

## ЯВЛЕНИЯ САМООРГАНИЗАЦИИ В СООБЩЕСТВАХ ДУБА МОНГОЛЬСКОГО

*А.Н. Прилуцкий*

*Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток*

Предисловие к недавно изданной книге «Порядок и беспорядок в природе» содержит утверждение, на первый взгляд претенциозное: «Ни один из разделов физики не способствовал в такой мере возвышению человеческого духа, как термодинамика, особенно ее Второе начало». Но автор книги, проф. Оксфордского университета П. Эткинс, значения открытия этого фундаментального закона несколько не преувеличил. Благодаря усилиям физиков стало очевидным, что любая неравновесная система обладает возможностью достигнуть некоего конечного состояния путем спонтанной эволюции. И это свойство систем, известное как «энтропия», является всеобщим. Именно энтропия определяет закономерности поведения разнообразных систем, в том числе и живых.

Значение термодинамики заключается в том, что она сыграла роль теоретического фундамента промышленной революции. Но технический прогресс создал угрозу глобального экологического кризиса. Антропогенный пресс стал вызовом, брошенным природным экосистемам планеты. К сожалению, противопоставить этому вызову оказалось нечего. Биологические науки освоить Второе начало термодинамики до настоящего времени не смогли, поэтому ученые-экологи так и не нашли адекватных мер, способных уравновесить давление хозяйственной деятельности на природные экосистемы. Хотя уже ясно, что сложившаяся ситуация является методологическим тупиком, выход из которого состоит в «физикализации» экологии.

На Дальнем Востоке жесткому антропогенному прессу подвергаются экосистемы густонаселенных областей южной части

региона. Исключительно важным элементом этих экосистем являются леса, сформированные дубом монгольским. Но прогрессирующее снижение устойчивости, которое представляет собой одно из наиболее опасных проявлений антропогенной дигрессии, создает угрозу распада дубняков. Разработка мер, предотвращающих нежелательный ход развития событий, требует интегрированного изучения всех процессов, протекающих в формации на уровне организмов, ценоза и экосистемы в целом, включая видообразование и сукцессии. В итоге продолжительных поисков подхода к данной проблеме мы нашли лишь один перспективный путь ее решения: введение в методологию экологии концепций, понятий и методов неравновесной термодинамики и теории информации.

Необходимость использования методологий, оперирующих общими законами, обусловлена кризисным состоянием фитоценологии. В течение длительного времени критерием состояния фитоценоза считалась скорость накопления биомассы. Однако исследования, выполнявшиеся в последние десятилетия, пошатнули уверенность в том, что условия, обеспечивающие максимальный темп роста растения, идентичны таковым, в которых его наследственная информация реализуется наиболее полно и точно. В настоящее время продуктивность биосистемы уже трудно представить себе как материализованное свидетельство совершенства гомеостаза. Скорее всего прирост является лишь одним из элементов системы его регуляции.

Не оправдало себя в полной мере и изучение экологии видов при помощи экологических таблиц. Видовой состав растительных группировок формируют не только экологические, но и другие факторы: исторические, геологические, антропогенные и т. д. Поэтому эмпирические кривые распределения видов по градиентам факторов среды обычно существенно отличаются от теоретических. В таких случаях материалы градиентного анализа отражают экологические характеристики растений с большими искажениями.

Оценивая современное состояние аутоэкологии, можно констатировать: конечные цели данного раздела ботаники остались не достигнутыми. Понятие «экологическая ниша вида» остается умозрительным, так как методов для точного измерения параметров экологических ниш на сегодняшний день нет. Между тем еще А. Пуанкаре говорил: «...То, что недоступно измерению, не может быть предметом науки». В сложившейся ситуации поиск способа оценки жизнеспособности дуба в различных типах леса сохраняет актуальность как одна из проблем региональной фитоценологии. Но прежде чем

приступать к ее решению, необходимо установить теоретически более обоснованные критерии состояния живых структур и найти показатели совершенства гомеостаза, поддающиеся измерению.

Настоящая работа представляет собой попытку рассмотреть современное состояние экосистемы, формируемой дубом, с позиций синергетики. Методология этой дисциплины, недавно возникшей на стыке биологии и теоретической физики, позволяет рассматривать сообщество растений как ансамбль атомов и молекул, находящихся в динамическом взаимодействии друг с другом и со средой. В данном аспекте растительная сукцессия понимается как рефрен — траектория спонтанной трансформации структуры, реализующей пространство своих возможных состояний.

Иными словами, сообщество растений является агрегацией разнообразных и не связанных между собой объектов, в которой самопроизвольно возникает согласованность движений. В ходе акта упорядочения инертная масса видов, ранее пассивно изменявшаяся в результате внешних воздействий, превращается в структуру, способную к дальнейшей самоорганизации. Однако нам еще предстоит понять, каким образом и при каких обстоятельствах конгломерат растительных организмов превращается в независимый объект, имеющий пространственно-временную организацию, — экосистему.

Для решения данной задачи представляется перспективным исходить из версии механизма действия Второго начала термодинамики в живых системах, разрабатываемой автором настоящей работы на базе гипотезы Больцмана—Шредингера. По Шредингеру, как известно, организм поддерживает себя на высоком уровне упорядоченности благодаря непрерывному извлечению упорядоченности из окружающей среды (Шредингер, 1972).

Развивая теоретические представления указанных авторов, мы допустили, что у растений в механизме поддержания неравновесного состояния решающая роль принадлежит транзиту воды через клетки и органы, т. е. транспирации (Прилуцкий, 2001, 2003). Рассеяние метаболической энергии, которое в настоящее время рассматривается как единственный способ поддержания жизнеспособности, является, скорее всего, вторичным. Основную работу по поддержанию концентрационных и температурных градиентов внутри организма растения выполняет вода, непрерывно поглощаемая корнями. «Отработанная» вода удаляется через устьица. В организованной таким образом биосистеме упорядоченность движения увеличивается.

Но Второе начало утверждает: рост внутренней упорядоченности компенсируется уменьшением порядка во внешней среде. Данное положение указывает на способ экспериментального доказательства выдвинутой версии жизнеспособности. Установив, что в биогеоценозе упорядоченность биоты, с одной стороны, и упорядоченность водного режима почв эдатопа, с другой стороны, связаны обратной зависимостью, мы получим право придать изложенным выше представлениям статус парадигмы.

Важное достоинство предложенного подхода состоит в существовании реальной возможности произвести оценку гомеостаза, поддерживаемого термодинамическими механизмами регулирования. Для этого достаточно, во-первых, установить устойчивость работы функциональных систем эдификатора; во-вторых, применив функцию  $\sum p_i \log p_i$ , определить упорядоченность водного режима почв под фитоценозом.

Экспериментальная часть исследований выполнена в формации дуба монгольского. Конкретная цель эксперимента заключалась в решении проблемы оценки жизнеспособности экофенотипов дуба монгольского в различных частях ряда увлажнения с применением изложенного выше подхода.

Согласно экологической шкале дуб проявляет экологическую валентность в диапазоне ступеней увлажнения 58–72 (Региональные экологические шкалы..., 2003). На участках сухих водоразделов он формирует низкорослую, иногда кустарниковую биоморфу, обладающую низкой биологической продуктивностью. В распространенных здесь рододендроновых дубняках среднегодовой прирост надземной фитомассы составляет менее 2 т/га/год. На влажных почвах нижних уровней рельефа дуб обладает сравнительно быстрым ростом, развиваясь в деревья с правильной формой кроны и ствола. Но, хотя биологическая продуктивность влажных дубняков более чем в два раза выше, чем сухих, фитоценотическая роль дуба в них ослаблена. В высокотравных дубняках он легко уступает позиции даже породам-неэдификаторам: липе, кленам и т. д. Поэтому его участие в составе влажных типов леса обычно не превышает 50 %. Доминирует же дуб обычно в сухих и периодически сухих местообитаниях. Такую закономерность изменения фитоценотической роли некоторые исследователи объясняют особенностями видовой экологии и поэтому склонны признать условия рододендроновых и леспедцевых дубняков для дуба оптимальными, а дубняки, относящиеся к указанным типам леса, коренными.

По данным инструментальной оценки разнообразия условий увлажнения сомкнутые насаждения дуб образует на почвах со среднемноголетним запасом воды в метровом слое почвы от 120 до 200 мм. Участие этой породы во влажных типах леса снижается лишь в местообитаниях с высоким, менее 1 м от дневной поверхности, стоянием грунтовых вод. Ограничений для его проникновения в сухие местообитания, по-видимому, нет. Запасы воды в экологическом ряду увлажнения увеличиваются с градиентом около 20 мм между смежными типами леса.

В дубняках, в структуре суммарного испарения воды, преобладает расход на транспирацию. За период вегетации древесные растения транспирируют 65–70% проникающих в почву осадков. Анализ водного баланса дает основание заключить, что стратегия адаптации растительности к гидрологическим условиям в дубняках ориентирована на полную утилизацию осадков, выпадающих за период вегетации. Наиболее эффективный контроль над ресурсами воды устанавливают растительные сообщества лещинных дубняков. Объем воды, расходуемой этим типом леса на испарение, на 4% превышает ее поступление (табл. 1). Высокотравные и рододендроновые дубняки используют свои водные ресурсы не полностью. Около 5% осадков, поступающих за активный период, либо идут на поддержание руслового стока, либо осенью пополняют запасы почвенной влаги.

Таблица 1

Основные характеристики условий увлажнения почв в насаждениях формации дубняков

Параметры режима увлажнения местообитаний	Тип дубняков*				
	Д-1	Д-2	Д-3	Д-4	Д-5
Осадки под пологом леса, мм	315	306	312	305	309
Эвапотранспирация:					
в мм водного слоя	301	312	325	315	286
в % от суммы осадков	96	102	104	103	93
Среднегодовой запас воды в слое почвы 1 м, в мм	128,5	149,8	169,7	187,5	193,0
Особенности динамики влажности почвы ( $H_1$ ) (упорядоченность режима увлажнения)	1,95	2,41	2,58	2,41	2,24

\* Типы дубняков: Д-1 – рододендроновый; Д-2 – леспедецевый; Д-3 – лещинный; Д-4 – кустарниково-разнотравный; Д-5 – высокотравный.

Для выяснения особенностей динамики водного режима почв в различных типах дубняков использована формула информационной энтропии (Shannon, Weaver, 1949):

$$H(p_1, p_2, \dots, p_k) = - \sum_{i=1}^k p_i \log_2 p_i,$$

где  $H$  – информированность (упорядоченность) водного режима почвы;  $p_1, p_2, \dots, p_k$  – частоты распределений;  $\log_2$  – удвоенный логарифм вероятности;  $k$  – число значений, которое может принимать данная система.

Как видно из приведенных в табл. 1 данных, максимальное значение критерия состояния увлажнения почвы ( $H_3=2,58$ ), отвечающее неупорядоченному режиму увлажнения, характеризует ряд распределения лещинного дубняка. Типичные для факторов с упорядоченной динамикой низкие значения критерия  $H$  обнаружены в рододендроновом ( $H_1=1,95$ ) и высокотравном дубняках ( $H_5=2,24$ ).

Согласно нашим представлениям величина показателя состояния увлажнения эдатопа  $H$  отражает скорость процесса деградации внешней среды под воздействием жизнедеятельности эдификатора. Поэтому неупорядоченность в динамике увлажнения почвы лещинного дубняка интерпретируется как результат мощной средообразующей деятельности, свойственной его исключительно жизнеспособному, модальному, экофенотипу. В то же время сравнительно высокая упорядоченность режима влажности почв в высокотравном и рододендроновом дубняках указывает, на наш взгляд, на недостаточно активную регуляторную деятельность адаптированных, а поэтому менее жизнеспособных экофенотипов.

В оценке почвенно-гидрологических условий существенны два параметра: средний уровень влагозапасов и их упорядоченность. Первый показатель характеризует оводненность местообитания, второй отражает степень соответствия между водными ресурсами эдатопа и потребностью населяющей его биоты в воде.

По соотношению величин данных параметров в формации дубняков объективно выделяются три геоморфологических комплекса типов леса:

- долинные дубняки, почвы которых имеют высокий уровень влагозапасов и высокую упорядоченность режима влажности;
- склоновые дубняки, связанные с почвами умеренно увлажненными, обладающими неупорядоченной динамикой запасов влаги;

— дубняки сухих водоразделов, для которых характерны низкий уровень запаса почвенной влаги и высокая упорядоченность в их динамике.

Сравнение скоростей деградации водного режима в различных типах дубняков указывает на локализацию экологического оптимума дуба в склоновых местообитаниях. Но высокая регуляторная активность является косвенным признаком оптимального фенотипа.

Прямое доказательство совпадения центра экологической ниши дуба с позицией лещинных дубняков мы получили путем сравнения эффективности процессов автооптимизации системы организма дуба в различных частях ряда увлажнения.

В последнее время эффективность биологической автооптимизации прямо связывают с количеством накопленной информации, компенсирующей рост энтропии. Основным признаком информационно-насыщенной системы признается устойчивость важнейших ее параметров в условиях меняющейся среды, или достижение стационарного состояния (Онопrienко, 1998).

Высокая изменчивость параметров состояния характерна для организма, не установившего должного контроля над окружающей средой. Его независимость от внешних условий является относительной, потому что механизм освобождения от энтропии недостаточно эффективен. Напротив, организм, наладивший надежное взаимодействие со средой обитания, непрерывно создает в ней упорядоченность, приобретая при этом высокую степень автономности от флуктуаций внешних факторов. Высокая стабильность функционирования служит признаком фенотипа, достигшего максимально возможного гомеостаза, то есть состояния, в котором жизнеспособность организма является наибольшей. Откуда следует, что наиболее простой метод прямого определения модального фенотипа вида состоит в дифференцированной оценке состояния экофенотипов, образующих его популяции.

Результаты классификационных работ дают основание заключить, что популяции современного дуба монгольского включают в себя 21 экофенотип. Но материалы лесоустройства показывают: около 90% насаждений его формации составляют рододендроновые, леспедецевые, высокотравные, кустарниково-разнотравные и лещинные типы леса. Доля прочих 16 типов дубняков незначительна. Возникающие в них фенотипы являются в определенном смысле экзотическими, в силу чего их генофонд заметного влияния на генетическую структуру популяции не оказывает. Откуда следует, что свойство модальности связано с основными типами леса. По-

этому в целях выявления модального фенотипа дуба изучался упрощенный вариант параметрической системы его формации, который включал в себя только 5 упомянутых выше типов дубняков.

Поскольку дуб монгольский образовал свою формацию в режиме лимитированного увлажнения, оценка гомеостаза произведена путем сравнения величин, характеризующих состояние функциональных и метаболических систем каждого фенотипа в периоды, контрастные в отношении увлажнения. Результаты экспериментов позволили судить о состоянии каждого из них по шести параметрам.

Стабильность работы пластидного аппарата листьев охарактеризована данными определения динамики содержания хлорофилла А, каротиноидов и изменения соотношения хлорофиллов А и В (Хоментовская, Прилуцкий, 1981). Постоянство морфогенеза — по средним значениям площадей листовых пластинок в различные по увлажнению годы (там же). Устойчивость метаболизма углеводов демонстрируют особенности крахмалонакопительной деятельности листьев в динамических условиях увлажнения (Орехова, 1981). И, наконец, чувствительность продукционного процесса к колебаниям увлажнения среды установлена путем определения прироста надземной фитомассы в годы, существенно различающиеся по обеспеченности осадками (Железников, 1974).

Величины сдвигов каждого из перечисленных параметров, выраженные в процентах от своих значений в режиме оптимума увлажнения, приведены в табл. 2 (строки 1–6). По данным строк 1–6 для каждого типа леса произведен расчет коэффициента вариации ( $V_i\%$ ). Вычисленное для экофенотипа лещинного дубняка значение  $V\%$  в 2–3 раза меньше, чем для других типов дубняков. Следовательно, в полном соответствии с концепцией оптимума наименее эффективно процессы автооптимизации протекают в периферийных частях экологического ряда увлажнения (Д-1 и Д-5). В то же время полученные данные свидетельствуют о надежности гомеостаза фенотипа дуба в Д-3 (лещинный дубняк).

До настоящего времени экологическую характеристику вида выполняли по косвенным признакам (скорость роста, встречаемость, плотность проективного покрытия и т.д.). Поэтому в графическом изображении кривые оптимума, как гипотетические, так и эмпирические, имели выпуклую форму.

Между тем при прямом определении состояния организмов кривая распределения имеет вогнутую форму. В целях унификации

Таблица 2

Устойчивость некоторых жизненно важных параметров системы организма различных экофенотипов дуба монгольского в меняющихся условиях роста

Показатель состояния организма	Тип леса***				
	Д-1	Д-2	Д-3	Д-4	Д-5
Средняя площадь листовой пластинки в 1976 г., % от 1975 г.	87	91	99	89	88
Содержание хлорофилла А в листьях (1976 г., % от 1975 г.)	118	113	94	105	114
Содержание каротиноидов в листьях (1976 г., % от 1975)	129	117	82	105	125
Содержание крахмала в листьях (10.08.76 г., % от 20.06.76 г)*	202	157	119	167	186
Отношение содержания хлорофиллов (А/В)	126	130	115	132	131
Прирост надземной фитомассы древостоя (1973 г., в % от 1972 г.)**	75	84	95	82	81
Коэффициент вариации (V <sub>i</sub> %)	36	23	13	28	31
Показатель модальности фенотипов (L <sub>i</sub> )	36	57	100	46	42

\*По данным Т.П. Ореховой (1981);

\*\*По данным Ю.Ф. Железникова (1974).

\*\*\*Обозначения типов леса соответствуют: Д-I – рододендроновый; Д-II – леспедецевый; Д-III – лещинный; Д-IV – кустарниково-разнотравный; Д-V – высокотравный.

графиков, демонстрирующих состояние вида в экологических рядах, мы прибегли к искусственному преобразованию показателей состояния (V%), преобразовав значения модальности L<sub>i</sub> изученных экофенотипов по формуле:

$$L_i = 100 (V_{\min} / V_i),$$

где L<sub>i</sub> – уровень модальности фенотипа,

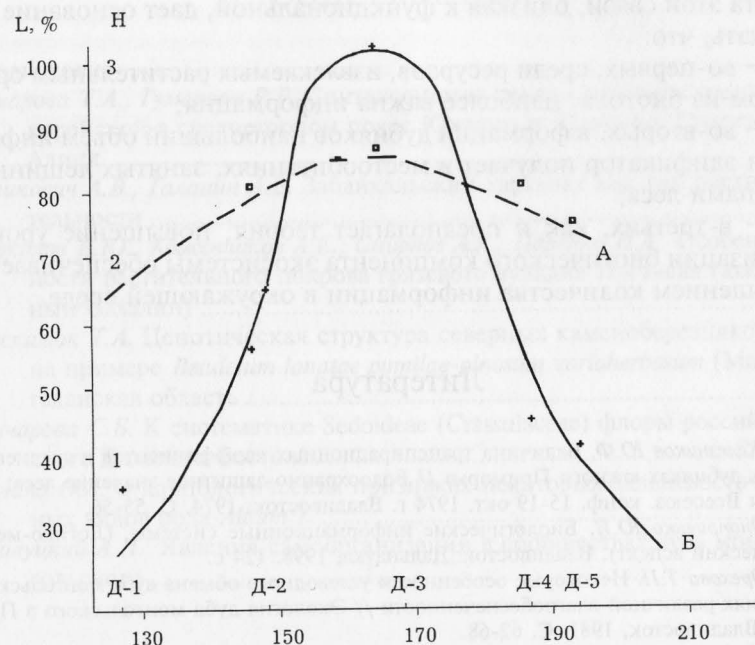
V<sub>i</sub> – коэффициенты вариации,

i – порядковый номер фенотипа,

V<sub>min</sub> – минимальное значение коэффициента вариации параметров.

Представленные на рисунке графики служат основанием для того, чтобы жизнеспособность (L<sub>i</sub>) дуба в каждом местообитании поставить в прямую связь со скоростью деградации (Н) водного режима почвы (см. рисунок).

В формации дуба наибольший потенциал неопределенности состояния увлажнения имеют, как правило, эдатопы склонового геоморфологического комплекса типов леса, которые за-



Информационная энтропия водного режима почв (А) и уровень модальности экофенотипов дуба монгольского (Б) в основных типах дубняков

нимают местоположение в нижних частях склонов. Из-за достаточно высокой водоудерживающей способности корнеобитаемого горизонта почв, с одной стороны, и глубокого залегания грунтовых вод – с другой, сезонный режим их влажности обладает наибольшей амплитудой. Именно в таких условиях формируются лещинные типы дубняков, жизнедеятельность которых нарушает временную структуру увлажнения почв в наибольшей степени.

Сдвиги в динамике почвенных запасов воды, вызываемые жизнедеятельностью сообществ растений, являются, по существу, регуляторными. Они интерпретируются как экологическое обесценивание эдатопов, которое производится организмом с наибольшей эффективностью в области своего экологического оптимума.

Связь между стабильностью состояния биотического компонента экосистемы (V%) и скоростью деградации водного режима почвы (H) оценивается коэффициентом корреляции 0,90. Высокая

теснота этой связи, близкая к функциональной, дает основание утверждать, что:

– во-первых, среди ресурсов, извлекаемых растительным организмом из биотопа, наиболее важна информация;

– во-вторых, в формации дубняков наибольший объем информации эдификатор получает в местообитаниях, занятых лесными типами леса;

– в-третьих, как и предполагает теория, повышение уровня организации биотического компонента экосистемы обеспечивается уменьшением количества информации в окружающей среде.

## Литература

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

*Онопrienко Ю.И.* Биологические информационные системы. (Логико-методологический аспект). Владивосток: Дальнаука, 1998. 124 с.

*Орехова Т.П.* Некоторые особенности углеводного обмена дуба монгольского в условиях различной влагообеспеченности // Экология дуба монгольского в Приморье. Владивосток, 1981. С. 62-68.

*Прилуцкий А.Н.* Биологическая регуляция увлажнения эдатопов сообществ дуба монгольского (*Quercus mongolica* Fisch ex Ledeb.) // Исследование и конструирование ландшафтов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 2001. Вып. 5. С. 290-297.

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

Региональные экологические шкалы для лесной растительности Дальнего Востока / Комарова Т.А., Тимошенко Е.В., Прохоренко Н.Б., Ащепков Л.Я., Судаков Ю.Н., Селедец В.П. Владивосток: Дальнаука, 2003. 277 с.

*Хоментовская И.Г., Прилуцкий А.Н.* Характеристика пигментного комплекса дуба монгольского в различных экологических условиях // Экология дуба монгольского в Приморье. Владивосток, 1981. С. 42-61.

*Шредингер Э.* Что такое жизнь? С точки зрения физика. М.: Атомиздат, 1972. 88 с.

*Shannon C.E., Weaver W.* The Mathematical Theory of Communication. Urbana: University of Illinois Press, 1949. 117 p.