

## BIODIVERSITY AND ECOLOGICAL DIFFERENTIATION OF BRYOPHYTES IN SOUTH TAIGA FORESTS

A.A. Nemykin, R.B. Sandlerskij, Yu.G. Puzachenko

Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences

В современной теории организации сообществ растений сохраняется противопоставление двух моделей: холистической организменной Клементса (Clements, 1916) и редуccionистской, индивидуалистической (континуальной Глисона-Раменского). В рамках теории динамических систем и синергетики они совместимы. Первая модель требует большого вклада в организацию положительных обратных связей (мутализм), вторая – отрицательных (конкуренция). С общих позиций биологическое разнообразие тождественно энтропии в термодинамике и измеримо в том случае, когда система определяется через очень большое множество взаимодействующих элементов различного типа (особи разных видов). При такой трактовке к экологическим многовидовым системам в полной мере применимы все идеи и методы современной неравновесной термодинамики.

Если речь идет об ординации, то система определяется как динамическая (синергетическая). Состояния видов есть функция некоторых виртуальных факторов экологического пространства  $k$ -размерности и их взаимодействий друг с другом. Обе модели строятся на принципах редуccionизма и не могут воспроизвести холистических черт поведения. Проявление последних может быть получено лишь как часть отношений, не описываемых с позиций редуccionизма.

Интегрированный подход к изучению пространственной организации сообществ с позиции термодинамики и синергетики способствует развитию представлений об организации биотических систем (Левич, 1978; Пузаченко и др., 1999).

Мохообразные, образующие моховой ярус таежного сообщества, - хороший объект синэкологических исследований организации сообществ: с одной стороны они образуют плотные многовидовые гregarии с потенциально сильными межвидовыми взаимодействиями и мозаику гregarий на ограниченном пространстве с заведомо слабыми межвидовыми взаимодействиями; они находятся в сложном взаимодействии с травяным ярусом и проростками деревьев и могут вступать с ними как в конкурентные, так и муталистические отношения и при определенных условиях могут выступать в качестве эдификаторов лесного сообщества; наконец мохообразные являются той группой на основе представительности которой в значительной степени определяется принадлежность лесного сообщества к тайге.

Исследования организации сообществ мохообразных проводилось на трансектах с регулярным шагом опробования в 20 м общей длиной 6,78 км. Трансект обеспечен оценкой состояния всех компонентов растительности и свойств почв, включая измерения их влажности в 15 см горизонте. Нивелировка рельефа проведена с шагом 5 м. Кроме того, каждой точке наблюдений поставлена в соответствие спектральное отражение солнечной радиации по спутнику Landsat за разные сезоны года. Вся совокупность измерений на трансекте позволяет с высокой детальностью описать пространственное варьирование условий среды мохообразных. Всего на трансекте обнаружено 35 видов мохообразных с проективным покрытием более 1% на sample plot 5×5 и 22 вида в гregarиях на площадке 10×10 см. В целом на площадках 5×5 м доминирует *Pleurozium schreberi* (встречаемость 56%) и *Dicranum scoparium* (встречаемость 55%); встречаемость от 20 до 55% имеют виды рода *Brachythecium* (44%), *Plagiomnium cuspidatum* (32%), *Plagiomnium ellipticum* (30%), *Hylocomium splendens* (29%), *Polytrichum commune* (27%) и *Sphagnum girgensohnii* (23%).

Для старых лесов Центрально-лесного заповедника характерны часто повторяющиеся вывалы (образование gap) отдельных деревьев и периодические ветровалы. Несмотря на это ранговое распределение встречаемости мхов как по трансекту, так и в гregarиях строго равновесна (энтропия Кульбака – мера стационарности

термодинамической системы недостоверно отличается от нуля). На трансекте энтропия  $H=2,848 \text{ nit}$ , видовое богатство  $R=\log N=3.555 \text{ nit}$ , выравненность  $E=H/R=0.81$  и энтропия Кульбака  $HK=0.005898 \text{ nit}$ ,  $\chi^2=4,3$  при 34 степенях свободы. На уровне грегаций  $H=2.337667 \text{ nit}$ ,  $R=3,09 \text{ nit}$ ,  $E=0.756$  и  $HK=0.001403 \text{ nit}$  ( $\chi^2 = 0.179584$  при 21 степени свободы). Отсюда следует, что реакция мохообразных на резкое изменение среды очень быстрая (время релаксации менее 5 лет). Ранговое распределение встречаемости на площадках  $5 \times 5$  метров строго соответствует распределению Гиббса, а на уровне грегаций Ципфа-Мандельброта. Соответственно, организация сообществ на этих двух уровнях принципиально различна. На уровне грегаций пространство отношений «воспринимается» растениями в логарифмической шкале, то есть чувствительность видов друг к другу пропорциональна логарифму различий в их чувствительности к условиям среды. Это определяет возможность сосуществования разных видов в прямом контакте друг с другом. На уровне мозаики эти отношения прямо пропорциональны.

Размерность экологического пространства на уровне мозаики и грегаций, определенная в многомерном анализе (многомерное шкалирование) близка к четырем. Ведущим фактором варьирования встречаемости и обилия видов в пространстве являются фитоценоотические отношения, в первую очередь отношения с травяным ярусом и уже затем с развитием древостоя. Физические факторы и в первую очередь режим увлажнения фактически определяют границы возможного распространения. Господствующие виды описываются виртуальными факторами (координатами экологического пространства) с  $R^2=30-70\%$ , но для каждого вида на нескольких площадках отклонение обилия от расчетного по модели не может быть признано случайным. Точно также каждый фактор многомерного пространства описывается условиями среды не более чем на 50%. Эти оценки показывают масштаб непрерывности изменения состояния мохового покрова, отвечающего индивидуалистической модели организации сообщества. Остальное неопиываемое моделью варьирование может определяться неизбежными случайными ошибками и проявлением эффектов эмерджентности или нарушением стационарности, определяемых возможно холистическим поведением сообщества. Доля таких событий, выходящих за рамки случайности и нарушающих статистическую стационарность – менее 5%.

Таким образом, в основном для сообщества мхов реализуется индивидуалистическая модель межвидовых отношений и состояние сообщества в каждой точке, а также биологическое разнообразие определяется сочетанием условий среды. Для объяснения природы (механизмов) редких нарушений общей стационарности требуются дополнительные специальные исследования.

Ограничения, накладываемые на распространения мохообразных режимом влажности почвы, определяемым в основном рельефом, показывают, что климат рассматриваемого региона не является для них оптимальным.

#### Литература:

- Clements, Frederic E.* 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Washington D.C.: Carnegie Institution of Washington. 512 p.
- Пузаченко Ю.Г., Безделова А.П., Виноградова Т.А., Алещенко Г.М. 1999. Измерение биологического разнообразия на основе встречаемости // Экология. № 5.-С.323-332.
- Пузаченко Ю.Г. 2004. Математические методы в экологических и географических исследованиях. М.: Академия. 416 с.
- Левич А.П. 1978. Экстремальный принцип в теории сообществ // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Т.1. С. 164-182.