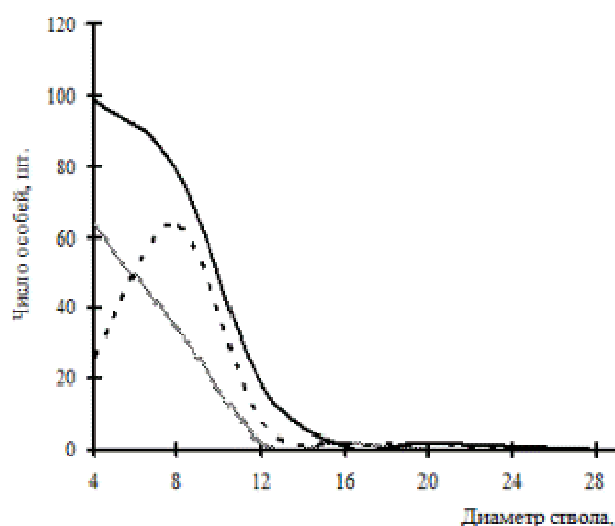


Рис. 38. Частотные распределения лиственницы даурской в дубняке рододендроновом (пп Б-4) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

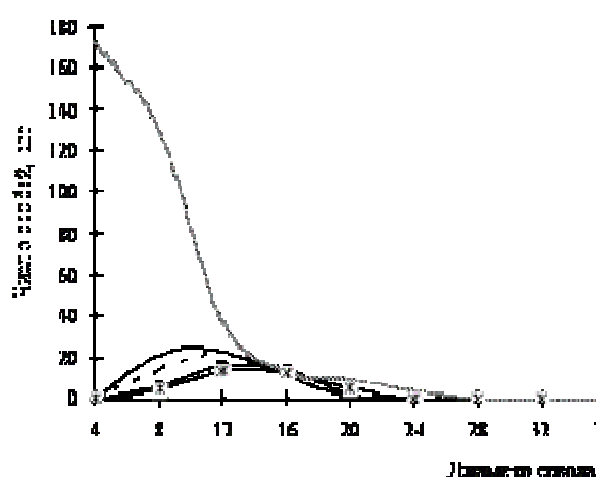


Рис. 39. Частотные распределения пихты белокорой в кедрово-пихтовом с елью и дубом мелкотравном лесу (пп 3-4) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Как известно, жизнь течет неравномерно, спокойные периоды сменяются напряженными состояниями – состояниями, когда делается выбор, каким будет дальнейший путь. В такие моменты большее влияние на будущее системы оказывает не порядок в системе, а хаос. И без этой неупорядоченной, неконтролируемой, случайной компоненты в динамике системы были бы невозможны ее качественные изменения. Выходит, что при всем стремлении к упорядочению какая-то доля хаоса для эволюции жизни просто необходима (Баранцев, 2003).

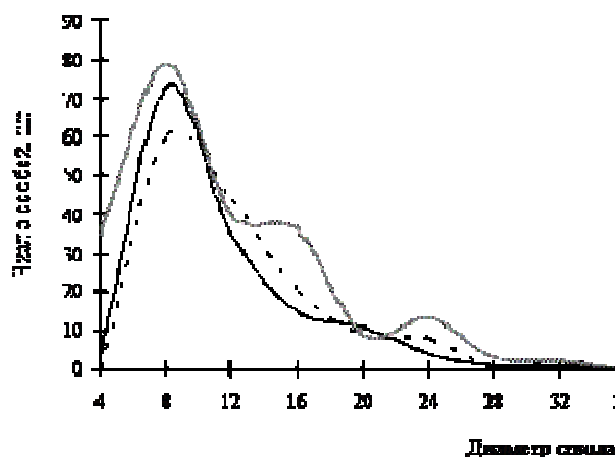
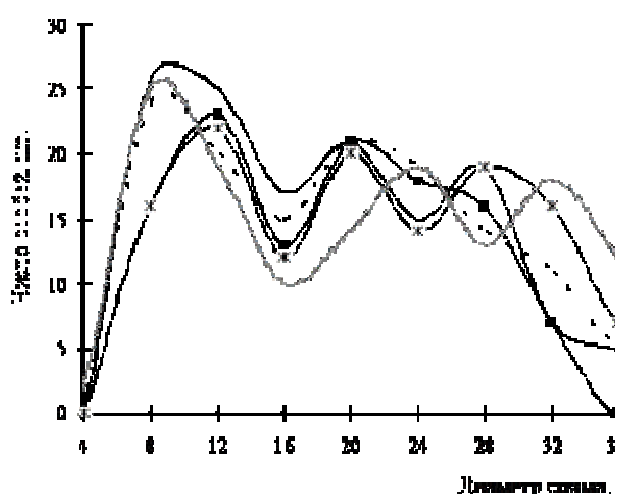


Рис. 41. Частотные распределения пихты

Рис. 40. Частотные распределения кедра корейского в кедрово-пихтовом с елью и дубом мелкотравном лесу (пп 3-4) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

белокорой в пихтово-кедровом мохово-мертвопокровном мелкотравно-папоротниковом лесу (пп Ф-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

В наших примерах хаос служит на благо рассмотренным ценопопуляциям деревьев: в благоприятных для себя условиях они смогут усилить свои позиции внутри фитоценоза и прийти к состоянию устойчивости за счет образования ценотических групп деревьев. Однако некоторые ценопопуляции деревьев, по-видимому, могут пребывать в состоянии неустойчивости, недискретности длительное время, на протяжении всей жизни древостоя. Примером этого могут служить дубняки порослевого происхождения или дубняки, произрастающие в экстремальных условиях на морских террасах в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике. Как показывают результаты наших исследований, процесс дифференциации особей в сообществах с однородной структурой проходит по одному сценарию, а в сообществах неоднородных - по другому, более сложному сценарию.

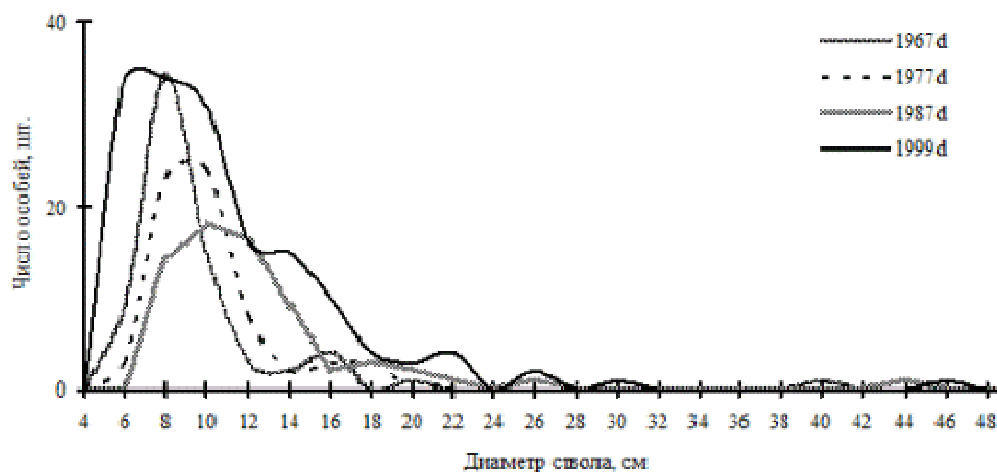


Рис. 42. Частотные распределения кедра корейского в березняке разнотравно-осоково-папоротниковом (пп М-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Если скорость роста числа новых элементов невелика, то независимо от начальной численности через определенное время установится стационарное состояние (Лоскутов, 1990). Это означает, что присоединение новых элементов для сохранения существующей структуры не должно превышать определенного предела. В нашем случае этот предел должен соответствовать ресурсному потенциалу местообитания. Вероятно, находясь в

состоянии,
близком к
динамическому
уравновесию,
ценопопуляции
деревьев
сохраняют
свой
внутренний
порядок в
распределении
по толщине
при
постепенном
увеличении
численности,
что
способствует
гармонии во
внутренней
структуре в
виде
постоянного
существования
трех
ценотических
классов. При
этом
происходит
постепенное
усложнение
этой
структуры.
Примерами
таких
ценопопуляций
могут служить
кедр корейский
в кедрово-
пихтовом лесу;
пихта
белокорая в
пихтово-
кедровом лесу,
а также кедр
корейский в
березняке
разнотравном в
Сихотэ-
Алинском
биосферном
заповеднике.

Все эти
ценопопуляции
находятся в
состоянии
динамического
равновесия:
динамика их
ценотической
структуры
проходит по
типу
постепенного
присоединения
новых
элементов в
количестве,
необходимом
для
поддержания и
усложнения
существующей
неоднородности
и во
внутренней
структуре (рис.
40-42).

3.1. Закономерности отпада деревьев в разных ценотических классах

Динамика древостоя – процесс ветвящийся, дихотомический, поскольку каждое дерево в каждый момент роста может или продолжать расти, или отмирать. Структура древостоя в целом представлена двумя наборами чисел. Первый из них показывает, сколько деревьев относятся к *i*-му классу толщины, второй – сколько в этом классе толщины деревьев погибло за некоторый промежуток времени. Малое число повторных наблюдений не позволяет выяснить внутренние закономерности динамики древостоев, связанные с экологическим временем. Однако появляется возможность сравнить интенсивность потоков в разных направлениях по дифференциальным характеристикам, найти функциональные зависимости темпов отмирания деревьев от темпов их роста в каждом классе толщины (Черкашин, 1986).

Как известно, по мере роста особей деревьев их потребность в ресурсах увеличивается, и в связи с этим конкуренция между ними ужесточается. Это приводит к тому, что часть особей на площади фитоценоза становится лишней, так как местообитание может обеспечить рост и развитие уже только части из них. Максимальная густота – это критическое состояние ценоза, дальнейший рост которого включает механизм регулирования численности деревьев в сторону ее снижения. Естественные механизмы регуляции приводят численность ценоза в соответствие с экологическими условиями и ресурсами среды (Эйтинген, 1949, 1950; Проскуряков, 1971; Бузыкин и др., 1985). В результате конкуренции за ресурсы внешней среды изначальная неодинаковость деревьев усиливается, часть особей ценопопуляции гибнет, остальные же растут и

дифференцируются дальше. По мере роста оставшихся в живых особей снова наступает перенаселение, и снова часть более слабых из них выпадает, давая возможность расти и развиваться оставшимся. Очень важно проследить, как идет отбор в ценотических группах по мере существования древостоя. К сожалению, на тех участках леса, где нами проводилась ревизия, изначально не были учтены сухие деревья, поэтому мы не смогли проследить динамику отпада деревьев.

Лесообразовательный процесс представляет собой динамическое единство поселения и естественного отпада растений. Если бы вероятность элиминации особей не зависела от размера площадей питания и взаимодействия деревьев в ценозе, т.е. естественное изреживание носило стохастический характер, то эффект изреживания сводился бы к перемещению кривых распределения с возрастом вправо при сохранении их подобия. Стохастическая форма отпада в той или иной мере имеет место в любом ценозе и характерна для разреженных группировок древесных растений. Поскольку кривые распределения не только смещаются, но и деформируются с возрастом, то это свидетельствует о существовании в общем процессе естественного изреживания помимо стохастической еще и дискриминационной формы элиминирования угнетенных деревьев. В этом случае в ценотической группе деревьев элиминируют преимущественно особи с малыми площадями питания. Только изменяя площадь питания особей в загущении вырубкой отдельных деревьев, можно увеличить выживаемость остающихся особей (Эйтинген, 1949).

Как известно, на протяжении всей жизни древостоя существует как дискриминационный, так и стохастический типы отпада. Дискриминационный тип присутствует на протяжении всего существования древостоя, но к концу жизни преобладает стохастический тип отпада (Проскуряков, 1971; Дыренков, 1984; Бузыкин и др., 1985). Как известно из литературных данных, стохастический отпад деревьев происходит во всех классах толщины. В связи с этим может возникнуть вопрос - какие закономерности дискриминационного отпада можно наблюдать в системах, находящихся в состоянии хаоса, и в системах, находящихся в состоянии динамического равновесия? Происходит ли он непосредственно внутри ценотических классов, или конкуренция идет между особями разных классов?

Наши данные показывают, что существует несколько форм дискриминационного отпада. Их можно встретить в древостоях, находящихся как в состоянии динамического равновесия, так и в разной степени хаотичности. Общими закономерностями для всех таких рассмотренных нами древостоев является максимальный избирательный отпад в группе угнетенных и преобладание стохастического отпада в группе лидеров, независимо от степени устойчивости и развития древостоя.

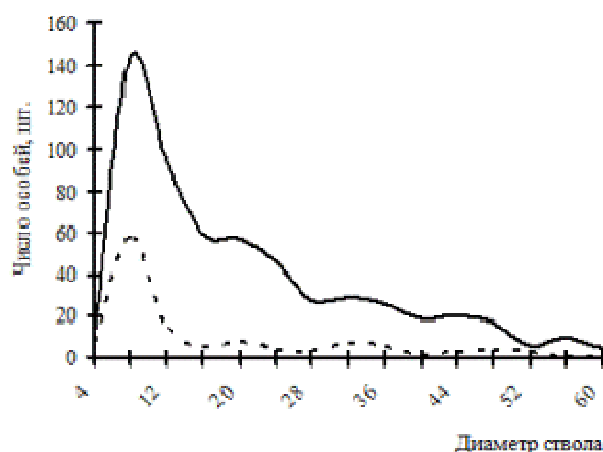


Рис. 43. Частотные распределения древостоя в кедровнике с елью и липой разнотравном

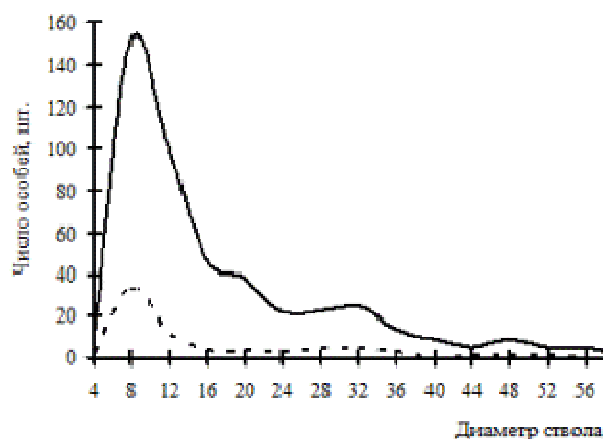


Рис. 44. Частотные распределения древостоя пихтово-кедрового леса (02-2002) на

(01-2002) на территории заповедника
«Бастак» в 2002г.

территории заповедника «Бастак» в 2002г.

В высокодифференцированных древостоях, поддерживающих состояние упорядоченности в строении по толщине, избирательная форма отпада может проходить внутри образованных групп, но основной процесс такого типа отпада происходит в группах угнетенных деревьев и в группе индетерминантных особей. В группе лидеров преобладающей формой отпада является стохастическая. По-видимому, совпадение пиков на обоих кривых может говорить о некоторой стабильности существования групп внутри древостоя: отпад идет строго внутри групп. Примерами таких древостоев могут служить древостои в кедровнике с елью и липой и в пихтово-кедровом лесу (рис. 43-44), наблюдаемые в заповеднике «Бастак», а также древостои в пихтово-кедровом и кедрово-пихтовом лесу (рис. 45-46) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике. Все эти древостои можно отнести к системам, поддерживающим порядок в строении функциональных элементов древостоя в некоторых пределах возмущений. В таких древесных ценозах, по видимому, поддержание состояния равновесия происходит за счет постепенного пополнения в процессе динамики группы тонких деревьев и путем перераспределения особей внутри существующих ценотических групп. Это мы и наблюдали выше при анализе процесса динамики ценотических групп деревьев во времени.

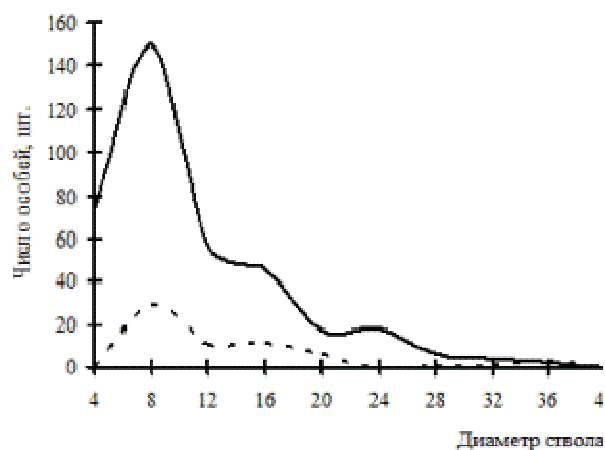


Рис. 45. Частотные распределения древостоя в пихтово-кедровом мохово-мертвопокровном мелкотравно-папоротниковом лесу (пп Ф-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

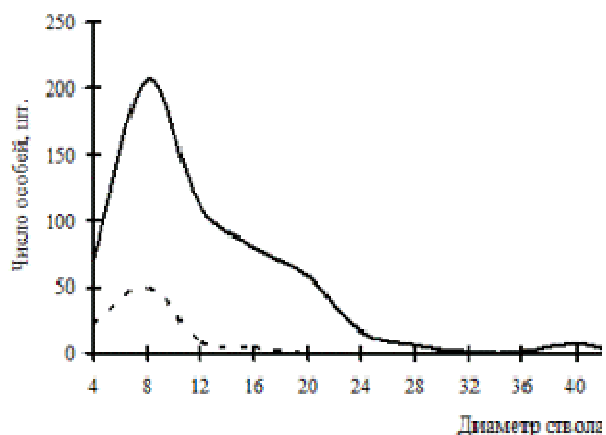


Рис. 46. Частотные распределения древостоя кедрово-пихтово разнотравно-папоротникового леса (пп В-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000г.

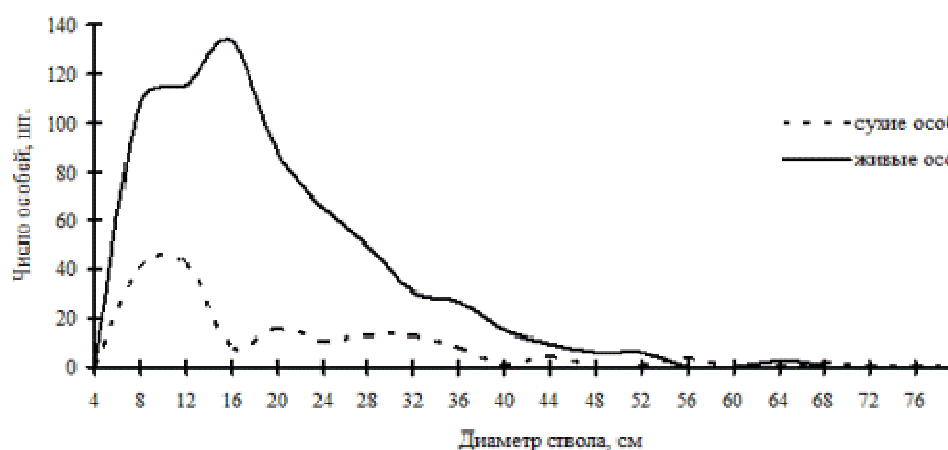


Рис. 47. Частотные распределения древостоя хвойно-широколиственного леса (05-2002) на территории заповедника «Бастак» в 2002г.

Пример иного типа дискриминационного отпада мы наблюдали в хвойно-широколиственном лесу в заповеднике «Бастак». Этот древесный ценоз относится к сложным многокомпонентным системам, состоящим из нескольких ведущих ценопопуляций разных видов. В этом древостое по числу стволов преобладают пихта белокорая, ель аянская, кедр корейский и липа амурская. Несмотря на многочисленность компонентов, этот ценоз можно охарактеризовать как устойчивую систему, сохраняющую упорядоченность в виде наличия всех ценотических групп во внутренней структуре. Как показывает рис. 47, пики и провалы в частотных распределениях живых и сухих деревьев в правой части кривых не совпадают. Возможно, это и есть тот тип отпада, который происходит при перегруппировке,

когда деревья переходят из одной группы в другую, либо когда некоторая часть общей совокупности деревьев распадается на группы по толщине.

В древостоях, находящихся в неустойчивом состоянии, где доля хаоса имеет различную степень, дискриминационный отпад может идти по-разному, и направлен он большей частью на группу угнетенных деревьев. В древостоях с невыработанной ценотической структурой можно встретить дискриминационный тип отпада, который идет непосредственно по группам, если таковые уже образовались внутри ценоза, либо внутри однородной совокупности, если древостой однороден по толщине. Такую картину отпада мы наблюдали в дубняке разнотравном в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике. Как видно из частотных распределений (рис. 48), кривая сухих деревьев практически повторяет характер кривой для живых особей. В кедрово-пихтовом лесу, пройденном рубками, где древостой неоднороден по толщине и разделен на две группы, отпад непосредственно идет внутри образованных групп (рис. 49). В данном сообществе древостой и микрорельеф сильно нарушены в результате рубки и трележки вырубленных деревьев. Однако нами учитывались только сухие деревья, стоящие на корню, поэтому отпад оказался немногочисленным.

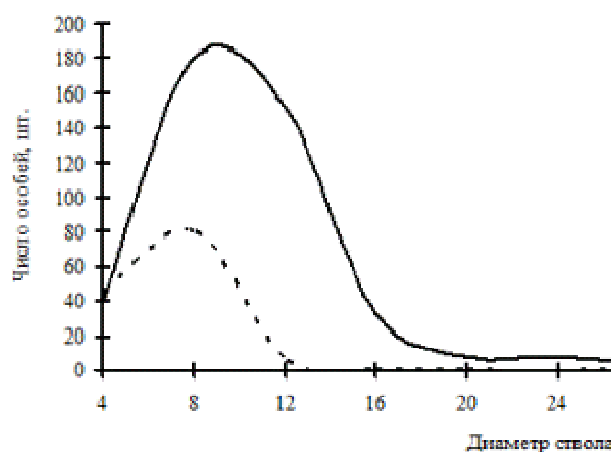


Рис. 48. Частотные распределения древостоя в дубняке рододендроновом разнотравно-осочковом (пп Б-3) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998г.

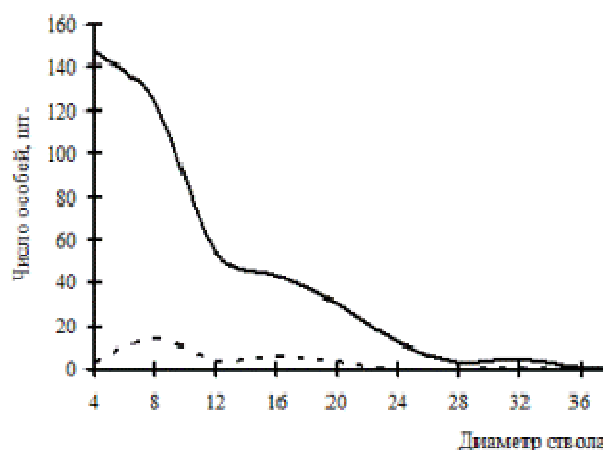


Рис. 49. Частотные распределения древостоя кедрово-пихтового леса (пп В-6) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000г.

В елово-кедрово-зеленомошном лесу, пройденном рубками (рис. 50), в заповеднике «Бастак» и в березово-лиственничном лесу на месте пожара (рис. 51) в Сихотэ-Алинском заповеднике можно наблюдать еще одну форму избирательного отпада. При общей неоднородности этих древесных ценозов распределение сухих деревьев имеет одно модальное значение в группах тонких деревьев. Обратная картина отпада наблюдается в пихтовом лесу (рис. 52): частотное распределение живых особей имеет один отчетливый максимум в группе угнетенных, максимумы в группе индетерминантных и лидеров только

намечаются, а вот кривая сухих деревьев более деформирована. Приведенные примеры показывают разную долю и степень хаоса, а также разные причины, приведшие эти системы в состояние неравновесности. В первых двух случаях это антропогенный фактор, а для пихтового леса - это естественный распад основного древесного яруса. По-видимому, и дискриминационный отпад направлен в таких системах на разные элементы древостоя. В пихтовом лесу такая форма отпада, очевидно, говорит о начале процесса образования ценотических групп, т.е. о процессе самоорганизации древостоя.

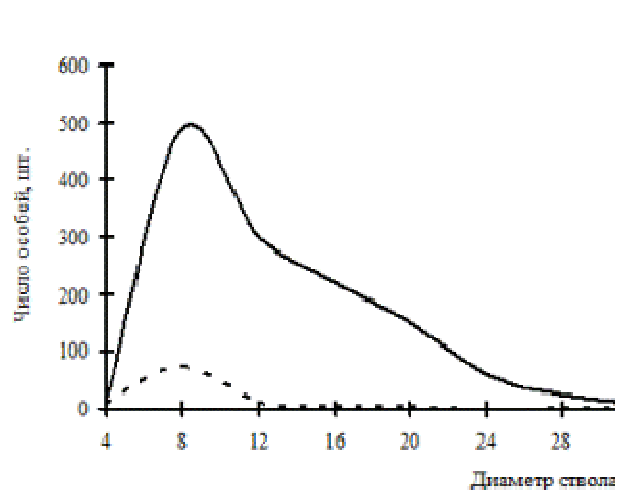


Рис. 50. Частотные распределения древостоя елово-кедрового леса (04-2002) на территории заповедника «Бастак» в 2002г.

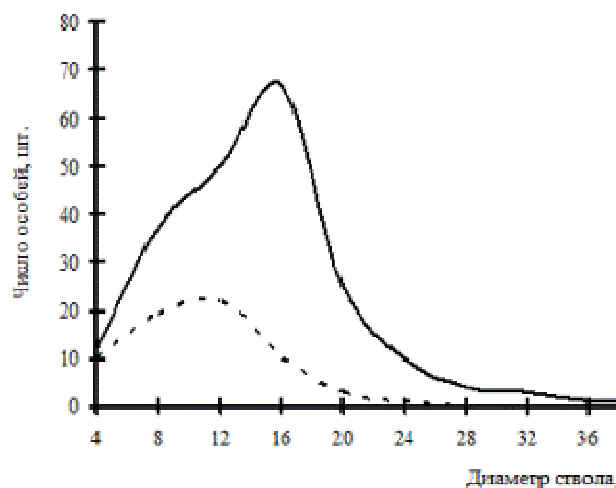


Рис. 51. Частотные распределения древостоя березово-лиственничного леса (пп В-4) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000г.

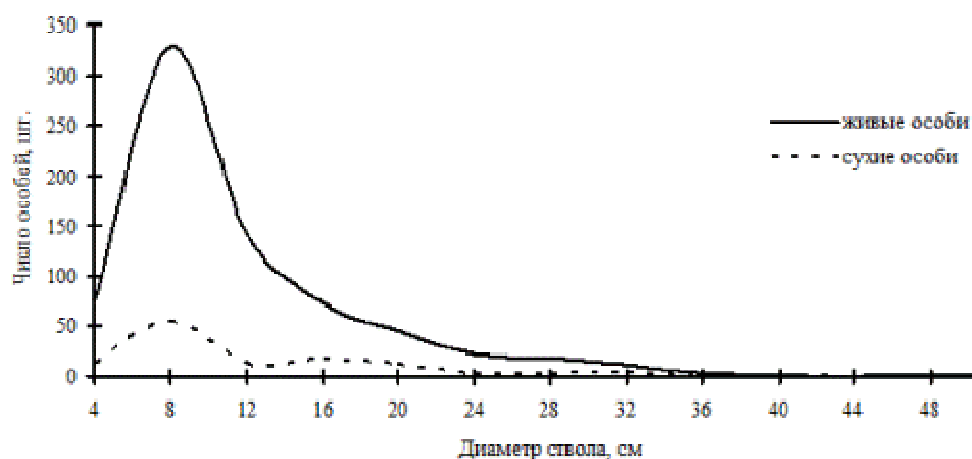


Рис. 52. Частотные распределения древостоя в пихтовом с березой каменной рододендрово-кустарничково-зеленомошном лесу (пп Ф-2) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2005г.

В наших данных можно наблюдать еще несколько примеров избирательного отпада, идущего в неравновесных древостоях, по которым можно судить о переломном моменте в динамике систем. Так, например, в дубняке разнотравно-папоротниковом (рис. 53), который является однородным по толщине и имеет распределение деревьев по толщине, близкое к нормальному,

можно увидеть
несовпадение
кривых
распределения.
Это произошло
по причине
наступившего
переломного
момента, когда
деревья из
группы
угнетенных в
процессе роста
перешли в группу
средних деревьев,
а в результате
жесткой борьбы
выпали в
основном тонкие
деревья с
диаметром ствола
от 6,1 до 10см. В
отличие от
предыдущего
ценоза, дубняк
лещиновый (рис.
54) показывает
более
разнообразное
ценотическое
строение живых
деревьев, но при
этом здесь мы
видим
одновершинное
распределение
сухих особей
непосредственно
в группе тонких
деревьев. Выше
мы
рассматривали
динамику
ценотической
структуры этого
древостоя и
видели, что
характер
распределения
деревьев по
группам не
изменился, т.е.

разнообразие функциональных элементов не увеличилось, лишь группа индетерминантных деревьев сместила свой максимум в ступени большего диаметра, а вот основной отпад пришелся на группу тонкомера. Из смешанных древостоев, находящихся в состоянии неравновесия, можно назвать кедровник с дубом (рис. 55), где дуб монгольский теряет свои позиции лидера.

Теперь в этом ценозе идет смена лидера, сопровождающаяся перестройкой ценотической структуры. Об этом говорит частотное распределение сухих и живых деревьев в этом фитоценозе. Здесь модальные значения кривых мертвых и живых особей не совпадают.

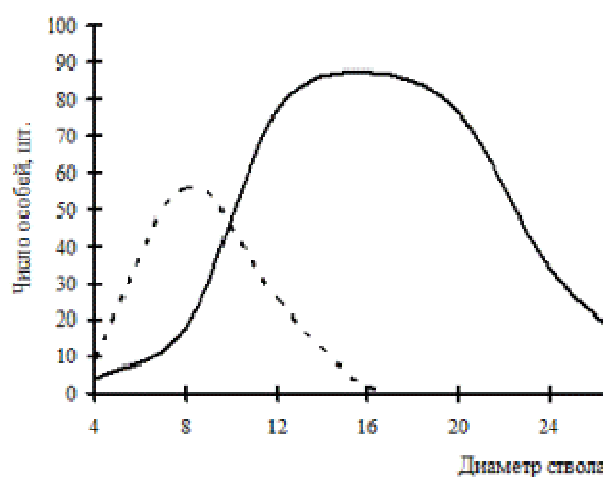


Рис. 53. Общее частотное распределение древостоя в дубняке разнотравно-папоротниковом (пп Б-1) в 1998г. на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

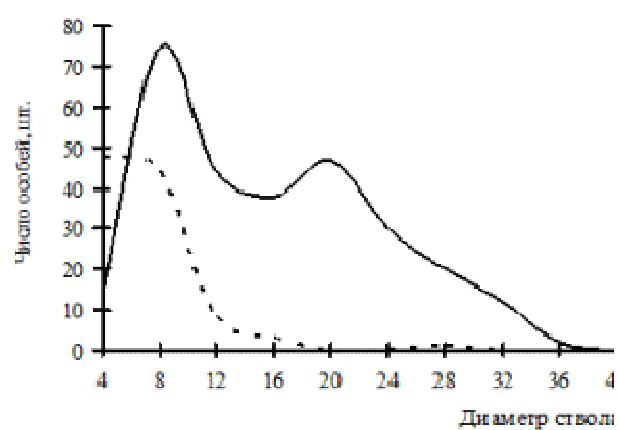


Рис. 54. Частотные распределения древостоя в дубняке лещиновом папоротниково-разнотравном (пп Б-5) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Приведем еще один процесс отпада, который идет в результате усыхания дуба монгольского в дубняке разнотравно-осочковом с примесью берез плосколистной и даурской в Сихотэ-Алинском заповеднике. Участок леса, на котором произошло усыхание дуба, расположен рядом с трассой. По всей вероятности, этот процесс как-то связан с изменением гидрологического режима в связи со строительством шоссе, отсыпкой насыпи и расширением дороги. Выросшие в благоприятных гидрологических условиях довольно крупные деревья дуба монгольского в результате ухудшения условий минерального и водного питания оказались не способны жить дальше в новых условиях и стали слабеть. На соседнем участке леса, а также в той части пробной площади, которая примыкает к этому участку, усыхание дуба уже идет независимо от размеров особей. В общей картине элиминации особей дуба здесь наблюдается преобладание отпада в группе угнетенных деревьев (рис. 56), которая, по-видимому, является самым слабым звеном в этой системе особей. Угнетенные особи первыми реагируют на ухудшение условий в данном сообществе.

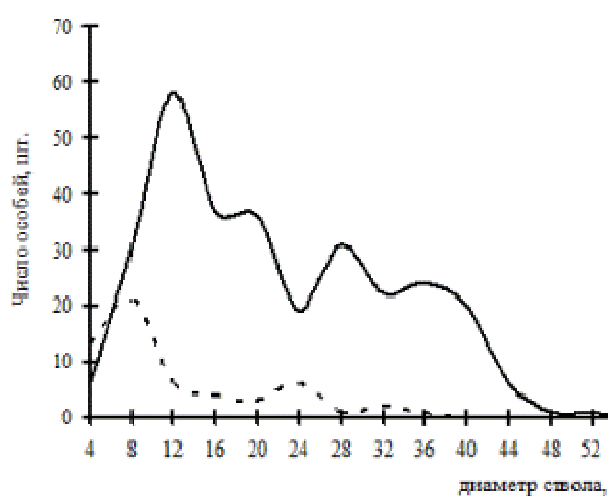


Рис. 55. Частотные распределения древостоя в кедрово-дубовом мелкотравно-мертвопокровном лесу (пп 3-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998г.

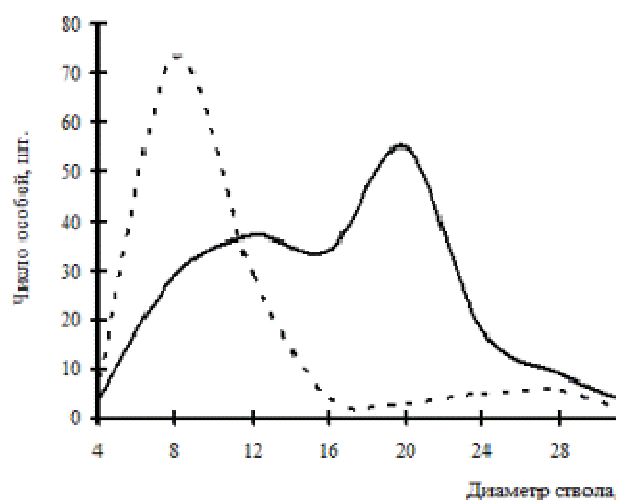


Рис. 56. Частотные распределения древостоя в дубняке разнотравно-осочковом (пп Б-12) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 1998г.

Таким образом, в результате антропогенной и естественной динамики во всех рассмотренных нами фитоценозах идет постепенное увеличение ценотического разнообразия древостоев. В процессе самоорганизации древесных ценозов именно те ценопопуляции, которые могут образовывать устойчивые функциональные элементы в виде групп деревьев различного диаметра, имеют шансы занять лидирующее положение в древостое. Однако для того, чтобы древостой мог поддерживать динамическое равновесие, необходимо, чтобы скорость роста числа элементов превышала скорость отмирания старых. По всей вероятности, можно рассматривать и оценивать не только термодинамическое равновесие растительности ландшафтного района в целом, термодинамическое равновесие отдельного контурфитоценоза, но даже равновесие функциональной части древостоя и отдельного

АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОГО РАЗМЕЩЕНИЯ ДЕРЕВЬЕВ В ФИТОЦЕНОЗЕ

Глубокое понимание биологии взаимосвязи между организмами невозможно без учета пространственного положения особей относительно друг друга. Изначально изучение пространственной структуры растительных сообществ было направлено на выяснение общего характера размещения особей внутри фитоценозов. Исследования многих авторов (Раменский, 1938; Эйтинген, 1949, 1950; Сукачев, 1950; Ярошенко, 1950; Лавренко, 1959; Грей-Смит, 1967; Василевич, 1969; Проскуряков, 1971, 1972, 1973; Злобин, 1972; Ипатов, Тархова, 1975; Корчагин, 1976; Теряба, 1980; Горячев, 1999; Будзан, 2000; Паутов, Ильчуков, 2001; Phillips, 1954; Jones, 1955; Kershaw, 1958, 1959, 1963; Austin, 1968; Goodall, West, 1979; Askew, 1983) показали, что в лесных сообществах размещение деревьев чаще всего бывает групповое. Некоторые исследователи указывали на то, что возможно и случайное размещение деревьев в лесу (Патацкас, 1964, 1967; Кияк, 1989). Регулярный тип распределения особей по площади естественного фитоценоза рассматривается вообще как нехарактерный для естественных сообществ (Выгодская, 1981). Однако имеются немногочисленные работы, авторы которых доказывают возможность регулярного размещения деревьев по площади некоторых фитоценозов (Грибанов, 1984; Цветков, 1986; Пегов, 1987; Галанин, 1989; Зимов, 1993). Как отмечает В.Ф. Цветков (1986), наибольшей регулярностью размещения деревьев характеризуются послепожарные молодняки, наибольшей беспорядочностью – древостои, формирующиеся из подроста предварительной генерации, а также древостои при последующем растянутом во времени лесовозобновлении.

Процесс появления всходов деревьев различных пород в данной точке фитоценоза является стохастическим, и размещение всходов и подроста по площади оказывается случайным. Вместе с тем нельзя исключать и причины, повышающие вероятность появления всходов, следовательно, и большую их плотность, на некоторых ограниченных участках (деятельность животных, неоднородность среды, связанная с микрорельефом, скопления всходов под материнскими деревьями и т.п.). Очевидно, что в этих случаях может возникать групповое размещение всходов (Ипатов, Тархова, 1975; Batista, Maguire, 1998). Некоторые авторы (Чудный, 1976; Бузыкин и др., 1985) отмечают, что с возрастом распределение оснований стволов по площади, которое в молодняке было групповым, все более приближается к случайному из-за отпада части особей. Другие же авторы, напротив, показывают, что с возрастом в древостое происходит лишь перераспределение групп деревьев, группы же при этом сохраняются (Эйтинген, 1949, 1950; Проскуряков, 1971; Ипатов, Тархова, 1975). Л.А. Пегов (1987), рассматривая горизонтальную структуру девственных перестойных древостоев, показал, что в процессе их естественного развития происходит регуляризация размещения деревьев, которая является следствием ряда ценотических процессов. Исследования В.В. Плотникова (1974) убедительно показали, что деревья, одинаковые по ценотическому положению, растут значительно хуже, если они оказываются ближайшими соседями.

Анализ горизонтальной структуры ценопопуляций растений в геоботанике начался с выяснения того, насколько реальное распределение особей в ценозе соответствует определенным стандартным математическим моделям распределений. В результате огромного числа исследований по этому вопросу (Грейг-Смит, 1967; Василевич, 1969) стало ясно, что пространственную структуру растительных сообществ нельзя описывать простым отнесением к тому или другому типу размещения, она намного сложнее и многогранней.

Наряду с первичной мозаичностью, которая связана с микрорельефом, выделяют вторичную мозаичность, которую связывают с жизнедеятельностью видов-эдификаторов и общественными отношениями между особями внутри сообщества. В геоботанике участки, контролируемые отдельными особями растений эдификаторов, принято называть фитогенными полями (Уранов, 1965). Согласно теории фитогенного поля А.А. Уранова,

каждая особь эдификатор и субэдификатор в фитоценозе в процессе своей жизнедеятельности (роста и развития) определенным образом воздействует на среду своего обитания, как в подземной, так и в надземной сферах. В результате этого среда обитания в зоне жизни такой особи приобретает некие свойства, характерные именно для данной особи. Другие растения, живущие в этой зоне или тесно связанные с нею своей жизнедеятельностью, находятся под определенным воздействием особи эдификатора. Зона вокруг особи эдификатора или субэдификатора, в пределах которой другие растения испытывают заметное воздействие данной особи, называется ее фитогенным полем.

Реальность фитогенных полей была доказана специальными исследованиями, в которых изучались изменения частоты встречи разных видов на разном расстоянии от особей вида эдификатора (Лашинский, Гинзбург, 1972; Уранов, Михайлова, 1974; Лашинский, 1975; Галанин и др., 1976, 1979; Михайлова, 1977; Галанин, 1980, 1989; Галанин, Дегтева, 1982; Демьянов, 1977, 1978, 1980, 1982, 1992; Санникова, 1979; Самойлов, 1980, 1983, 1986; Самойлов, Тархова, 1993; Паль и др., 1989; Ястребов, 1989, Ястребов, Лычная 1993; и др.). Было показано, что каждая особь в пределах своего фитогенного поля использует большую часть эдафического потенциала местообитания (Галанин, 1991) и таким образом «разгружает» в этом месте эдафическое поле местообитания, являясь фактором его разгрузки в данной конкретной зоне. Автором было показано, что в результате взаимодействий особей растений в фитоценозах посредством соприкосновения и наложения их фитогенных полей даже на совершенно однородном эдафическом фоне формируется неоднородная фитоценотическая система, своей неоднородностью обеспечивающая более оптимальный режим биологического круговорота, чем однородная фитоценотическая система. Другими авторами (Ястребов, 1998) было указано на то, что при наложении фитогенных полей в сообществе происходит простое наложение, а не суммарное воздействие фитогенных полей составляющих ценоз особей.

Как известно, непосредственное взаимодействие растений имеет место только в том случае, если имеет место полное или частичное наложение или пересечение их фитогенных полей. Картина размещения фитогенных полей в ценозе и распределение их напряженности усложняются вследствие изменчивости растений по мере их роста и развития. Напряженность фитогенных полей изменяется в зависимости от изменения общих условий местообитания, а также в зависимости от внутреннего наследственно закрепленного ритма развития растения. Именно в результате индивидуального взаимодействия особей растений разных видов и разных экобиоморфов в пределах контурфитоценоза формируется гетерогенность на уровне ценоячеек (Ипатов, 1970; Бузыкин и др., 1985; Галанин, 1989). Ценоячейка, по определению В.С. Ипатова (1999), состоит из растений, объединенных индивидуальными топическими, трофическими и конкурентными отношениями. В молодом древостое, где еще не произошла дифференциация на социальные группы, ценоячейка морфологически не выражена. Позднее, в процессе дифференциации древостоя на социальные группы, партнерами в ценоячейке становятся особи, заметно различающиеся конкурентной мощностью и степенью ограничительных воздействий в силу естественно возрастающего варьирования морфологических признаков. В сомкнутом фитоценозе одно и то же растение может входить в несколько ценоячеек. В сформировавшемся древостое организующим началом выступают господствующие особи, именно они становятся центрами ценоячеек, в которые входят окружающие их угнетенные и индетерминантные особи. Если древостой сильно изрежен, то связь между деревьями исчезает, и ценоячейки становятся особенно заметны.

В значительной степени особенности ценоячеек определяются первичными неоднородностями среды обитания. Ценоячейку называют «единицей общественной жизни», но в то же время некоторые авторы указывают, что как система она обладает слишком низкой степенью целостности и не может воспринимать воздействия среды как

единое организованное целое, а также ей не присуще главное свойство системы - самовоспроизводимость. Поэтому ценоячейку предлагают считать переходным уровнем между организменным уровнем организации и надорганизменным, или ценопопуляционным (Бузыкин и др., 1985).

Подводя итоги вышесказанному, можно прийти к заключению, что фитоценологическое изучение пространственной структуры шло от выяснения общего типа пространственного размещения к изучению внутренних функциональных частей фитоценоза – ценоячеек, их пространственных особенностей и закономерностей существования и функционирования.

Как уже говорилось выше, строение древесного ценоза нельзя рассматривать, не учитывая особенностей пространственной структуры древостоя. Можно ли, выделяя функциональные группы по толщине (группы господствующих, индетерминантных и угнетенных деревьев), выявить пространственный ритм внутри классов, и существуют ли какие-то особенности размещения групп относительно друг друга? Если такой ритм относительно выделяемых функциональных частей древостоя существует, то будет ли он общим для всех фитоценозов, будут ли границы для трех разных социальных групп деревьев подобны в разных древесных ценозах?

Для выявления пространственного ритма в размещении особей внутри групп деревьев разных по толщине и для сравнения реального размещения особей с модельным случайным размещением нами был использован метод геометрического накопления частот, предложенный С.А. Зимовым (1993). Раннее похожим приемом для изучения древостоев пользовались некоторые другие авторы (Бузыкин и др., 1983, 1985; Секретенко, 1984).

Исходным фактическим материалом для этого исследования послужили планы размещения деревьев по постоянным пробным площадям, составленные в период с 1997 по 2005гг. В результате проделанной работы были построены модели фитогенных полей для общих совокупностей деревьев (без различия их видовой принадлежности) а также модели фитогенных полей для разных видов и разных ценологических групп деревьев (группы деревьев выделялись в зависимости от частотного распределения особей по ступеням толщины).

С помощью координат деревьев на постоянной пробной площади программой TreeSta 1.1 строится поле реального размещения деревьев. Далее строится поле вероятности встречи особей по отношению к особи эдификатору в виде круга, диаметр которого в масштабе соответствовал 10м на пробной площади. Этот круг был разделен на квадратики со стороной, соответствующей на местности 1м. При этом, центр модельного круга накладывался на первое дерево на плане площади, после этого на круг в виде точек переносятся все другие деревья, которые попадали в этот круг. Затем круг переносится на второе дерево. Ориентация по сторонам света сохраняется той же, которая была в случае первого дерева. Все особи, попадающие в круг в фитогенном поле второй модельной особи, также наносятся на тот же круг в соответствии с их размещением в пределах фитогенного поля этой второй особи. Далее эта процедура совершается над фитогенным полем и его обитателями третьей особи, четвертой особи, пятой и т.д. Таким образом, на пробной площади были охвачены все особи эдификаторы.

В результате проделанной работы на модельный круг, который можно рассматривать как модель размещения подчиненных особей в геометрически усредненном фитогенном поле особей вида эдификатора, были занесены все подчиненные особи всех видов, встретившихся в фитогенных полях всех особей, выбранных в качестве особей эдификаторов. Кроме того, в результате геометрического накопления частот встречи деревьев в фитогенном поле особей эдификаторов можно выявить распределение частот встречи подчиненных видов дифференцированно по видам или по ступеням толщины. Например, можно изучить распределение только толстых деревьев вида А в фитогенном

поле особей эдификаторов того же вида А, или распределение тонких особей вида В в фитогенном поле особей эдификаторов вида А, и в других сочетаниях. Перемещая на плане пробной площади круг от дерева к дереву, помещая всякий раз в центр круга выбранную особь эдификатор, всегда одинаково ориентируя круг относительно сторон света, мы фиксируем распределение всех остальных особей всех видов в пределах этого круга. Так мы накапливаем на круге частоты встречи условно подчиненных особей в фитогенном поле усредненной особи эдификатора. В соответствующих квадратах, на которые может быть разделен круг, мы можем определить относительную частоту встречи особей того или иного подчиненного вида, или той или иной ступени толщины. Эти эмпирические относительные частоты можно сравнивать с теоретически ожидаемыми частотами при случайном распределении подчиненных особей относительно особей эдификаторов и устанавливать статистическую достоверность отличия эмпирического распределения от теоретического. В принципе на множестве квадратов, на которое разделено поле эмпирических относительных частот (круг) можно задать любую модель ожидаемых относительных частот, в том числе и модель регулярного распределения подчиненных особей.

В результате такой обработки круг накопленных частот подчиненных особей оказывается покрыт множеством точек или маленьких кружочков. Каждая точка, или небольшой кружочек, размер которого пропорционален толщине дерева, а цвет соответствует определенному виду, обозначает реальную особь, растущую на данной пробной площади, пустые кружочки обозначают сухие деревья разных видов. В центре модельного круга находится некая «среднестатистическая действующая особь».

Если после проведения процедуры геометрического суммирования особей в фитогенном поле эдификатора в каком-то направлении и на каком-то расстоянии от центра круга выявилось слишком большое количество точек, больше ожидаемого или, наоборот, выявился разреженный участок, то это значит, что на этом расстоянии в этом направлении в пределах фитогенного поля особей эдификаторов вероятность встретить другое дерево отличается от теоретически ожидаемой вероятности. По данному методу была составлена компьютерная программа, которая позволяет проделывать эту процедуру с помощью ПК при наличии матрицы с координатами размещения особей деревьев по конкретной пробной площади.

Как показали наши данные, при анализе характера распределения деревьев по толщине можно проследить общие закономерности при выделении ценотических классов для разных фитоценозов, это выражается в максимумах на кривых распределения. Что касается характера размещения деревьев внутри выделенных групп, а также размещения деревьев, составляющих разные группы, нам удалось выявить некоторые общие черты, однако общего ритма для всех рассмотренных древостоев не прослеживается.

Вероятность встретить два идентичных фитоценоза (с абсолютным повторением списка видов, их соотношения по массе и закономерностям пространственного сочетания) приближается к нулю (Миркин, Розенберг, 1978). Для каждого древесного ценоза характерен свой рисунок размещения как внутри разных групп деревьев по толщине, так и между группами и в плане общего рисунка размещения, это непосредственно отражается на существовании и наличии социальных классов деревьев. Пространственный рисунок размещения особей часто бывает очень сложным. Очень сильное влияние на этот рисунок оказывает изначальная неоднородность рельефа, а также вторичная неоднородность рельефа, которую создали сами растения - особи эдификаторы. Пространственный ритм может выражаться в уменьшении или увеличении расстояния между деревьями внутри одной ценотической группы или между деревьями разных ценотических классов, а также в чередовании участков повышенной и пониженной вероятности встречи деревьев.

4.1. Пространственная структура нарушенных и неустойчивых древостоев

Примером, где пространственный характер размещения деревьев задан в основном первичной неоднородностью экотопа, может служить участок возобновления на месте сплошной вырубki, где идет формирование лиственнично-кедрового леса (рис. 58). Этот участок расположен на нагорной террасе в верхней части склона юго-западной экспозиции в Сохондинском биосферном заповеднике. На пространственную структуру формирующегося сообщества здесь очень сильно оказывает влияние характер субстрата, который состоит из россыпи гранитогнейсовых каменных глыб различного диаметра, зарастающих накипными лишайниками; между глыбами встречаются подушки эпигейных кустистых лишайников и зеленых мхов, местами развит довольно обильный кустарниковый подлесок (Галанин, Беликович, 2004).

Из общего поля вероятности встречи деревьев в пределах фитогенных полей особей эдификаторов (в центре поля побывали все особи, растущие на пробной площади), можно увидеть, что вероятность встречи соседних особей в пределах фитогенных полей большинства деревьев чаще всего одинакова на всех участках поля, что выражается в распределении точек по квадратам, однако сгущение этих точек в пределах квадратной сетки имеет определенную структуру. Вблизи центра поля, т.е. ближе к особи эдификатору, можно выделить зону из несколько участков повышенной и пониженной вероятности встречи подчиненных особей деревьев, при этом эти участки сгущений и разрежений чередуются между собой и вытянуты в направлении север-юг (рис. 59). Участок повышенной вероятности встречи подчиненных деревьев на расстоянии 1 м от центра круга может указывать на средний размер мелких каменистых пятен, по краям которых растут деревья в этом сообществе, а сгущения точек в том же направлении на расстоянии 2-3 м можно считать средним размером более крупных пятен каменных глыб.

Социальная структура этого формирующегося древостоя еще не сформирована, на что указывает частотное распределение деревьев по толщине ствола (рис. 57; фото 11). Многочисленной здесь является только группа угнетенных деревьев, поэтому пространственная картина для группы тонких деревьев идентична общей картине размещения всех подчиненных деревьев (рис. 60). Поле вероятности для угнетенных деревьев, в центре которого побывали только особи с диаметром ствола 2,1-14 см, полностью повторяет характер общего поля вероятности встречи соседних деревьев. Так как взаимовлияние между деревьями здесь слабо выражено и элементы ценоза здесь разбросаны в основном случайным образом, та доля неслучайности в размещении особей, которая выявилась с помощью модельного круга, существует за счет внешних факторов среды. Так как процесс изреживания в результате конкуренции здесь еще не начался, следует ожидать, что по мере формирования социальной структуры пространственный ритм будет меняться, однако первичная неоднородность микрорельефа, оставит свой отпечаток на характере пространственного рисунка размещения особей в пределах этого сообщества.

Даже на данном этапе формирования древостоя можно отметить и тот факт, что для разных пород деревьев помимо выявленных общих закономерностей, выраженных в направлении и расстоянии, на которых вероятность встречи будет выше или ниже, можно проследить индивидуальные особенности размещения как относительно особей той же породы, так и относительно особей других пород. Некоторые особенности в характере размещения деревьев основных ценопопуляций, формирующих данный древостой, можно проследить и на общем модельном круге. Так, например, это заметно для кедра сибирского и выражается в повышенной вероятности встречи особей этого вида в направлении восток-запад и на меньшем, в отличие от особей лиственницы, расстоянии от центра круга.



Фото 11. Кедрово-лиственничное возобновление после сплошной рубки и пожара (пп 7-2000) в Сохондинском биосферном заповеднике

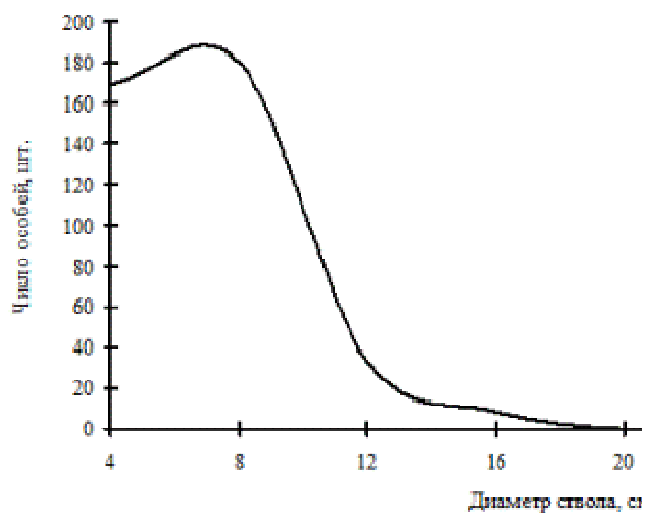


Рис. 57. Общее частотное распределение формирующегося древостоя на месте сплошной вырубki и пожара (пп 7-2000) на территории Сохондинского биосферного заповедника в 2005 г.

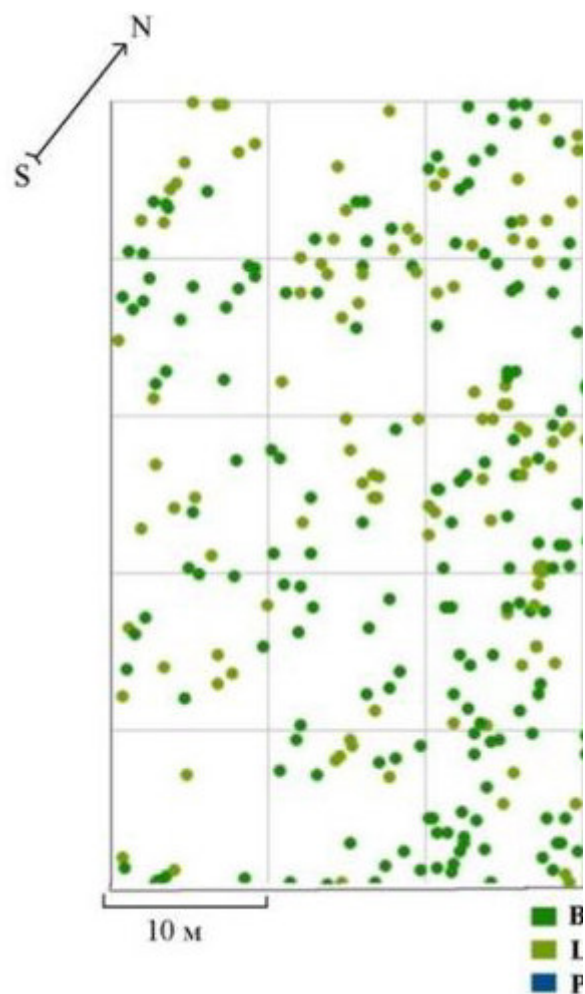


Рис. 58. Картосхема постоянной пробной площади пп 7- 2000. Кедрово-лиственничное возобновление на месте сплошной вырубki и пожара на территории Сохондинского биосферного заповедника

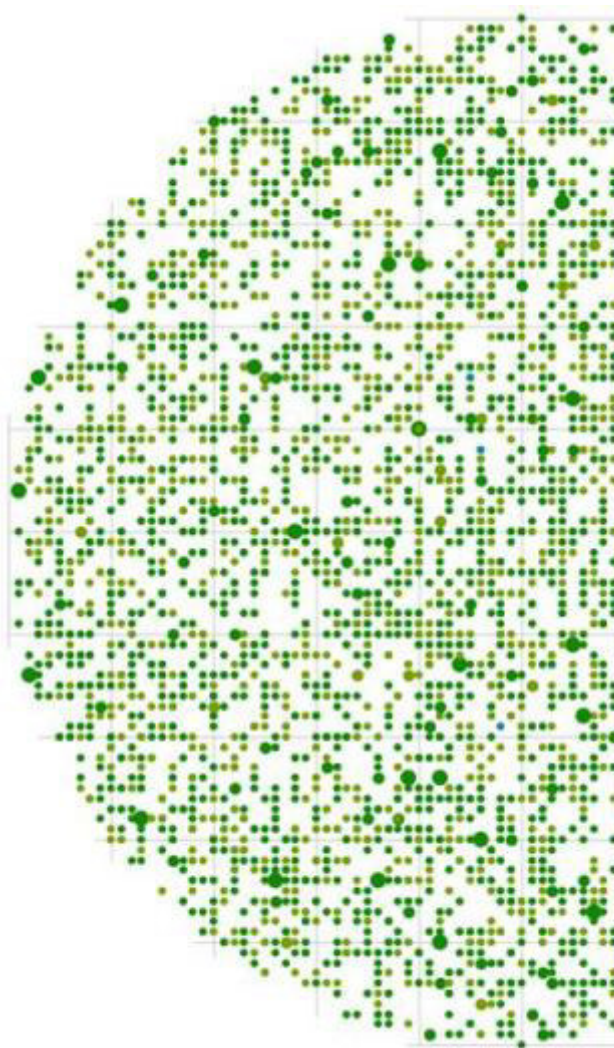


Рис. 59. Поле вероятности встречи деревьев в пределах фитогенного поля среднестатистической особи в кедрово-лиственничном возобновлении на постоянной пробной площади пп 7-2000 в Сохондинском заповеднике; кружки разного диаметра обозначают деревья разной толщины; скопление точек говорит о повышенной вероятности встречи, отсутствие точек говорит о пониженной вероятности встречи особи на данном расстоянии от среднестатистической особи

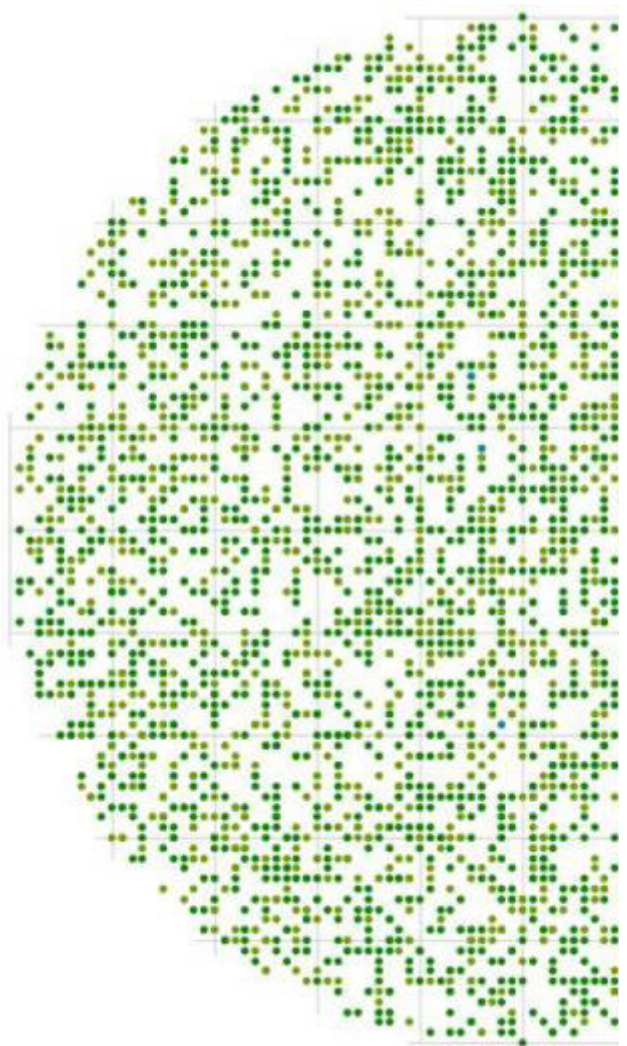


Рис. 60. Поле вероятности встречи деревьев в группе угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в кедрово-лиственничном возобновлении на постоянной пробной площади пп 7-2000 в Сохондинском заповеднике

Еще одним примером древостоя с преобладанием только одной группы угнетенных деревьев может служить дубовое криволесье, произрастающее в средней части склона западной экспозиции в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике. Как уже отмечалось выше, этот тип леса произрастает в экстремальных условиях окружающей среды: близость моря, сильные ветра и периодически повторяющиеся пожары определяют внутреннее строение прибрежных дубняков как в плане социальной структуры, так и в плане характера размещения деревьев. В данном случае пространственная структура древостоя также определена антропогенными факторами. Леса из дуба монгольского, произрастая в нижнем лесном поясе, где периодически происходят пожары, часто имеют порослевое или гнездовое размещение особей. На примере дубового криволесья это можно увидеть на

схеме размещения деревьев в пределах постоянной пробной площади (рис. 62) и на поле вероятности встречи деревьев в пределах фитогенного поля среднестатистической особи (рис. 63): это проявляется в наличии зоны вокруг центра поля, где вероятность встретить соседнюю особь очень высока. Так как древостой на данном участке леса представлен в основном тонкими особями, общее поле вероятности встречи и поле вероятности встречи деревьев внутри группы тонких деревьев имеют идентичный характер (рис. 64). Большинство особей в этом древостое имеют одинаковые размеры, что отражается на распределении деревьев по классам толщины (рис. 61). Особи растут здесь чаще всего группами, что выражается в повышенной вероятности встречи соседних особей на близком расстоянии от центра поля.



Фото 13. Кедрово-лиственничные и лиственнично-кедровые леса Сохондинского заповедника в окрестностях стационара Верхний Букукун

В разных направлениях и на разных расстояниях от модельных особей эдификаторов имеем зоны с повышенной и пониженной вероятностью встречи соседних подчиненных деревьев. По-видимому, первая зона повышенной вероятности встречи на расстоянии примерно 0,5-1,5м от центра показывает расстояние, чаще всего встречающееся между особями внутри групп, образованных в процессе возобновления после очередного пожара,

а вторая зона повышенной вероятности встречи на расстоянии около 3м указывает на среднее расстояние между соседними группами. Между двумя этими зонами повышенной вероятности встречи деревьев можно выделить зону, где плотность точек не так велика, чаще всего на этом расстоянии растут деревья, не образующие плотные группы.

В двух рассмотренных нами примерах можно обнаружить общее – единичный отпад деревьев. В отличие от рассмотренного выше примера из Сохондинского заповедника, в данном ценозе мы наблюдаем начало естественного изреживания древостоя в процессе конкуренции. Однако, как показывают исследования многих авторов, изучавших приморские дубняки (Колесников, 1938, 1969; Дылис, Виппер, 1953; Шеметова, 1975; Флягина, 1993; Добрынин, 1999; Галанин и др., 2000), и наши собственные наблюдения, из-за суровых условий произрастания и часто повторяющихся пожаров в дубняках, произрастающих на побережье, чаще всего сохраняется групповое размещение особей.

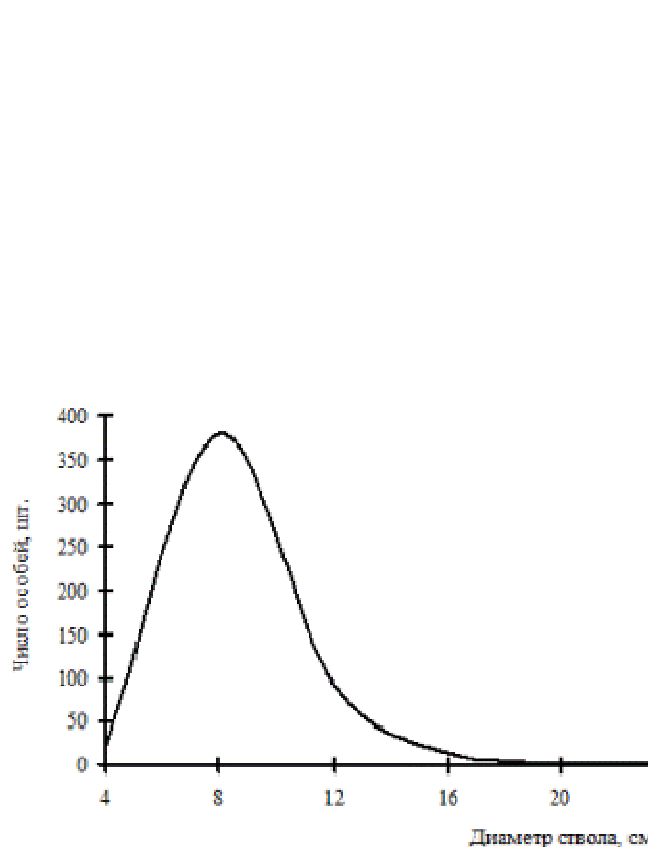


Рис. 61. Общее частотное распределение деревьев по толщине древостоя в дубовом криволесье (пп А-1) в 2000г. на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

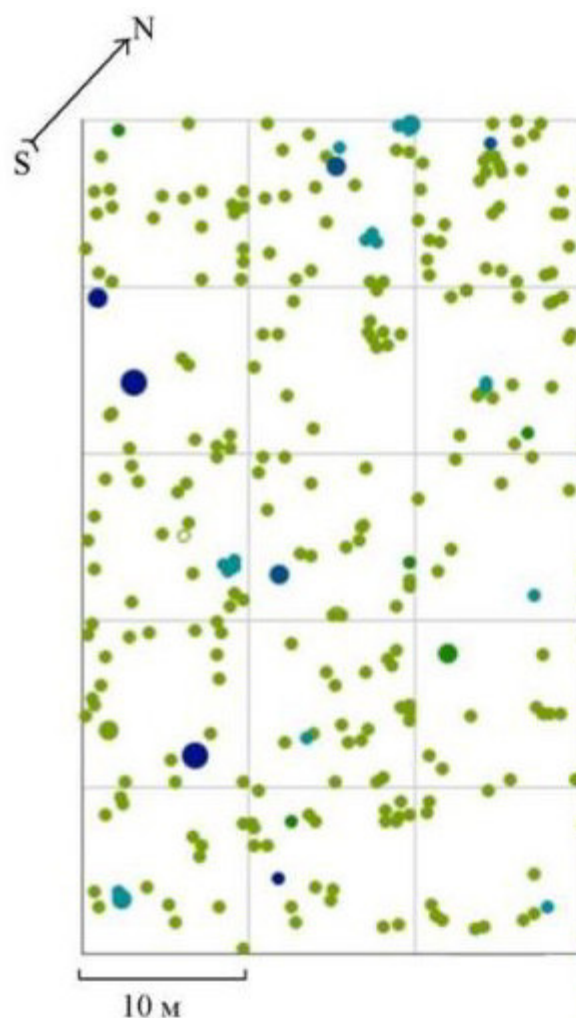


Рис. 62. Картосхема постоянной пробной площади пп А-1. Дубовое криволесье на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. Точки, заполненные цветом – живые деревья; точки, незаполненные цветом – сухие деревья

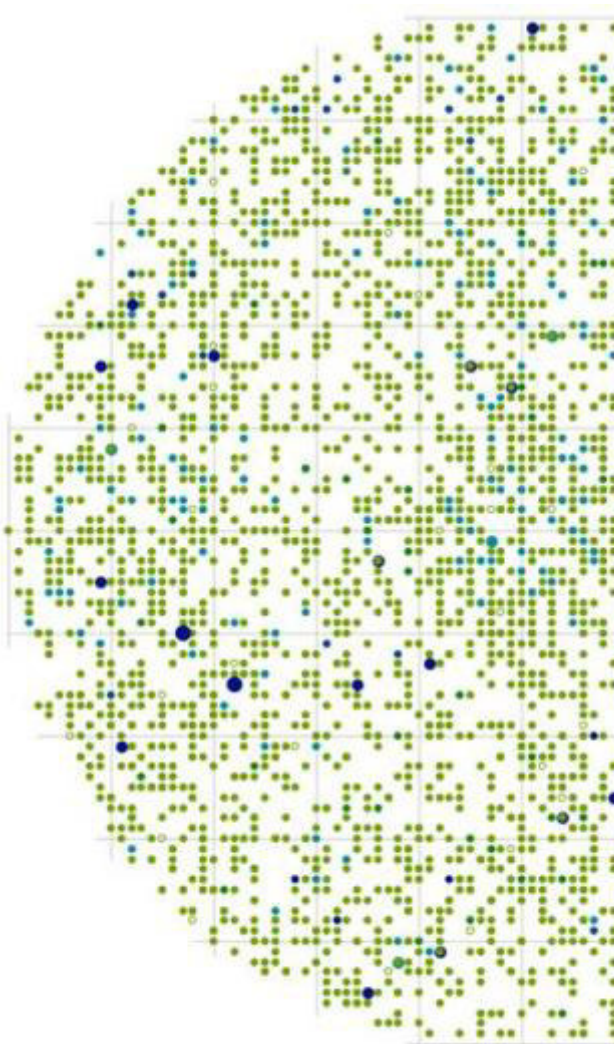


Рис. 63. Поле вероятности встречи деревьев в пределах фитогенного поля среднестатистической особи в дубовом криволесье (пп А-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

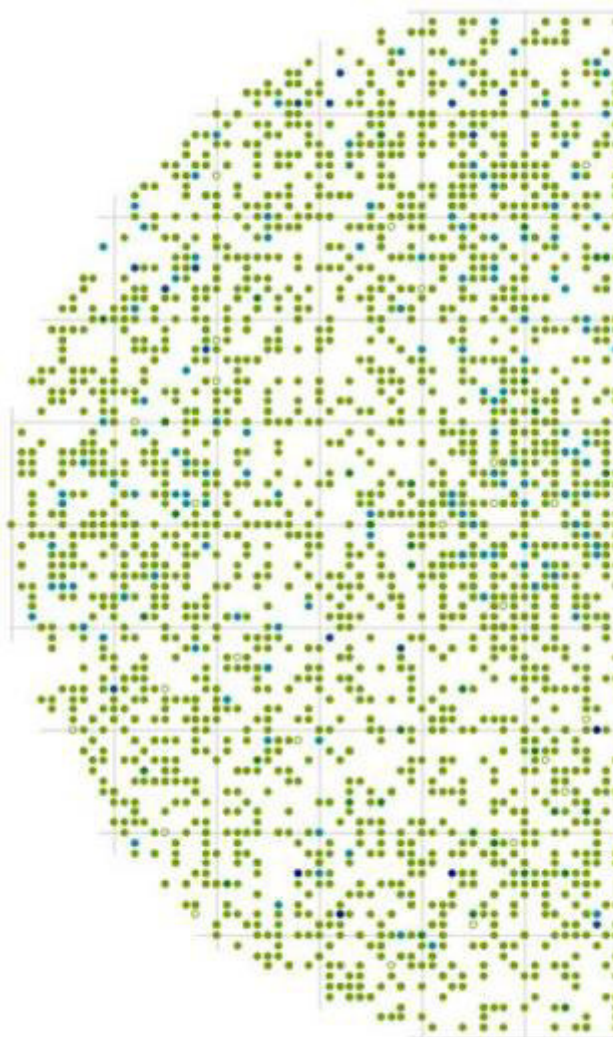


Рис. 64. Поле вероятности встречи деревьев из группы угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в дубовом криволесье (пп А-1) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Искусственно созданные древостои также имеют свои особенные черты строения и характер размещения. Среди наших примеров это относится к лиственничнику бамбуковому, произрастающему на юге о-ва Сахалин (Фото 12). Этот участок леса расположен на верхней выположенной части невысокого отрога горного хребта, юго-восточной экспозиции. В микрорельефе здесь ярко выражена бугорковатость: бугры примерно 50-100 см высоты и 1,5-3,0 м в поперечнике часто несколько вытянуты вдоль по склону. Там, где склон круче, бугры выше и западины между ними (до 1 м шириной) глубже. Микрорельеф образован за счет смыва почвы талыми и дождевыми водами, которые, стекая по склону, огибают деревья. Таким образом все деревья оказываются на вершинах бугров, а в понижениях деревьев нет. Посадки лиственницы были проведены здесь в конце 30-х годов на месте сплошных рубок. Коренным типом леса на месте посадок является пихтово-еловый разнотравно-кустарниковый лес с примесью широколиственных пород и подлеском из курильского бамбука (Галанин и др., 2006).

Данный пример искусственно созданного фитоценоза показывает неудачную попытку переделывания человеком созданных природой систем. Эта искусственная система не имеет устойчивого характера и со временем меняет свою эколого-ценотическую

структуру на более оптимальную в данных условиях. Как уже отмечалось выше, характер размещения деревьев в рассматриваемом древостое задан особенностями микрорельефа, но в данном случае этот микрорельеф создан самими растениями в процессе их совместного произрастания.

Произрастая на вершинах бугров деревья, выдерживают некоторое расстояние, на котором вероятность встретить соседнее дерево мала - это расстояние равняется размеру бугров и западин между ними (рис. 67). Древостой на данном участке разделен на две ценоотические группы по толщине (рис. 65). Как показывает рис. 68, особи из группы угнетенных деревьев, которую в основном образуют особи березы пушистой, пихты сахалинской и сосны обыкновенной, могут произрастать на более близком расстоянии внутри группы. Дело в том, что при анализе характера размещения учитывался и сухостой, который графически обозначен пустыми точками. Даже при взгляде на общую схему размещения деревьев по пробной площади можно увидеть неоднородный характер размещения сухих особей по площади контурфитоценоза (рис.66).

Большая часть сухих деревьев, а это в основном особи из группы угнетенных деревьев, росли в правой части пробной площади, особенно в верхнем углу.

Из поля вероятности встречи тонких особей внутри группы можно увидеть, что живые особи этой группы чаще встречаются на большем расстоянии от центра, чем сухие деревья. Группа индетерминантных деревьев образована в основном особями лиственницы. Внутри этой группы деревьев зона пониженной вероятности встречи вблизи центра имеет больший размер (по-видимому, размер бугров, на которых произрастают особи этой группы деревьев, в среднем имеют большие размеры: об этом свидетельствует и характер размещения угнетенных деревьев относительно группы индетерминантных). Вероятность встречи деревьев из группы угнетенных вблизи особей с диаметром ствола от 10,1 до 30см в среднем ниже, чем вероятность встретить другую особь из группы тонких деревьев, причем это относится и к живым особям группы угнетенных, и к сухостю.



Фото 12. Лиственничный лес с подлеском из курильского бамбука на о. Сахалин на пп 1-2005

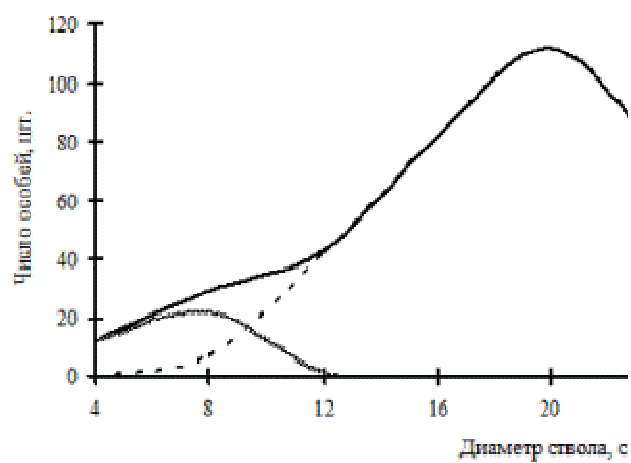


Рис. 65. Частотные распределения всего древостоя лиственного леса и отдельных видов входящих в его состав (пп 1-2005), расположенного на юге острова Сахалин в 2005 г.

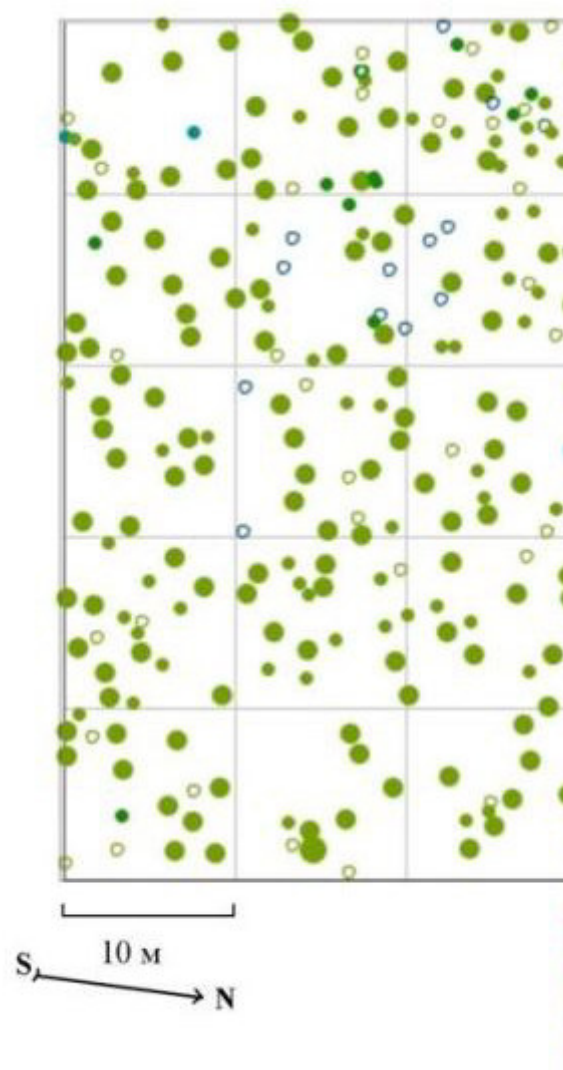


Рис. 66. Картосхема постоянной пробной площади пп 1-2005. Лиственный лес на острове Сахалин

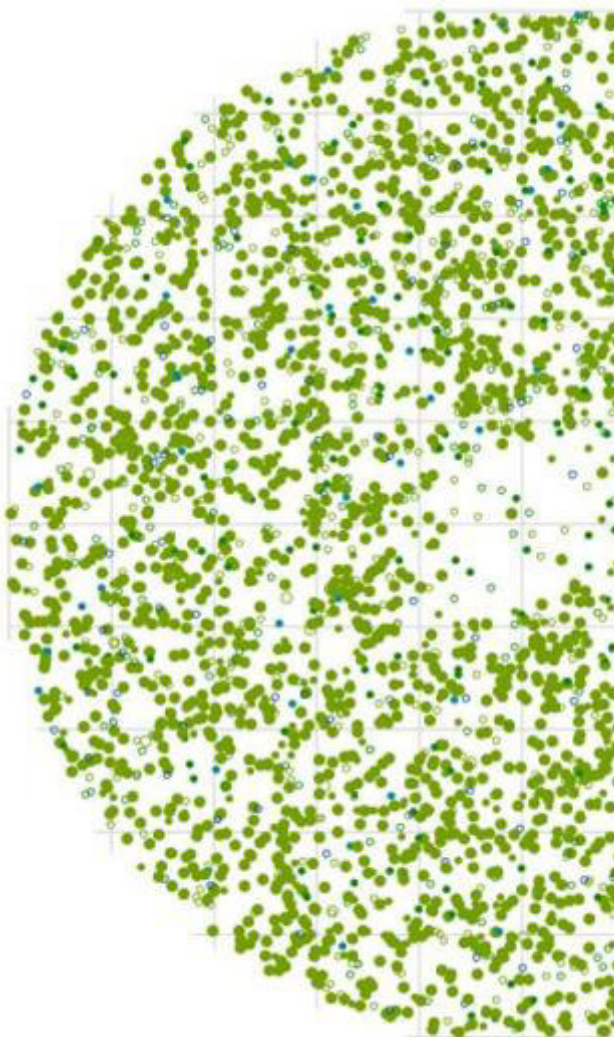


Рис. 67. Поле вероятности встречи деревьев в пределах фитогенного поля среднестатистической особи в лиственничном лесу (пп 1-2005) на острове Сахалин

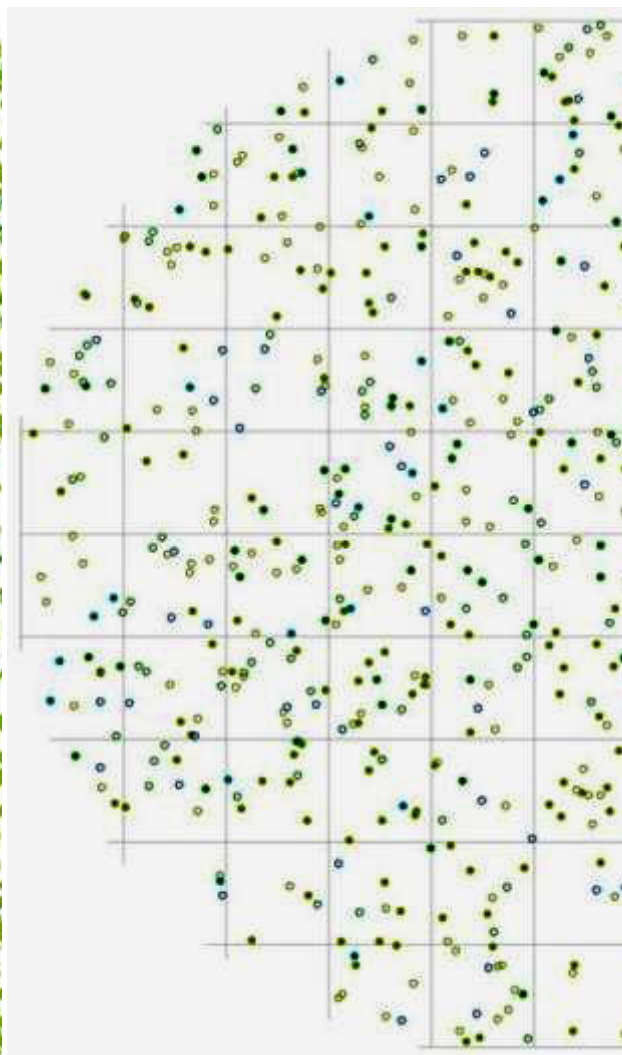


Рис. 68. Поле вероятности встречи деревьев в группе угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в лиственничном лесу (пп 1-2005) на острове Сахалин

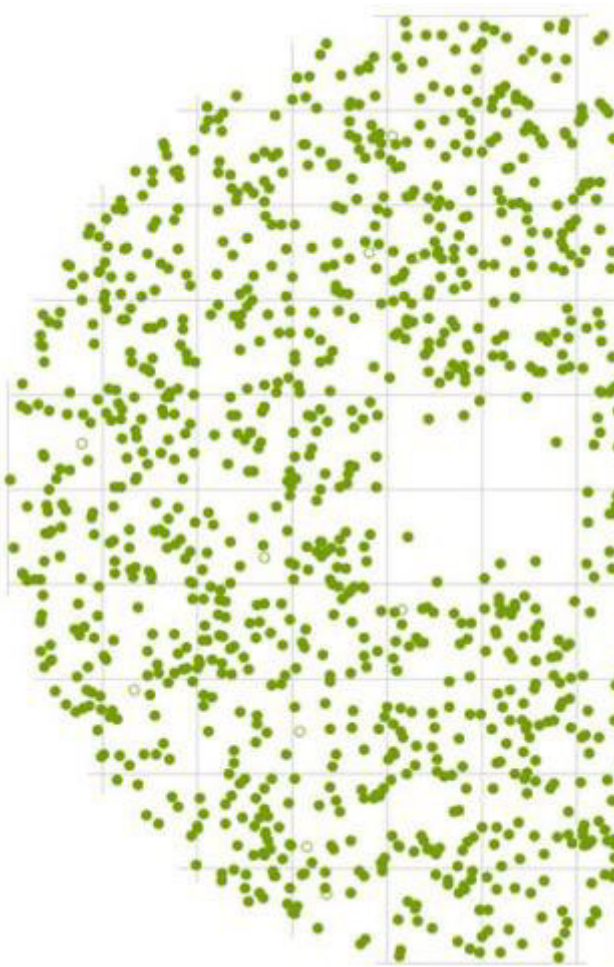


Рис. 69. Поле вероятности встречи деревьев в группе индетерминантных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в лиственничном лесу (пп 1-2005) на острове Сахалин.

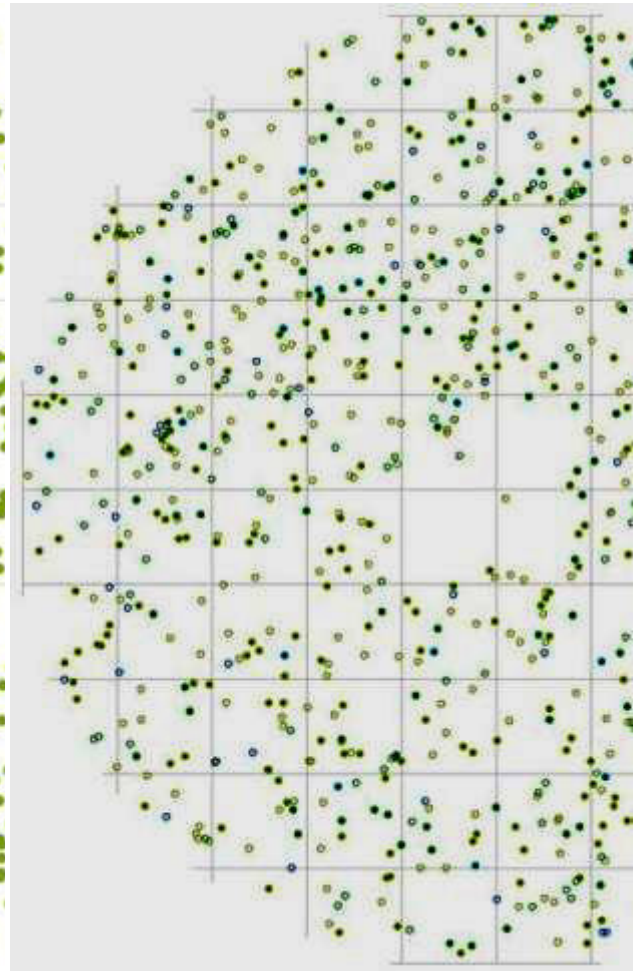


Рис. 70. Поле вероятности встречи деревьев группы угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи индетерминантного класса толщины в лиственничном лесу (пп 1-2005) на острове Сахалин.

Важным антропогенным фактором, влияющим на общий облик и внутреннее строение растительного сообщества, является выборочная вырубка деревьев. Картину нарушенной внутренней структуры древостоя и микрорельефа, а вследствие этого и пространственной структуры всего сообщества можно увидеть в пихтово-елово-березовом лесу, произрастающем на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. Частичная вырубка в 1980г. была проведена в кедрово-пихтовом разнотравно-папоротниковом лесу. При этом были вырублены все деревья кедра корейского в первом ярусе и частично деревья второго яруса, мешавшие трелевке. Многие деревья третьего яруса и подрост при трелевке были поломаны. Трелевочные полосы хорошо просматриваются, они сильно захламлены порубочными остатками. После рубки часть деревьев II-го яруса, ставшие деревьями I-го яруса, впоследствии были повалены ветрами. Световой стресс привел к деградации части подроста. Влияние вырубки можно проследить как на распределении деревьев по классам толщины, так и на схеме размещения деревьев по площади фитоценоза (рис. 72).

Как показывает общее поле вероятности (рис. 73), в размещении деревьев относительно друг друга существует некая зона пониженной вероятности встречи вокруг большинства деревьев и вытянута она в направлении север-юг, протяженностью около 0,7м, - плотность точек в этой зоне невелика. А вот в направлении запад-восток эта зона пониженной

вероятности встречи немного меньше, примерно 0,5 м. Причем вероятность встречи подчиненных особей в этой зоне неодинакова для разных пород деревьев, а также для особей разного диаметра. Так, например, рассматривая отдельно характер размещения деревьев внутри двух выделенных групп деревьев по толщине (рис. 71), можно проследить особенности для каждой из них. Для поля вероятности встречи особей внутри группы угнетенных, с диаметром ствола 2,1-14 см, можно отметить ту же зону пониженной вероятности встречи другой особи из этой же группы, вытянутую в направлении север-юг, в то время как в направлении запад-восток наблюдается зона с более высокой вероятностью встретить особь того же диаметра (рис. 74).



Фото 14. Ландшафт в окрестностях города Южно-Сахалинска

По-видимому, такой пространственный ритм задан здесь нарушением микрорельефа и растительности в полосах, оставшихся при трелевке деревьев. В результате чего возобновление на прогалинах плохое, в то время как в лесных полосах оно удовлетворительное, при этом наибольшая вероятность встретить подчиненную особь здесь наблюдается для особей клена желтого - вида, который, очевидно, активизировался в результате произведенной рубки. Внутри группы индетерминантных деревьев с диаметром ствола 14,1-30 см расстояние, на котором вероятность встретить соседнее дерево понижена, большое - больше, чем в группе угнетенных деревьев. Зона пониженной вероятности встречи подчиненной особи вытянута относительно центра круга в направлении северо-запад – юго-восток, протяженность этой зоны до 2 м (рис. 75), после которой вероятность встретить особь из группы индетерминантных увеличивается, при этом в разных направлениях она имеет различную протяженность. Такой характер размещения внутри группы индетерминантных особей, вероятно, можно также связать с вырубкой. Оставшиеся деревья этой группы растут на большом расстоянии друг от друга, при этом большая часть деревьев этой группы - это особи пихты белокорой.

Такой характер чередования участков пониженной и повышенной вероятности встречи деревьев рассматриваемой группы деревьев может говорить о том, что активизировали свой рост в основном особи пихты белокорой, растущие чаще всего (так же как и особи из группы угнетенных) по краям лесных полос и окон, образованных в результате вырубки. Рассматривая характер размещения ценотических групп деревьев относительно друг друга, на ближнем к центру расстоянии мы можем также обнаружить определенную зону в направлении север-юг, где вероятность встретить особь из группы угнетенных понижена. Другими словами, особь из группы тонких деревьев чаще всего можно встретить в направлении запад-восток на расстоянии 0,5 м от особи из группы деревьев с диаметром 14,1-30см. Здесь также следует заметить, что это касается среднестатистической угнетенной особи без разделения на породы, однако, учитывая вид подчиненных особей, можно заметить, что выделенные участки предпочтения, на которых высока вероятность встретить угнетенную особь данной породы, различны. Так, ближе всего по отношению к дереву из группы деревьев среднего диаметра чаще растут особи пихты белокорой, причем в направлении юг и запад, а вот с северной и восточной стороны чаще можно встретить тонкую особь ели аянской и клена желтого. При наложении модельного круга с вероятностью встречи индетерминантных деревьев относительно друг друга на поле вероятности встречи угнетенных деревьев относительно особей средней толщины можно увидеть, что пустые участки на поле вероятности для группы индетерминантных деревьев чаще всего будут заполнены тонкими деревьями (кроме выделенного участка пониженной вероятности встречи вблизи центра поля, связанного с вырубкой и нарушением субстрата).

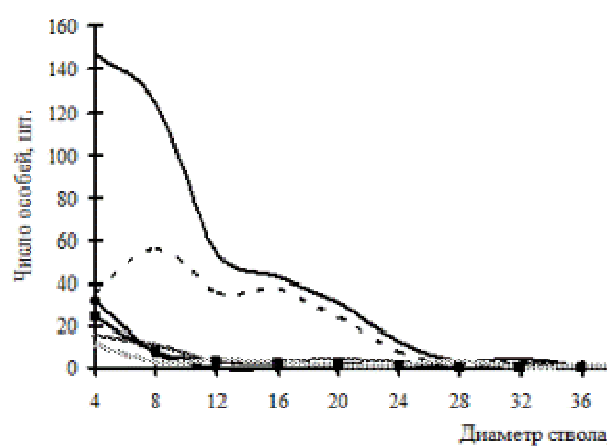


Рис. 71. Частотные распределения особей древостоя кедрово-пихтового леса (пп В-6) и отдельных видов, входящих в его состав на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника в 2000 г.

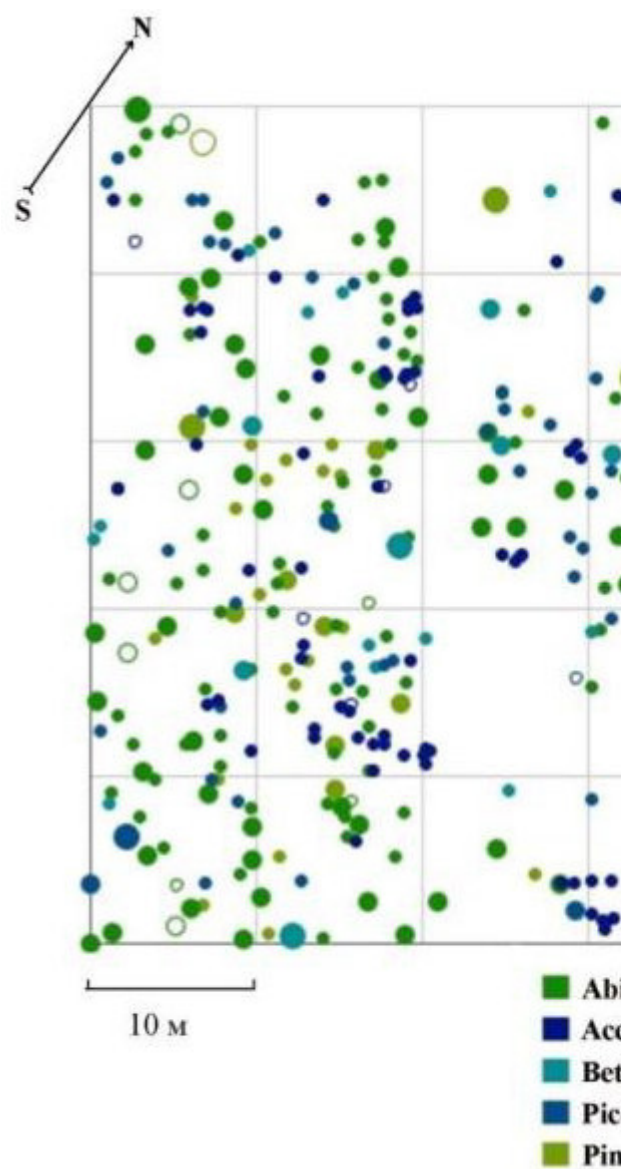


Рис. 72. Картосхема постоянной пробной площади пп В-6. Кедрово-пихтовый лес на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

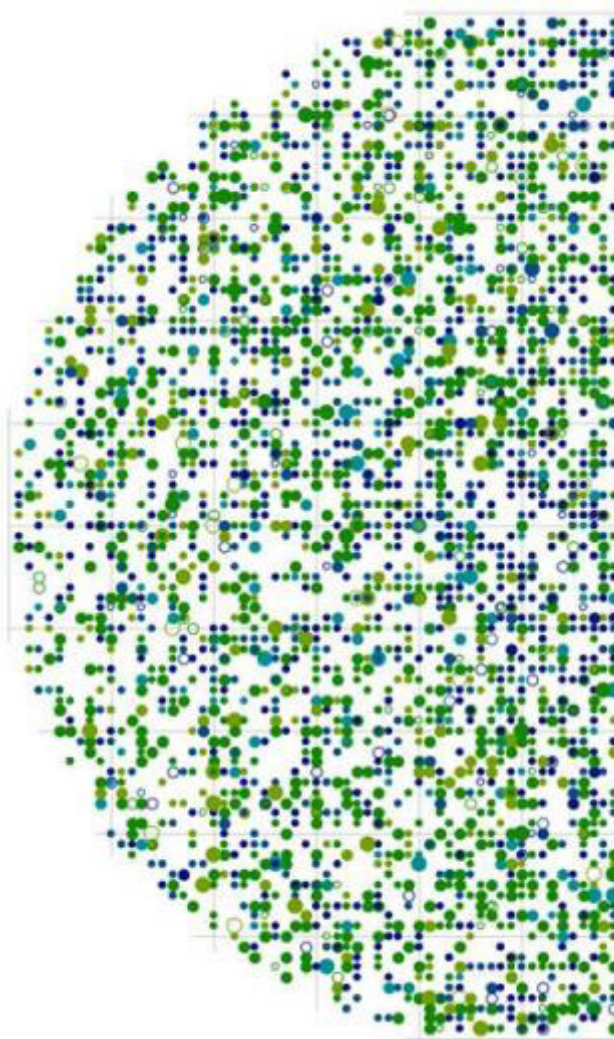


Рис. 73. Поле вероятности встречи деревьев в пределах фитогенного поля среднестатистической особи в кедрово-пихтовом лесу (пп В-6) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

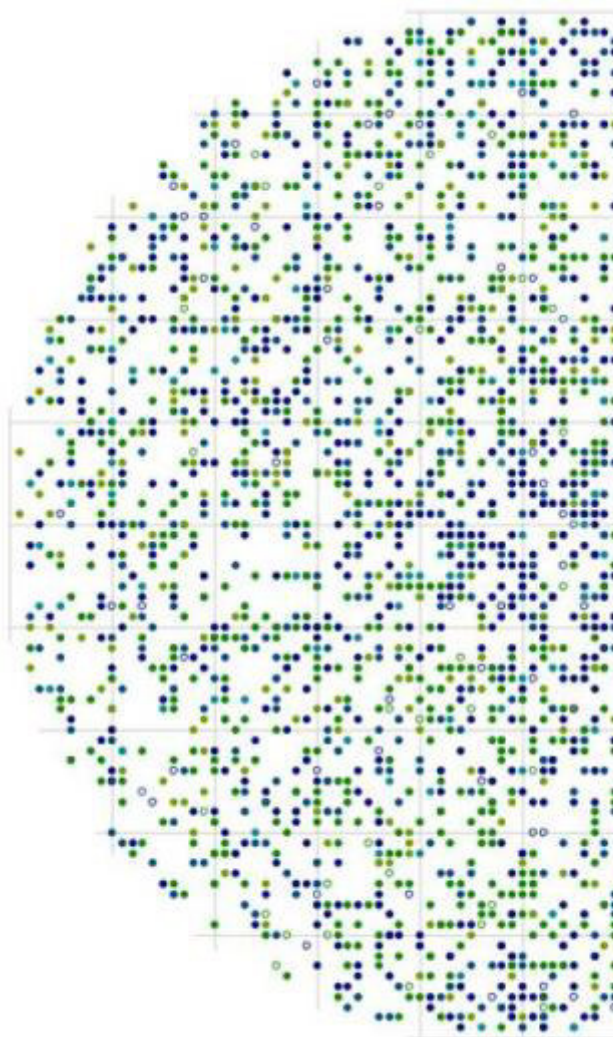


Рис. 74. Поле вероятности встречи деревьев в группе угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в кедрово-пихтовом лесу (пп В-6) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

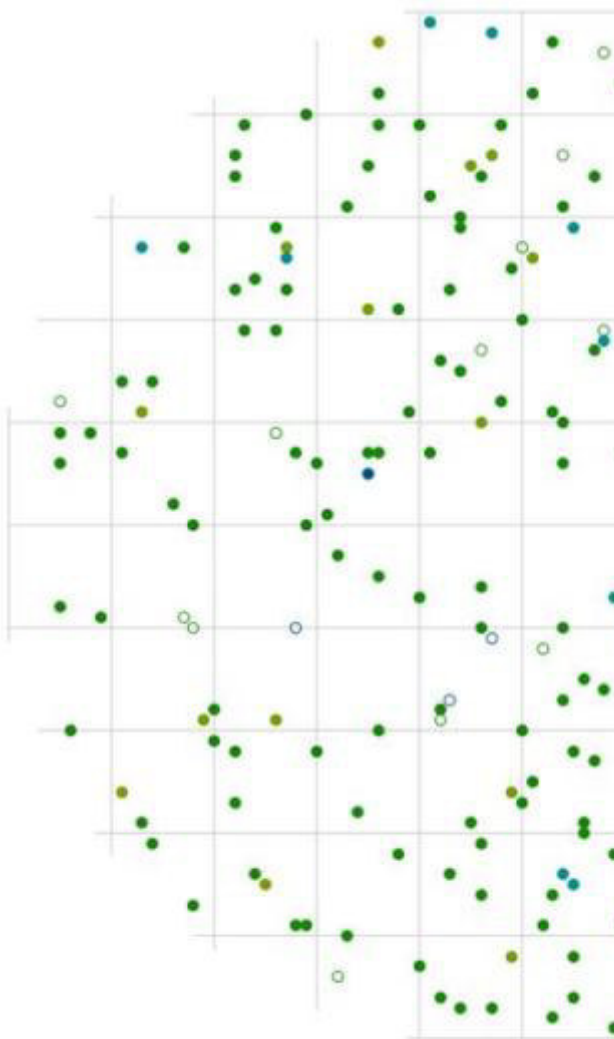


Рис. 75. Поле вероятности встречи деревьев в группе индетерминантных особей в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в кедрово-пихтовом лесу (пп В-6) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

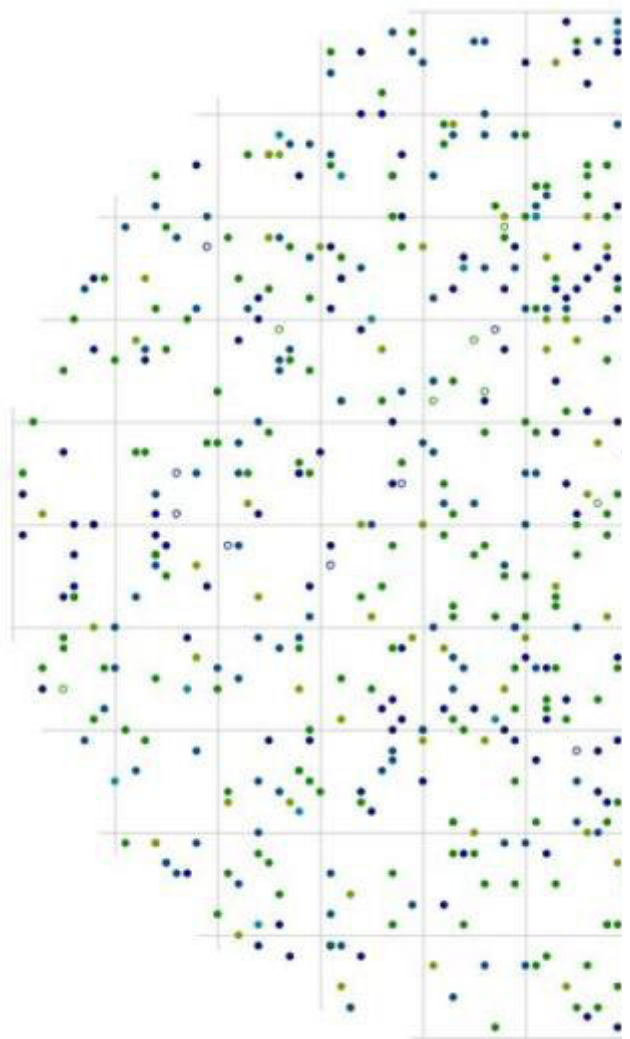


Рис. 76. Поле вероятности встречи деревьев группы угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи индетерминантного класса толщины в кедрово-пихтовом лесу (пп В-6) на территории Сихотэ-Алинского биосферного заповедника

Еще один пример фитоценоза, нарушенного в результате выборочных рубок - елово-кедрово-зеленомошный лес, произрастающий на территории заповедника «Бастак». По всей видимости, рубки здесь проводились в 1950г. В древостое по числу стволов преобладают пихта белокорая, кедр корейский и ель аянская. Как можно увидеть из схемы размещения, деревья в пределах постоянной пробной площади размещены по квадратам более-менее равномерно. В отличие от предыдущего ценоза, здесь нет явных нарушений микрорельефа, и вся площадь занята древостоем (рис. 77). При анализе общего поля вероятности можно увидеть равномерный характер распределения точек (рис. 79), т.е. здесь не выявлены значительные участки с повышенной и пониженной вероятностью встречи деревьев в пределах модельного круга. Возможно, причиной этого является высокая степень хаотичности в структуре данной системы и большой размер пробной площади (80x80м).

Высокую степень хаотичности в общий характер размещения деревьев вносит группа угнетенных деревьев (рис. 77), активизировавшаяся в результате рубки, этот вопрос мы уже обсуждали в главе 3. Доля хаоса в системе увеличивается за счет резкого увеличения

числа элементов, в данном случае тонкомера. По-видимому, в пространственном отношении хаотичность выражается и в случайном характере размещения деревьев этой группы. Внутри группы тонкие деревья также имеют более-менее одинаковую вероятность встречи соседней особи того же класса толщины, об этом говорит равномерное распределение точек (рис. 80). И лишь вблизи центра круга можно выделить участок с повышенной вероятностью встречи, что может говорить о тенденции тонких деревьев некоторых видов к группированию. Именно некоторых, потому что если разобрать вероятность встречи деревьев этой группы отдельно по видам, то можно увидеть, что для разных пород деревьев предпочитаемое направление и расстояние, на котором можно чаще всего встретить тонкую особь того или иного вида, меняется.

Это может говорить о том, что при общей хаотичности системы внутри отдельных ее частей присутствует некий элемент порядка. По-видимому, при общем случайном характере размещения группы угнетенных деревьев порядок может быть выражен в неслучайности размещения тонких деревьев по отношению деревьям разной толщины и видовой принадлежности. Группа индетерминантных деревьев на данном участке леса также многочисленна, причем внутри группы с диаметром ствола 14,1-26 см также можно выделить зону (вблизи центра), где вероятность встретить соседнее дерево повышена и вытянута она в направлении северо-восток – юго-запад (рис. 81). Деревья из этой группы чаще всего растут рядом друг с другом и скапливаются именно в этом направлении, на расстоянии 1 м и более, однако для особей разных пород вероятность нахождения в этой зоне имеет свои особенности.

Однако, принимая факт неслучайного размещения особей разных видов относительно друг друга, можно увидеть и некоторые общие черты в характере размещения деревьев данной группы относительно друг друга. Это можно проследить на примере пустых участков, не заполненных точками (деревьями), которые указывают на то расстояние и направление, на котором чаще всего отсутствуют соседние деревья с диаметром ствола от 14,1 до 26 см независимо от породы. Для рассматриваемого древостоя такие участки возле большинства деревьев из группы индетерминантных находятся на расстоянии 0,5 м в направлении юго-запад-северо-восток. Такие участки можно выделить и на большем расстоянии от центра и в разных направлениях. Интересным остается тот факт, что вокруг этих участков часто можно наблюдать скопление точек, т.е. большинство деревьев из этой группы по каким-то причинам эти участки избегает. Может быть, их занимают деревья из других ценотических классов, например, из класса угнетенных? Действительно, сравнивая размещение деревьев из этих групп относительно друг друга, можно отметить, что, накапливая деревья с меньшим диаметром на модельном круге, в центре которого побывали все особи из группы индетерминантных, пустые участки оказались заполненными (рис. 82), зато небольшие участки, где точки отсутствуют, часто могут занимать особи из анализируемой группы.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, анализ полученных данных еще раз показал, что упорядоченность в существовании определенных функциональных элементов, возникающих в растительном покрове, носит сложный многоуровневый характер. Так, например, одними из таких элементов во внутренней структуре древесных ценозов можно считать ценотические группы деревьев, которые стремятся к упорядоченности, как в пространстве, так и во времени. По всей вероятности, разделение ценопопуляции доминанта и эдификатора на

дискретные группы по эколого-ценотической мощности можно рассматривать и как процесс самоорганизации фитоценоза в целом. В этом случае увеличивается биоразнообразие сообщества, а каждая группа деревьев «уходит» в свою экологическую нишу (Галанин и др., 2002; Галанин, 2003; Галанин, Беликович, 2004). Разнообразие потребностей позволяет растениям по-разному и, благодаря этому, более продуктивно для растительного сообщества использовать определенный экотоп (Плотников, 1974; Костенчук, 1985).

Образование таких внутренних элементов в системе есть результат ценофункциональных связей, а наличие таких элементов отражает ценотическую организацию растительного покрова. Такую внутреннюю структуру с ее элементами и связями, которая стремится к самосохранению в некоторых границах допустимых возмущений, по-видимому, можно считать одним из «аттракторов» (или целью для системы), способных при достаточном наборе видов сформировать на данном участке биогеохимически оптимальный фитоценоз (Галанин, 1982).

Общей закономерностью процесса дифференциации деревьев по толщине служит стремление к самоусложнению ценотической структуры во времени. В процессе самоорганизации древесных ценозов именно те ценопопуляции, которые могут образовывать устойчивые функциональные элементы в виде групп деревьев различного диаметра, имеют шансы занять лидирующее положение в ходе сукцессионных смен.

Для того, чтобы определенный вид мог занимать устойчивое положение в древостое, он должен не только выработать определенную устойчивую структуру в виде разных ценотических групп деревьев, но и постоянно пополнять их, а это может происходить только за счет поступления новых элементов из подроста. Если скорость роста числа новых элементов невелика, то независимо от начальных данных через определенное время установится динамически равновесное состояние ценопопуляции вида. Это означает, что присоединение новых элементов для сохранения существующей структуры не должно превышать определенного предела. В нашем случае этот предел должен соответствовать ресурсам местообитания. Резкое увеличение численности тонкомера, превышающее допустимое экотопом данного местообитания количество, может служить показателем неравновесности системы в целом. Вероятно, находясь в состоянии близком к динамическому равновесию ценопопуляций видов деревьев, фитценозы сохраняют свой внутренний порядок в распределении деревьев по толщине при постепенном увеличении численности, что способствует гармонии во внутренней структуре, проявляющейся в виде постоянного существования трех ценотических классов деревьев. Однако, как показывают исследования других природных систем (Баранцев, 2003), при всем стремлении к упорядочению какая-то доля хаоса в системе для ее жизни необходима.

Самыми оптимальными с точки зрения устойчивости являются многовидовые сообщества: они отличаются не только таксономическим, но и ценотическим разнообразием, что выражается в наличии большого числа ценоэлементов во внутренней структуре сообщества. В отличие от одновидовых, у них существует больше путей решений задачи на оптимальность. Будучи выведенными из состояния равновесия, они быстрее перестраивают свою биогеохимическую работу и возвращаются в состояние, близкое к исходному, либо полностью меняют свою структуру для достижения нового равновесного состояния.

К наименее устойчивым можно отнести сообщества, образованные раннесукцессионными видами. Занимая промежуточное положение на пути к равновесной структуре системы, они не способны к образованию устойчивой структуры в виде длительно существующих ценотических групп. Преобладание хаоса в строении древостоев по диаметру чаще характерно для систем с малым числом видов, либо с малой долей участия

произрастающих в фитоценозе видов. От этого также зависит разнообразие ценотических групп сообщества и в соответствии с этим его устойчивость.

Состояние хаоса в многокомпонентных ценозах может проявляться в различной степени, но, как и в одновидовых ценозах, причинами нарушения в системе равновесия являются либо естественный распад основного яруса древостоя, либо воздействие антропогенных факторов. В таком состоянии система становится открытой и дает шанс другим видам занять лидирующее положение. Однако не все виды, входящие в состав древостоя, имеют шансы занять лидирующее положение в такой ситуации. В результате воздействия антропогенного фактора происходит возрастание не только числа подчиненных ценоэлементов, могущих заменить основного лидера, но и возрастание числа видов, сопутствующих основному эдификатору. В сложных многовидовых древостоях, кроме основных доминирующих видов, произрастают виды сопутствующих пород, которые никогда не выходят в доминанты и представлены по большей части деревьями нижних ярусов. По нашим данным, такие виды в древостоях входят в основном в группу угнетенных и индетерминантных деревьев, в группе лидеров такие виды представлены редко и единичными особями. Они выходят в лидеры только при отсутствии иных кандидатов.

В процессе динамики каждая система выбирает для себя оптимальную в данных условиях форму самоорганизации и «сбрасывает» в окружающее пространство лишнюю энергию, не нужную для образования и функционирования новой структуры. Этот процесс, по-видимому, происходит также и при отборе деревьев в ценотических группах по мере существования древостоя, и проявляется он в дискриминационной форме отпада.

Общими закономерностями для всех рассмотренных нами древостоев является максимальный избирательный отпад в группе угнетенных деревьев и преобладание стохастического отпада в группе деревьев лидеров, независимо от степени устойчивости и этапа развития древостоя, на что указывают и данные других исследователей (Проскуряков, 1971; Дыренков, 1984; Бузыкин и др., 1985). В высокодифференцированных древостоях, поддерживающих состояние упорядоченности в строении по толщине, избирательная форма отпада может наблюдаться внутри образованных групп, но чаще этот процесс происходит в группах угнетенных и индетерминантных деревьев.

Помимо существования в древостое нескольких ценотических групп деревьев, для каждого древесного ценоза характерен свой рисунок размещения деревьев по площади ценоза относительно друг друга, причем как деревьев разной толщины, так и между особями разной толщины, относящимся к разным группам и разным видам. Очень сильное влияние на этот рисунок оказывает, конечно, изначальная неоднородность рельефа, а также вторичная неоднородность, которую создают сами деревья эдификаторы в процессе своего роста и онтогенетического развития. Пространственный ритм может выражаться в уменьшении или увеличении расстояния между деревьями внутри одной ценотической группы или между деревьями разных ценотических классов, а также в чередовании участков повышенной и пониженной вероятности встречи деревьев в пределах фитогенного поля особи эдификатора. Высокую степень хаотичности в общий характер размещения деревьев в пределах фитогенного поля эдификатора может вносить группа угнетенных деревьев. Доля хаоса в системе увеличивается за счет резкого увеличения тонкомера. В пространственном отношении хаотичность выражается в случайном характере размещения деревьев этой группы в фитогенных полях особей эдификаторов.

Пространственная структура смешанных ценозов, в отличие от монодоминантных древостоев, отличается большей сложностью. Это связано с неслучайным размещением особей разных видов относительно друг друга (Бузыкин и др., 1985; Галанин, 1989;

Проскурина, 1991). Так, например, одни виды деревьев могут произрастать группами, другие предпочитают расти на некотором расстоянии друг от друга, но в то же время могут произрастать на близком расстоянии по отношению к другим видам. Анализ полученных данных свидетельствует о том, что выработка социальной структуры древостоя в процессе самоорганизации - очень сложный процесс, и проходит он в каждом древостое по-своему. Даже при общей схожести картины распределения деревьев по ценотическим группам, в пространственном отношении картина размещения деревьев разных групп намного сложнее, каждый древостой характеризуется своим пространственным рисунком, который гармонирует со средой обитания и генетически закрепленными особенностями видов деревьев. Возможной причиной дифференциации особей одного вида в фитоценозе на дискретные группы по мощности может быть оптимизация упаковки фитогенных полей растений и, как следствие, оптимизация биогеохимической работы ценопопуляции в экосистеме. Процесс этот идет непосредственно внутри ценоценозов, где разыгрываются ценотические сценарии, в результате которых и формируются дискретные по толщине ценотические группы деревьев, происходит их упорядочивание в пространстве и во времени (Галанин, 1989).

В результате анализа многочисленных данных о строении различных типов древесных ценозов, различающихся не только по набору видов, но и по положению в рельефе, по степени нарушенности и степени выработки внутренней структуры, можно сделать главный вывод. В процессе динамики растительного сообщества наряду с выработкой внутренней упорядоченности его функциональных частей, внутри каждого древостоя вырабатывается также определенный пространственный ритм (порядок) в размещении деревьев разных видов и разной толщины относительно друг друга. Такой пространственный порядок, вероятно, заключается в определенном расстоянии и преимущественном направлении от особи лидера, на котором могут успешно расти и развиваться подчиненные особи. Формирование таких ценоценозов происходит на фоне неоднородностей в микро- и мезорельефе, что приводит к нечеткой выраженности ценоценозов в реальном растительном покрове. Усложняет картину ценотической структуры сообщества вывал деревьев, отпад из-за болезни и т.д. Однако даже в условиях неоднородного эдафического фона деревья разных ценотических групп и разных видов размещены относительно друг друга неслучайно. Таким образом, создавая искусственные древостои на месте уничтоженных и нарушенных человеком или стихией, следует учитывать это и размещать саженцы с учетом будущей структуры древостоя, оптимальной для данного местообитания. В противном случае, создаваемая система не будет биогеохимически оптимальной и устойчивой, и может разрушиться или измениться в нежелательном направлении.

Использованная литература

- Аршинов В.И., Буданов В.Г., Суханов А.Д. Естественнонаучное образование гуманитариев: на пути к единой культуре // Общественные науки и современность. 1994. № 5. С. 113-117.
- Аршинов В.И., Буданов В.Г. Синергетика-эволюционный аспект // Самоорганизация и наука: опыт философского осмысления ИФ РАН, Аргс, 1994. С. 43-55.
- Багинский В.Ф. Результаты исследования строения сосновых молодняков БССР // Изв. АН БССР. Серия биол., 1972. С. 36-38.
- Барнацкий В.Е. Роль срастания корней в дифференциации деревьев в лесу // Лесное хозяйство. №6. 1968. С. 12-14.
- Бегия С.М. Дифференциация деревьев в лесу, их классификация и определение жизненного состояния древостоев // Лесоведение. 2000. №4. С. 35-43.

Буданов В.Г., Мелехова О.П. Концепции современного естествознания. М.: МГТУ ГА, 1999. 116 с.

Буданов В.Г. О фрактальной природе времени эволюционирующих систем. // Синергетика-2. Труды семинара по синергетики. М. МГУ. 1999. 232с.

Будзан Д.В. Кедрово-широколиственные леса Сихотэ-Алиня, их строение и динамика. Авторефер. дис. ... к-та биол. наук. Уссурийск, 2000. 20с.

Бузыкин А.И., Охонин В.А., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ пространственной структуры разновозрастных древостоев // Структурно-функциональные взаимосвязи и продуктивность фитоценозов. Красноярск: Изд. Ин-та леса и древесины СО АН СССР. 1983. С. 5-12.

Бузыкин А.И., Гавриков В.Л., Секретенко О.П., Хлебопрос Р.Г. Анализ структуры древесных ценозов. Новосибирск: Наука, 1985. 89с.

Баранцев Р.Г. Синергетика в современном естествознании. – М.: Едиториал УРСС, 2003. 144с.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 273с.

Василенко Н.А. Изменение характера деформаций кривых в ходе восстановительной динамики // Материалы международной конференции «Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке. Владивосток, 2001. С. 21-23.

Воронов А.Г. Геоботаника. М.: Высшая школа, 1973. С. 177-178.

Высоцкий К.К. Закономерности строения смешанных древостоев. М.: Гослесбумиздат, 1962. 178с.

Выгодская Н.Н. Радиационный режим и структура горных лесов. Л.: Гидрометеиздат, 1981. 262с.

Василевич В.И. Статистические методы в геоботанике. Л.: Наука, 1969. 273с.

Валяев В.Н. Научные основы ведения хозяйства в сосновых лесах Карелии. Авторефер. дис. на соиск. учен. степени д-ра с.-х. наук. Л., 1972. 52с.

Васильев В.Н. Происхождение дальневосточных дубрав // Ученые записки Ленингр. пед. ин-та им. Герцена. Л., 1948. Т. 78. С. 139-157.

Галанин А.В., Мизина Л.Ф., Пахолкова Г.И., Шушкова С.Ф. Распределение растений в фитогенном поле некоторых эдификаторов травянистых фитоценозов // Структура и динамика растительного покрова. М.: Наука, 1976. С. 117-118.

Галанин А.В., Неугодова Г.И., Шушкова С.Ф. Встречаемость видов растений в фитогенном поле щучки дернистой // Ботан. журн. 1979. Т. 64. № 8. С. 1073-1080.

Галанин А.В. Влияние фитогенного поля на распределение растений // Экология. 1980. № 6. С. 76-78.

Галанин А.В., Дегтева С.В. Распределение растений в фитогенном поле щучки дернистой // Вестн. ЛГУ. Биология. 1982. №15. Вып. 3. С. 91-94.

Галанин А.В. Ценотическая организация растительного покрова. Владивосток: ДВО АН СССР, 1989. 164с.

Галанин А.В. Ценотическая организация растительного покрова. Владивосток: ДВО АН СССР, 1991. 162с.

Галанин А.В., Беликович А.В., Богачева А.В., Василенко Н.А., Галанин Д.А., Галанина И.А., Гамбарян С.К., Громыко Л.Т., Громыко М.Н., Ишикава Ю., Крестов П.В., Кузнецов В.Н., Скирина И.Ф., Смирнова Е.А., Флягина И.А., Черданцева В.Я. Растительный мир Сихотэ-

Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 2000. 373с.

Галанин А.В., Беликович А.В. Изменения в растительном покрове Сохондинского заповедника по результатам ревизии геоботанических пробных площадей (1983-2001). Растительный и животный мир Сохондинского биосферного заповедника. Чита-Владивосток: БПИ ДВО РАН, БСИ ДВО РАН, СГБЗ, 2002. С. 14-33.

Галанин А.В. Мониторинг растительного покрова: состояние, проблемы, основные понятия, элементы теории и некоторые результаты. Мониторинг растительного покрова охраняемых территорий российского Дальнего Востока. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2003. С. 5-15.

Галанин А.В., Беликович А.В. Постоянные геоботанические пробные площади Сохондинского биосферного заповедника. Чита: Поиск, 2004. – 228с.

Галанин А.В., Василенко Н.А., Галанин В.А., Недолужко А.В. Анализ эколого-ценотической структуры в старых посадках лиственницы (*Larix leptolepis*) с ярусом бамбука сахалинского (*Sasakurilensis*) на юге Сахалина // Вестник СВНЦ ДВО РАН. 2006. №4. С. 33-45.

Гнилякович А.В. Распределение числа стволов и сумм площадей сечений сосновых молодняков искусственного происхождения // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск, 1971. Вып. 4. С. 151-155.

Горячев В.М. Влияние пространственного размещения деревьев в сообществе на формирование годичного слоя древесины хвойных в южнотаежных лесах Урала // Экология. 1999. №1. С. 9-19.

Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 360с.

Грибанов В.Я. Пространственная структура сосновых и лиственничных древостоев // Продуктивность лесных фитоценозов. Красноярск, 1984. С. 44-49.

Григальюнас И.И. Строение сосновых молодняков искусственного происхождения // Лесной журн. 1967. №6. С. 27-31.

Григальюнас И.И. Изучение закономерностей строения и уточнение таксации сосновых молодняков искусственного происхождения в Литовской ССР. Авторефер. дис. ... к-та биол. наук. Литовская с.-х. академия. Каунас, 1968. 27с.

Демьянов В.А. Влияние лиственницы *Larix gmelinii* (Rupr.) Rupr. на строение нижних ярусов в редколесьях и редирах на крайнем северном пределе ее распространения (Таймыр, 72° 30' с. ш.) // Бот. журн. 1977. Т. 62. № 9. С. 1333-1338.

Демьянов В.А. Метод изучения фитогенного поля древесных пород // Бот. журн. 1978. Т. 63. № 9. С. 1302-1308.

Демьянов В.А. Анализ ценотической роли лиственницы Гмелина на крайнем северном пределе распространения древесной растительности (Таймыр) // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 7. С. 926-937.

Демьянов В.А. Влияние *Larix gmelinii* (Pinaceae) на строение растительного покрова на верхней границе древесной растительности // Бот. журн. 1982. Т. 67. № 4. С. 500-507

Демьянов В.А. Структура ценотического поля на примере групп деревьев *Larix sibirica* (Pinaceae) // Бот. журн. 1989. Т. 74. № 9. С. 1309-1316.

Демьянов В.А. О структуре ценогенного поля *Betula pubescens* Ehrh. (Betulaceae) в редколесьях полярного Урала // Экология. 1992. № 3. С 75-77.

Добрынин А.П., Манько Ю.И., Ким Ё.-В. Дубовые леса Российского Дальнего Востока. Владивосток, 1992. 45с.

- Добрынин А.П. Дубовые леса российского Дальнего Востока (биология, происхождение). Авторефер. дис. ... д-ра. биол. наук. Владивосток, 1999. 30с.
- Дылис Н.В., Виппер П.В. Леса западного склона среднего Сихотэ-Алиня. М.-Л.: АН СССР, 1953. 333с.
- Дылис Н.В., Уткин А.И. Экспериментальный метод в изучении природы широколиственно-еловых лесов. // Пробл. бот. Х. Л.: «Наука», 1968. С. 75-80.
- Дыренков С.А. Некоторые свойства и возрастная динамика рядов распределения числа стволов по ступеням толщины // Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства. Л., 1973а. С. 114-128.
- Дыренков С.А. Структура и динамика таежных ельников. Л.: Наука, 1984. 174с.
- Загреев В.В., Вагин А.В. Основы лесной таксации. Учебник для сельск. проф.-техн. училищ. М., «Высш. Школа», 1975. С. 123-127.
- Захаров В.К. Лесная таксация, 2-е изд. М.: Лесная промышленность, 1967. 264с.
- Зимов С.А. Азбука рисунков природы. М.: Наука, 1993. 125с.
- Иванюта В.М. Измерительная таксация леса. М.: Лесная промышленность, 1964. 150с.
- Ипатов В.С. Некоторые аспекты общественной жизни растений // Вестник ЛГУ. Биология. 1967. Вып. 3. № 15. С. 97-106.
- Ипатов В.С. Дифференциация древостоя I // Вестн. ЛГУ. Биология. 1968. №21. С. 59-68.
- Ипатов В.С. Дифференциация древостоя II // Вестн. ЛГУ. Биология. 1969, Вып. 3. С. 43-54.
- Ипатов В.С. Некоторые вопросы теории организации растительного покрова // Бот. журн. 1970. Т. 55. №2. С184-195.
- Ипатов В.С. Исследование структуры растительных сообществ. Авторефер. дис. ... д-ра биол. наук. Тарту, 1971. 55с.
- Ипатов В.С., Тархова Т.Н. Количественный анализ ценотических эффектов в размещении деревьев по территории // Бот. журн. 1975. Т. 60. №9. С. 1237-1250.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. Фитоценология: Учебник. – СПб.: Изд-во С-Петербург. Ун-та, 1999. – 316с.
- Ипатов В.С., Кирикова Л.А. К характеристике фитогенного поля *Picea abies* (Pinaceae) в зеленомошных сосняках // Бот. журн. 2001. Т. 86. №5. С 94-103.
- Калинин В.И. Формирование смешанных лиственнично-сосновых молодняков на гарях // Лесной журн. 1962. №6. С. 9-15.
- Калинин М.И. Моделирование лесных насаждений. Львов: Вища школа, 1978. 207с.
- Кищенко И.А. Опыт применения статистического метода к изучению строения древесно-растительных сообществ // Лесоведение и лесоводство. 1926. Вып. 2. С. 148-162.
- Кияк В.Г. Структура ценопопуляций растений в альпийских сообществах Карпат. Авторефер. дис. ... к-та биол. наук. Днепропетровск, 1989. 16с.
- Князева Е. Н., Курдюмов С. П. Законы эволюции и самоорганизации сложных систем. М., «Наука», 1994. С. 90 — 105.
- Князева Е.Н., Туробов А. Н. Единая наука о единой природе // «Новый мир». 2000. №3. С. 10-15.
- Колесников Б.П. Растительность восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алинского государственного заповедника. 1938а. Вып. 1. С. 25-208.

Колесников Б.П. Генетическая классификация типов леса и некоторые ближайшие задачи ее совершенствования. Тр. Казахск. Н.-и. ин-та лесн. Х-ва, т. 5, вып. 5. «Колос», Целиноград, 1966. С. 12-25.

Колесников Б.П. Высокогорная растительность среднего Сихотэ-Алиня. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1969. 108с.

Корчагин А.А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1976. Т.5. 316с.

Костенчук Н.А. К вопросу оптимизации структуры древостоя при выращивании леса с учетом конкуренции деревьев // Лесной журн. 1985. №2. С. 22-26.

Кудинов А.И. Взаимоотношения кедра корейского и дуба монгольского на юге Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток: ДВО РАН, 1993. С. 164-178.

Кудинов А.И. Широколиственно-кедровые леса Уссурийского заповедника и их динамика. Владивосток: Дальнаука, 1994. 182с.

Кузьмичев В.В., Миндеева Т.Н., Черкашин В.П. Оценка взаимодействия деревьев в лесных фитоценозах // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1989. Вып. 3. С. 133-139.

Куренцова Г.Э. Монгольский дуб и его участие в фитоценозах р. Спутинки // Тр. Горнотаеж. Ст. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1939. Т. 3. С. 65-105.

Лавренко Е.М. Основные закономерности растительных сообществ и пути их изучения // Полевая геоботаника. Т. I. Изд. АН СССР. М.-Л., 1959. С. 5-32.

Лащинский Н.Н., Гинзбург Э.Х. К методике определения влияния деревьев на структуру травяного покрова в парковых и сосновых лесах Нижнего Приангарья // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1972. Вып. 1. С. 47-50.

Лащинский Н.Н. О влиянии деревьев на структуру травостоя в травяных борах Нижнего Приангарья // Бот. журн. 1975. Т. 60. № 12. С. 100-109.

Лебков В.Ф. Принципы и методы изучения строения и динамики древостоев // Совершенствование методов таксации и устройства лесов Сибири. М.: Наука, 1967. С. 5-27.

Лебков В.Ф. Теория строения древостоев и ее роль в оценке продуктивности лесов. Сб. «Вопросы лесоведения», т. 2. Красноярск, 1973. С. 12-23.

Логвинов И.В. Пространственное размещение деревьев в лесу // Совершенствование учета лесов, организации хозяйства и воспроизводства лесных ресурсов. Л., 1971. С. 68-71.

Ложбанидзе Э.Д. Камбий и формирование годичных колец древесины. Издательство Академии Наук Грузинской ССР. Тбилиси. 1961. 150с.

Лоскутов А.Ю. Введение в синергетику. Л.: «Наука», 1990. 272с.

Макаренко А.А. Некоторые закономерности строения молодняков и загущенных сосновых древостоев Казахского мелкосопочника // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала. Красноярск, 1967. С. 53-62.

Макаренко А.А. Строение молодняков и загущенных средневозрастных средневозрастных сосновых древостоев Казахского мелкосопочника по толщине // Тр. КазНИИЛХ. Т.7. Алма-Ата, 1970а. С. 11-21.

Макаренко А.А. К методике изучения строения древостоев // Лесообразовательные процессы на Урале. Свердловск, 1970б. С. 242-252.

Макаренко А.А. О свойствах рядов распределения деревьев в древостоях // Лесоведение. 1975. №6. С. 42-49.

Миркин Б.М., Розенберг Г.С. Фитоценология: принципы и методы. М.: Наука, 1978. 211с.

- Михайлова Н.Ф. О характере взаимоотношений некоторых плотнодерновинных злаков // Ценопопуляции растений. Развитие и взаимоотношения. М.: Наука, 1977. С. 100-108.
- Моисеев В.С. Таксация молодняков. Л., 1971. 128с.
- Мослаков Е.Л., Маркова И.А., Шестакова Т.А. О возможности ранней диагностики быстрорастущих деревьев-лидеров // Лесоведение. 2001. №1. С. 25-31.
- Мошкалева А.Г., Книзе А.А., Филиппов Г.В. и др. О факторах, влияющих на дифференциацию насаждения по ступеням толщины // Вопросы лесоустройства, таксации и экономики лесного хозяйства. Л., 1973. С. 129-135.
- Мошкалева А.Г. Научные основы таксации товарной структуры древостоев. Автореф. докт. дис, Л., 1974. 50с.
- Нестеров В.Г. Общее лесоводство. М.: Гослесбумиздат, 1954. 262с.
- Никитин К.Е. Лиственница на Украине. Киев, 1966. 331с.
- Ниценко А.А. Растительная ассоциация и растительное сообщество как первичные объекты геоботанического исследования. Сущность, свойства и методы выделения. Л.: Наука, 1971. 184с.
- Норин Б.Н. Фитоценотическая организация некоторых типов растительного покрова Крайнего Севера // Бот. журн. 1980. Т. 65, № 11. С. 1531-1542.
- Пааль Я.Л., Пааль Т.В., Колодяжный С.Ф. Горизонтальная структура ценопопуляций *Vaccinium vitis-idaea* L. в подзоне Средней тайги // Раст. ресурсы. 1989. Т.25. Вып. 3. С. 353-365.
- Патацкас А.И. Применение функции Шарлье для исследования закономерностей строения насаждений // Лесной журнал. 1964. №6. С. 7-11.
- Патацкас А.И. Некоторые распределения и корреляции в строении насаждений // Лесной журнал. 1967. №4. С. 15-18.
- Паутов Ю.А., Ильчуков С.В. Пространственная структура производных насаждений на сплошных вырубках в республике Коми // Лесоведение. 2001. №2. С. 27-32.
- Пегов Л.А. Горизонтальная структура девственных перестойных древостоев и элементы ее динамики // Бот. журн. 1987. Т. 72. № 10. С. 1370-1374.
- Петропавловский Б.С., Максимова В.Ф., Семкин Б.И., Тимофеев И.В. К вопросу о первичности дубовых лесов приморского края // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 58-59.
- Плотников В.В. Морфология сообществ древесных растений // Вестн. АН СССР. 1974. №8. С. 59-64.
- Поликарпов Н.П. Формирование сосновых молодняков на концентрированных вырубках. М., 1962. 172с.
- Проскуряков М.А. Закономерности формирования пространственной структуры древостоя горных еловых лесов Тянь-Шаня // Лесоведение. 1971. №6. С. 38-42.
- Проскуряков М.А. Особенности формирования травостоя в ельниках Заилийского Алатау // Лесоведение. 1972. № 3. С. 60-70.
- Проскуряков М.А. Метод анализа размещения елового древостоя по элементам микрорельефа в горах Тянь-Шаня // Экология. 1973. №2. С. 90-91.
- Проскурина Н.С. Ценоотические отношения между растениями (на примере некоторых фитоценозов Верхней Колымы и сеяных лугов Западной Якутии). Автореф. дис. ... к-та биол. наук. Владивосток, 1991. 25с.

- Пугачевский А.В. Анализ динамики радиального прироста ели в связи с дифференциацией деревьев // Лесоведение. 1983. №3. С. 27-32.
- Работнов Т.А. К экспериментальному изучению фитоценотипического состава фитоценозов // Бюллетень МОИП, отдел биологический, Т. 97, вып. 6, 1992. С.69-78.
- Работнов Т.А. Экспериментальная фитоценология: учеб. пособие. – М.: Изд-во МГУ, 1998. – 240с.
- Раменский Л.Г. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. 1938. 620с.
- Розенберг В.А., Манько Ю.И. Некоторые вопросы строения темнохвойных лесов Сихотэ-Алиня // Вопросы лесного хозяйства Сибири и Дальнего Востока. Красноярск, 1959. С. 20-35.
- Рыжков О.В. Особенности распределения деревьев по диаметру в заповедных лесах центральной лесостепи // Лесоведение. 2000. №5. С. 43-52.
- Рубцов В.И. Культуры сосны в лесостепи Центрально-Черноземных областей. М., 1964. 364с.
- Самойлов Ю.И. Влияние фитогенного поля овсяницы овечьей на восстановление лишайникового покрова после пожара // Бот. журн. 1980. Т. 65. № 2. С. 255-265.
- Самойлов Ю.И. Структура фитогенного поля на примере одиночных дубов *Quercus robur* (Fagaceae) // Бот. журн. 1983. Т. 68. № 8. С. 1022-1034.
- Самойлов Ю.И. Характеристика воздействия одиночных деревьев дуба (*Quercus robur* L.) на травяной покров луга // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1986. Т. 91. Вып. 5. С. 112-125.
- Самойлов Ю.И., Тархова Т.Н. Анализ фитогенных полей одиночных деревьев с использованием метода главных компонент // Бот. журн. 1993. Т. 5. №8. С. 61-78.
- Санникова С.Н. К количественной оценке корневой конкуренции одиночного дерева сосны // Экологические исследования в лесных и луговых фитоценозах равнин Зауралья. Свердловск, 1979. С. 21-25.
- Саночкин В. В. Что такое информация //Философские исследования. 2001. №3. С. 32-40.
- Свалов Н.Н., Свалов С.Н. О динамике рядов распределения диаметров стволов в одновозрастных сосняках. Лесоведение. №5, 1973. С. 6-11.
- Селедец В.П., Пробатова Н.С. Экологический ареал вида у растений. Владивосток: Дальнаука, 2007. 98с.
- Секретенко О.П. Метод анализа пространственной структуры древостоев // Исследование структуры лесонасаждений. Красноярск: ИЛИД СО АН СССР, 1984. С. 88-101.
- Смирнов Н.Т. Материалы к таксации молодых естественных насаждений сосны и березы // Труды КазНИИЛХ. Алма-Ата, 1965. Т. V. Вып. 2. С. 95-107.
- Смирнов Н.Т. Строение разновозрастных сосново-березовых насаждений Казахского мелкосопочника // Разновозрастные леса Сибири, Дальнего Востока и Урала и ведение хозяйства в них. Красноярск, 1967. С. 36-46.
- Смирнов Н.Т. Основные закономерности строения и особенности таксации молодняков // Вопросы таксации молодых древостоев. Алма-Ата, 1970. С. 5-15.
- Смирнов Н.Т. Исследование способов таксации молодых древостоев // Использование и воспроизводство лесных ресурсов Дальнего Востока. (Тезисы докладов Всесоюзной конференции). Ч. 1. Хабаровск, 1972. С. 258-260.
- Соловьев К.П. Кедрово-широколиственные леса Дальнего Востока и хозяйство в них. Хабаровск, 1958. 367с.

- Старостенко В.П.* Особенности роста и строения сосновых молодняков искусственного происхождения пристепных боров УССР // Вопросы лесоводства и агролесомелиорации. Киев, 1968. С. 68-70.
- Сукачев В.Н.* Растительные сообщества. (Введение в фитосоциологию). Л.; М., 1928. 232с.
- Сукачев В.Н.* О некоторых основных вопросах фитоценологии // Проблемы ботаники. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Т. 1. С. 449-464.
- Сукачев В.Н.* О внутривидовых и межвидовых взаимоотношениях среди растений // Бот. журн. 1953. Т. 38. №1. С. 57-96.
- Сукачев В.Н.* Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. М.; Л., 1954. Т. 1. С. 291-309.
- Сукачев В.Н.* О некоторых современных проблемах изучения растительного покрова // Бот. журн. 1956. Т. 41. С. 476-486.
- Сукачев В.Н.* Основы лесной биогеоценологии. М.: Наука, 1964. 574с.
- Тарасов А.И.* Об изменчивости годичного прироста ели по толщине в связи со степенью угнетения деревьев и колебаниями погодных условий // Лесоведение. 1968. №2. С. 23-26.
- Теряба А.П.* Вопросы территориального размещения деревьев в сосновых насаждениях // Лесной журн. 1980. №5. С. 5-7.
- Третьяков Н.В.* Закон единства в строении насаждений, М.: Новая деревня, 1927. 113с.
- Уранов А.А.* Фитогенное поле // Проблемы современной ботаники. М.-Л.: Наука, 1965. С. 251-264.
- Уранов А.А., Михайлова Н.Ф.* Из опыта изучения фитогенного поля ковыля перистого // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1974. Т. 79. №5. С. 151-159.
- Успенский В.В., Попов В.К.* Особенности роста, продуктивности и таксации культур. М.: Лесная промышленность, 1974. 260с.
- Флягина И.А.* Лесовозобновление в кедровых лесах на восточных склонах Сихотэ-Алиня. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1982. 176с.
- Флягина И.А.* Особенности флоры и растительности дубняков // Экологические исследования в Сихотэ-Алинском заповеднике (Особенности экосистем пояса дубовых лесов. Сб. науч. тр. Москва, 1990. С. 17-25.
- Флягина И.А.* Динамика явлений и процессов в природном комплексе Сихотэ-Алинского заповедника. Раздел: Растительность. Подраздел Динамика коренных и производных сообществ растительности (итоговый отчет). Терней, 1993. 458с.
- Цветков В.Ф.* К характеристике территориального размещения деревьев в сосновых молодняках Кольского полуострова // Лесн. журн. 1986. №4. С.8-11.
- Чудный А.В.* О размещении деревьев в популяциях сосны обыкновенной // Лесоведение. 1976. №5. С.63-69.
- Черкашин А.К.* Интегральные показатели, дифференциальные характеристики и модели динамики лесных экосистем // Эмпирические методы исследования и моделирование растительных сообществ. Сборник научных трудов. Владивосток. 1986 С. 28-50.
- Шеметова Н.С.* Флора и растительность Сихотэ-Алинского государственного заповедника // Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Владивосток, 1975. С. 5-85.
- Шенников А.П.* Что такое геоботаника // Бот. журн. 1934. Т. 19, №4. С. 412-423.

- Шенников А.П. Заметки о биологии злаков. Сравнение конкурентных свойств злаков // Сов. Ботаника. 1944. № 1. С. 34-41.
- Шустер Э. Детерминированный хаос. Мир. 1987. 125с.
- Эйтинген Г.Р. Выживаемость деревьев в лесу I // Агробиология. 1949. №1. С. 55-74.
- Эйтинген Г.Р. Выживаемость деревьев в лесу II // Агробиология. 1950. №6. С42-57.
- Юрцев Б.А. Флора как природная система // Бюлл. МОИП. Отд. биол. 1982. Т. 87. Вып. 4. С. 3-22.
- Юрцев Б.А. Элементарные естественные флоры и опорные единицы сравнительной флористики // Теоретические и методические проблемы сравнительной флористики. Л.: Наука, 1987. С. 46-66.
- Ярошенко П.Д. Основы учения о растительном покрове. М.: Географгиз, 1950. 402с.
- Ястребов А.Б. О процессе дифференциации древостоя // Вестн. Ленингр. ун-та. Сер. 3. 1989. №3. С. 45-53.
- Ястребов А.Б., Лычная Н.В. Исследование фитогенных полей деревьев в лишайниково-зеленомошных сосняках. // Бот. журн. 1993. Т. 78. № 5. С. 78-92.
- Askew G.R. Two methods for evaluating spatial pattern in naturally regenerated loblolly pine stands // For. Sci. 1983. Vol. 29. N 3. P. 514-518.
- Austin M.P. Pattern in a *Zerna erecta* dominated community // J. Ecol. 1968. Vol. 56. N 1. P. 197-218.
- Batista Joao. L.F., Maguire Douglas A. Modeling the spatial structure of tropical forests // Forest Ecology and Management. 1998. N110. P. 293-314.
- Breymeyer A.I. Ecosiste homeostatic-search for a definition // Mem. Zool. 1979. Vol. 32, N 1. P. 3-11.
- Goodall D.W., West N.E. A comparison of techniques for assessing dispersion patterns // Vegetatio. 1979. Vol. 40. N 1. P. 15-27.
- Jones E.W. Ecological studies on the rain forest of southern Nigeria // J. Ecol. 1955. V. 43, N 2. P. 12-15.
- Kershaw K.E. An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of *Agrostis tenuis* // J. Ecol. 1958. Vol. 46. N 3. P. 571-592.
- Kershaw K.E. An investigation of the structure of a grassland community. I. The pattern of Kershaw K.E. *Dactylis glomerata*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens*. III. Discussion and conclusions // J. Ecol. 1959. Vol. 47. N 1. P. 31-53.
- Kershaw K.E. Pattern in vegetation and its causality // J. Ecol. 1963. Vol. 44. N 2. P. 377-388.
- May R.M. Patterns in multispecies communities // Theoretical ecology: principles and applications. Blackwell; Oxford, 1976. P. 147-162.
- Phillips M.E. Studies in the quantitative morphology and ecology of *Eriophorum angustifolium* Roth. II. Competition and dispersion // J. Ecol. 1954. Vol. 42. N 1. P. 187-210.
-

ПРИЛОЖЕНИЕ

Фотографии ландшафтов и растительности районов исследования

Сохондинский биосферный заповедник



Гора Сохондо (2500 м н.у.м.) - центр Сохондинского биосферного заповедника. Верхний лесной и гольцовый пояса



Лиственнично-кедровый (*Larix dahurica*+*Pinus sibirica*) баданово-багульниковый (*Bergenia crassifolia*+*Ledum palustre*) лес в Сохондинском биосферном заповеднике



Лиственнично-кедровый (*Larix dahurica*+*Pinus sibirica*) рододендроновый (*Rhododendron dahuricum*) лес в Сохондинском биосферном заповеднике

Южный Сахалин



Южный Сахалин. Вид с Западного хребта на Татарский пролив



Рельеф и растительность на юге Сахалина в окрестностях города Южно-Сахалинска



Закладка постоянной пробной площади в сосновом (*Pinus sylvestris*) лесу с подлеском из бамбука курильского (*Sasa kurilensis*)



Сосновый (*Pinus sylvestris*) лес с подлеском из бамбука курильского (*Sasa kurilensis*) в окрестностях города Южно-Сахалинска

Заповедник "Бастак"



Ландшафт и растительность заповедника "Бастак". Фото с сайта:
<http://www.zapoved.ru/catalog/...>

Сихотэ-Алинский биосферный заповедник



Сихотэ-Алинский биосферный заповедник. Нижний лесной пояс широколиственных лесов. Фото с сайта: <http://gidtravel.com/country/r...>



Закладка и описание постоянной пробной площади в пихтово-кедровом (*Abies nephrolepis* + *Pinus koraensis*) мохово-мертвопокровном мелкотравно-папоротниковом лесу (пп Ф-1) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике.



Сихотэ-Алинский биосферный заповедник. Рододендрон Фори (*Rhododendron fauorei*).
Фото Ефимовой Нины с сайта: <http://gidtravel.com/country/r...>



Сихотэ-Алинский биосферный заповедник. На вершине горы Облачная (1400 м.н.у.м.)



Тысячелетняя особь тиса остроконечного (*Taxus cuspidata*) в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике



Березово-лиственничный (*Betula platiphylla*+*Larix cajanderi*) багульниковый (*Ledum hypoleucum*) лес в Сихотэ-Алинском биосферном заповеднике

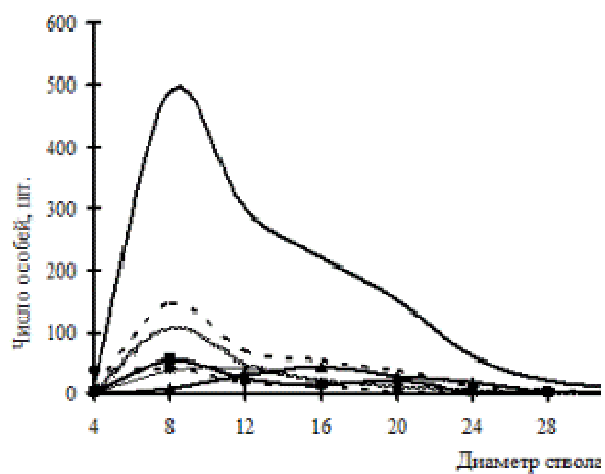


Рис. 77. Частотные распределения всего древостоя елово-кедрового леса (пп 04-2002) и отдельных видов, входящих в его состав на территории заповедника «Бастак» в 2002 г.

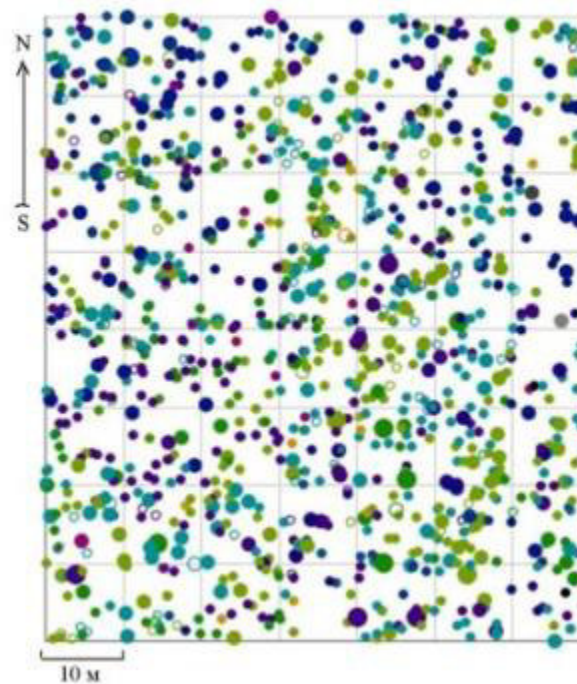


Рис. 78. Картосхема постоянной пробной площади пп 04-2002. Елово-кедровый лес на территории заповедника «Бастак»

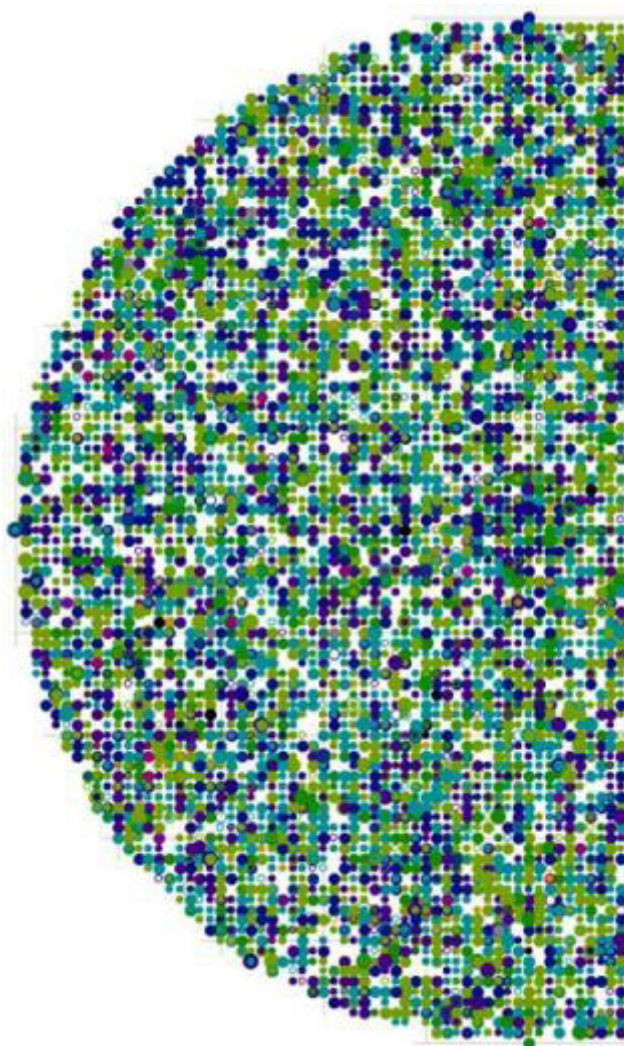


Рис. 79. Поле вероятности встречи деревьев в пределах фитогенного поля среднестатистической особи в елово-кедровом лесу (пп 04-2002) на территории заповедника «Бастак»



Рис. 80. Поле вероятности встречи деревьев в группе угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в елово-кедровом лесу (пп 04-2002) на территории заповедника «Бастак»

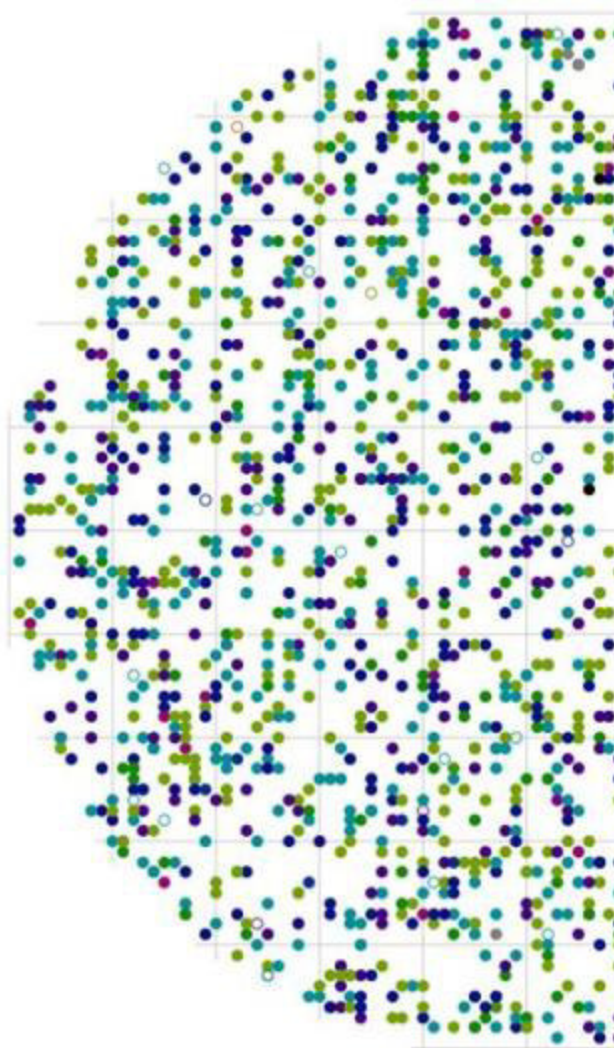


Рис. 81. Поле вероятности встречи деревьев в группе индетерминантных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи этого класса толщины в елово-кедровом лесу (пп 04-2002) на территории заповедника «Бастак»

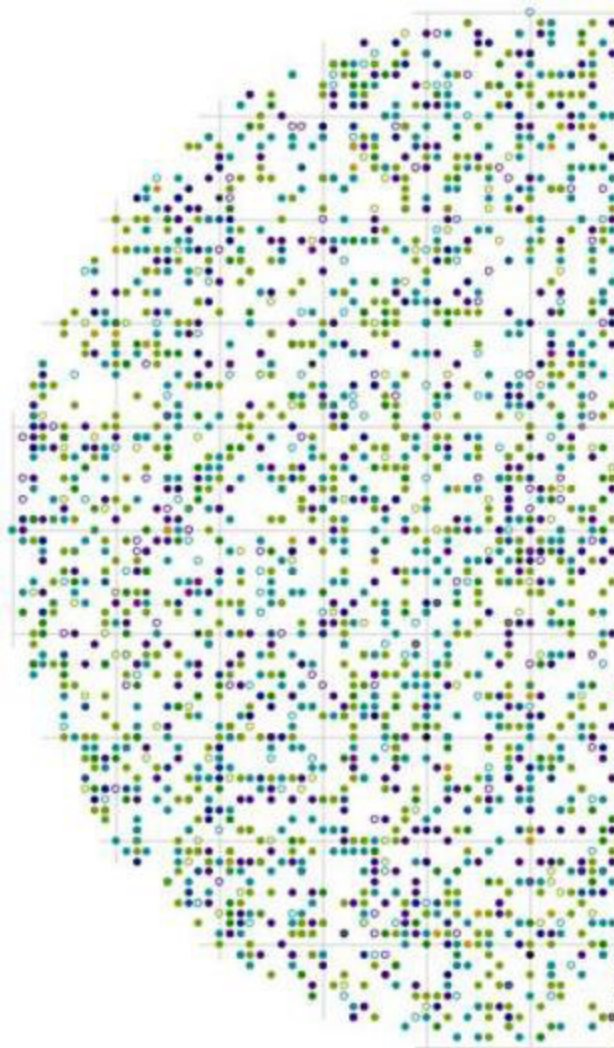


Рис. 82. Поле вероятности встречи деревьев группы угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи индетерминантного класса толщины в елово-кедровом лесу (пп 04-2002) на территории заповедника «Бастак»

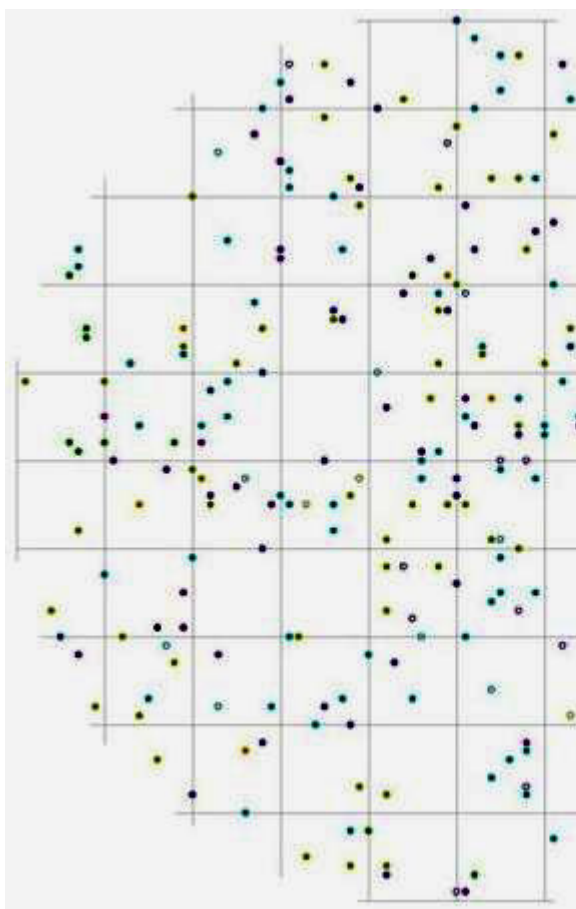


Рис. 83. Поле вероятности встречи деревьев группы угнетенных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи господствующего класса толщины в елово-кедровом лесу (пп 04-2002) на территории заповедника «Бастак»

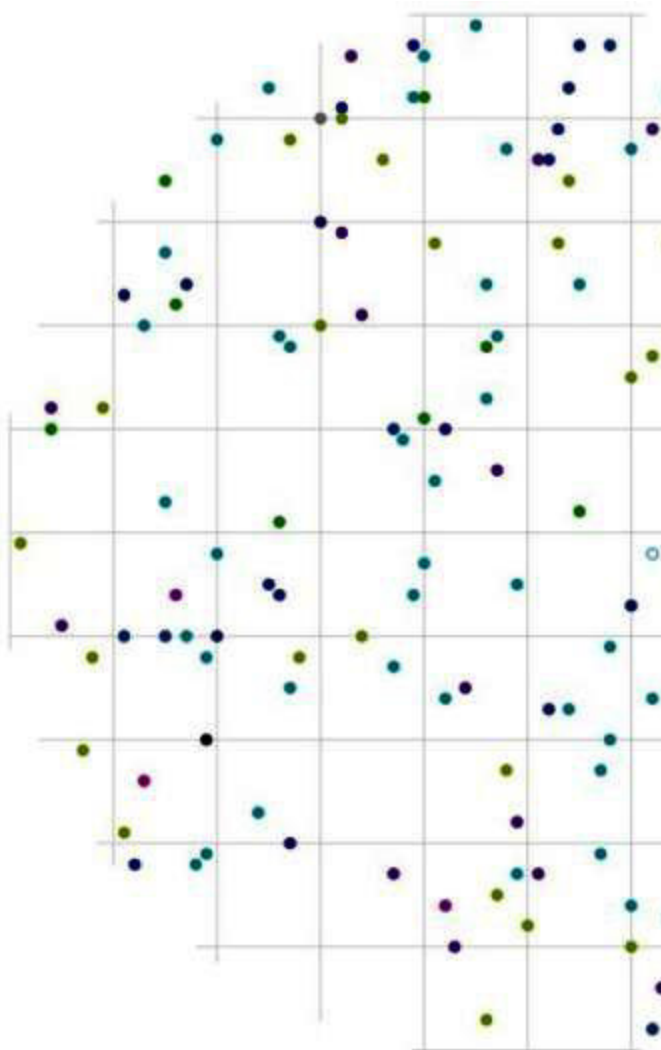


Рис. 84. Поле вероятности встречи деревьев группы индетерминантных в пределах фитогенного поля среднестатистической особи господствующего класса толщины в елово-кедровом лесу (пп 04-2002) на территории заповедника «Бастак»

Рассматриваемая система и ее функциональные элементы находятся в состоянии хаоса. Это состояние в группе угнетенных деревьев достигнуто за счет большого числа особей, которые поступили в древостой из подроста после вырубki толстых деревьев. Группа же индетерминантных особей, по-видимому, находится в состоянии, близком к распаду этой совокупности, в результате чего от нее в будущем может отделиться группа лидеров. Группа лидеров не имеет выраженного максимума на кривой распределения деревьев по толщине, она представлена небольшим числом особей, но даже единично стоящие деревья лидеров могут существенно оказывать влияние на подчиненные группы деревьев (Проскуряков, 1971), в том числе и на характер размещения особей других ценотических групп. Так, например, тонкие деревья в этом древостое могут расти на меньшем расстоянии от толстых (рис. 83), чем деревья из группы индетерминантных.

В отличие от деревьев из группы средних по толщине, которые отстоят на некотором расстоянии от особей эдификаторов, на этом расстоянии вероятность встречи их по отношению к особям-лидерам небольшая (рис. 84). Однако если наложить два рассматриваемых модальных круга, опять-таки можно увидеть, что пустые участки на поле вероятности встречи деревьев средних по толщине относительно особей-лидеров

чаще всего могут заполнить тонкие особи (хотя некоторые участки так и остаются пустыми). В целом в рассматриваемом нами древостое на картину пространственного размещения входящих в древостой видов деревьев накладывает свой отпечаток нарушенность ценоза, связанная с проведенной здесь выборочной рубкой. Однако неслучайность размещения особей разных пород и разной социальной принадлежности, очевидно, имеет непосредственное влияние на общую пространственную структуру древостоя и сообщества в целом. Возможно, это и есть проявление упорядоченности, когда особи разных видов и социального статуса занимают определенные части пространства в пределах ценоэчей.