

БИОИНФОРМАТИКА

УДК: 502.5:581.5:582.682.2

СЕЗОННОЕ РАЗВИТИЕ ДРЕВЕСНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЛУОСТРОВА МУРАВЬЕВА-АМУРСКОГО

© Прилуцкий А.Н.

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

E-mail: a.priluckiy@mail.ru

Изучен ритм сезонного развития сообщества фанерофитов. Получены основания считать, что моменты начала и окончания вегетационного периода определяют не только климатические факторы, но и полугодовые вариации геомагнитного поля.

Ключевые слова: ритм сезонного развития, сообщество, фенологическая кривая, фенофаза.

Введение

Сточки зрения теории самоорганизации растительность можно представить как совокупность диссипативных структур, фитоценозов, в которые извне поступает поток отрицательной энтропии. Подобного рода объекты обладают очень большим числом степеней свободы, поэтому даже в однородной среде на начальных этапах сукцессии в растительном покрове возникают разнообразные сообщества. В силу фундаментальных оснований уже на пионерных этапах развития в них устанавливается колебательный режим жизнедеятельности. Причем каждое сообщество склонно функционировать в ритме, соответствующем особенностям своей структурно-временной организации.

Абиотическая часть экосистем, включающих в себя сообщества, также является диссипативной структурой, функционирующей в колебательном режиме. Поскольку спектры частот колебаний внешних факторов более разнообразны, их периодические

воздействия на эндогенную колебательную систему носят вынуждающий характер. В подобной ситуации растительные группировки, которые предпринимают попытку развиваться в собственном ритме, вступают в противостояние с внешней средой. В отборе выживают сочетания организмов, у которых частоты эндогенных колебаний совпадают с частотами вынуждающих воздействий. В конечном итоге, на основе этих сочетаний формируются растительные системы – фитоценозы. Динамика каждой такой системы копирует локальную структуру временной организации климатических, геологических и геофизических факторов. Поэтому устойчивость сообществ зависит от того, насколько точно особенности периодичности, присущие внешней среде, отражены в организации их внутреннего времени. Среди колебательных процессов, свойственных фитоценозам, наиболее доступны для изучения сезонные циклы.

Сезонность развития сообществ формируется на индивидуальной основе. Каждое растение зоны умеренного климата ежегодно проходит несколько стадий развития, начиная от возобновления роста перезимовавших почек и заканчивая подготовкой к перезимовке. Эти стадии, адаптированные к годовому ходу факторов среды, называют фенофазами.

В индивидуальном ритме смены фенофаз видят выражение годовой динамики экологических потребностей организма растения.

В прошлом наблюдения над последовательными сменами фенофаз, а также поиску зависимости сезонной ритмики растений от колебаний факторов среды, уделялось большое внимание. В итоге этих исследований накоплен значительный объем сведений о сезонной периодичности, характерной как отдельным растениям, так и сложным фитосистемам различного уровня. Установлены условия, обеспечивающие нормальное течение сезонных процессов в экосистемах. К примеру, доказано, что в первой половине вегетационного периода срок вступления в ту или иную фенофазу зависит от температуры воздуха или почвы. С приходом весны большинство древесных растений начинают пробуждаться в диапазоне температур 5–10°C. Установлено также, что во второй половине лета регуляторная функция температуры ослабевает. На заключительных стадиях сезонного развития ведущую роль играют длина фотопериода и сумма накопленных температур. Как правило, осенью лиственные растения начинают сбрасывать листья задолго до наступления пороговых температур.

Применение спектрального анализа случайных процессов к изучению сезонного ритма чернопихтарника вскрыло неполноту сложившихся представлений. Выяснилось, что циклическое развитие многовидового сообщества определяет несколько независимых периодических процессов (Прилуцкий, Фисенко, 2010). Их основная гармоника изменяется во времени с периодом 90,6 дней. Помимо этого, в сезонном ритме изучавшейся фитосистемы было обнаружено еще несколько гармоник, и показано, что их

периоды совпадают с периодичностью, характерной для вариаций геомагнитного поля (Прилуцкий и др., 2012). За семь лет исследований высокая степень согласованности процессов, протекающих в растительном покрове и магнитосфере, наблюдалась в течение шести лет. И только однажды, когда активность центрального светила в своем одиннадцатилетнем цикле достигла максимума, колебательные процессы в рассматриваемой экосистеме происходили в некогерентном режиме. В целом результаты этих исследований свидетельствуют о том, что вопрос о сезонной периодичности в развитии растительности далек от окончательного разрешения. Поэтому изучение связи эндогенных ритмов фитосистем различного уровня с периодичностью внешней среды сохраняет актуальность. Задача настоящей работы – выявить признаки кооперативного поведения организмов, объединившихся в надорганизменную растительную систему, и факторы, вызывающие самоорганизацию.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы фенологических наблюдений, выполнявшихся в лесах полуострова Муравьева-Амурского в период с 2000 по 2007 год. Статистики сезонной динамики флористической системы рассчитаны для кленово-кедрового чернопихтарника – сообщества, состоящего из 100 видов аборигенных древесных растений и кустарников.

Годовая динамика погодноклиматических условий на полуострове не совпадает с принятым календарным делением. В среднем начало и конец сезонов определяется следующими датами: зима (12 ноября – 26 марта), весна (27 марта – 22 мая), лето (23 мая – 11 октября), осень (12 октября – 11 ноября). Аномалии

в климатическом режиме территории порождают процессы, идущие над Тихим океаном и во внутриконтинентальных районах Восточной Азии. Зимой на северо-востоке Азии формируется область высокого давления, называемая азиатским максимумом. Над Тихим океаном в это время образуется область низкого давления, именуемая экваториальным минимумом. Большая разница давления приводит к тому, что из области азиатского максимума через территорию Приморского края на юго-восток устремляется мощный поток холодного сухого воздуха – зимний муссон. Северо-западные ветры продолжаются здесь до конца марта. Последние морозы прекращаются на юге Приморья в среднем 21 апреля, но при затяжной весне они могут случаться до 14 мая. Осенью заморозки начинаются со середины третьей декады октября. Продолжительность безморозного периода составляет 153 дня, периода с температурой выше 10°C – 140 дней. Температурный режим крайне неустойчив, и традиционные способы определения продолжительности вегетационного периода ненадежны, в различных источниках установленная для Владивостока величина этой биоклиматической характеристики варьирует в пределах от 150 до 193 дней.

Программа фенологических наблюдений составлена с учетом опыта, накопленного в результате выполнения аналогичных исследований в прошлом (Бейдеман, 1954; Елагин, 1975; Елагин, Лобанов, 1979; Зайцев, 1981; и др.). Маршрут протяженностью 2 км проложен в лесном массиве, расположенном на территории Ботанического сада-института ДВО РАН. Фенологическое состояние модельных растений регистрировали ежедневно. В период с 2000 по 2004 гг. и 2006 г. для листопадных растений отмечали моменты наступления следующих фаз:

начало раскрытия почек (X), начало цветения (Y), окончание цветения (Z), начало созревания плодов (U), появление осенней окраски листьев (S). В сезонном развитии хвойных регистрировали даты появления молодой хвои (X), начала пыления (Y), начала созревания семян (Z). В 2007 г. у всех растений дополнительно отмечали даты прекращения прироста в высоту (F), заложения почек регулярного возобновления (G) и начала листопада (W).

Материалы фенологических наблюдений привлекались к статистическому анализу в виде непрерывных рядов фенодат. Календарные даты преобразовывали в даты непрерывного ряда с применением таблицы Ф. Шнелле, модифицированной Г.Н. Зайцевым (1983, 1984). Отсчет дней условного года начинали с 1 марта.

В настоящее время сезонное развитие организма, как и его онтогенез, понимается как последовательность сменяющих друг друга морфофизиологических состояний (Гупало, Скрипчинский, 1971). Особенности годовой динамики фенологических состояний изучавшегося сообщества выясняли путем статистического анализа рядов распределения фенодат, построенных для каждой из упомянутых выше фаз сезонного развития в отдельности.

Аппроксимация закона распределения фенодат в каждой фазе выполнялась посредством сравнения эмпирических данных с 12 типовыми распределениями: нормальным, равномерным, гамма, логнормальным, хи-квадрат, экспоненциальным, бета, Рэля, Вейбулла, биномиальным, геометрическим, Пуассона. Гипотезу совпадения эмпирических распределений с теоретическими проверяли критерием χ^2 с уровнем значимости $\alpha=0,001$, либо путем построения стандартных нормальных

вероятностных графиков. Влияние периодических и случайных процессов на сезонное развитие растений выявляли с помощью нормальных вероятностных графиков с исключенным линейным трендом.

Результаты

В 2000 г. Солнце находилось в максимуме одиннадцатилетнего цикла активности. По данным Бельгийского Центра анализа данных по влиянию Солнца (<http://sidc.oma.be/DATA/yearssn.dat>), в среднем за этот год число пятен на солнечном диске составляло 119,6. В дальнейшем, вплоть до 2007 г., активность центрального светила постепенно снижалась, соответственно, уменьшалось число пятен. В 2001 г. число Вольфа уменьшилось до 111, в 2002 г., величина этого показателя снизилась до 104, в 2003 г. – до 63,7, в 2004 г. – до 40,4. В 2006 г. она составляла всего 15,2, а в 2007 г. достигла минимума (7,5) всего периода наблюдений.

В период с 2002 г. по 2004 г. в погодноклиматических условиях, создаваемых умеренной активностью центрального светила, почки начинали раскрываться, в среднем, на 49–50 день условного года (18–19 апреля) (см. табл.). В 2000–2001 гг. и в 2006–2007 гг. активность Солнца была, соответственно, максимальной и минимальной. В эти годы сообщество выходило из состояния покоя на 58–60 день (после 27 апреля). Задержка с вступлением растений в вегетацию составляла 8–10 дней.

В периоды высокой и низкой активности центрального светила с запозданием начиналось и цветение растений. Степень запаздывания с вступлением в последующие стадии развития постепенно уменьшалась, но полностью оно не исчезало никогда. В 2006 и 2007 годах, в

период низкой активности Солнца, на неделю позже обычного началось даже осеннее окрашивание листьев.

Зависимость ритма развития растений от состояния Солнца еще более четко проявляется в видовых сроках фазовых переходов. Минимальные значения дат непрерывного ряда в 2000 г. и 2007 г. превышает аналогичные значения 2002 г. на 7–14 дней (см. табл.). Иными словами, в периоды высокой и низкой активности Солнца сезонное развитие лидирующих видов запаздывало на одну–две недели. Тем не менее, как в периоды спокойного Солнца, так и в условиях, создаваемых его повышенной и пониженной активностью, значительная часть листовых растений начинала вегетацию до прекращения заморозков.

С 2000 по 2004 гг. числа Вольфа превышали 40, а фенодаты фазы X распределялись согласно логнормальному закону (см. табл.), но в 2006 г. годовое число Вольфа опустилось до 15. С этого времени порядок, характерный для сезонной ритмики чернопихтарника, нарушился. И в следующем году, когда активность процессов на Солнце понизилась еще больше, моменты вступления растений в вегетацию распределились во времени в соответствии со случайным законом.

В фазах цветения Y и Z сроки переходов распределялись согласно логнормальному закону. Причем, как в условиях высокой и умеренной активности центрального светила (с 2000 по 2004 гг.), так и последние годы наблюдений, когда активность процессов на Солнце упала до минимума.

В начале июля изучаемая система перешла в фазу F. В период прекращения прироста в высоту распределение фенодат было наиболее близким к логнормальному. Отклонение эмпирического распределения фенодат от теоретического вызвано

высоким эксцессом. Асимметричность в их распределении достигла в этой фазе сезонного максимума.

Средняя дата фазы заложения почек возобновления G прилась на 4 августа. Распределение фенодат этой фазы по своим статистикам отличается как от предшествующих фаз, так и от последующих. Ее наиболее характерной особенностью является абсолютно симметричное распределение фенодат (см. табл.). Приведенные нами в таблице статистики и служат основанием считать, что даты заложения почек распределяются во времени согласно нормальному закону.

В середине последней декады августа в сообществе происходило созревание плодов U. Изменение состояния сообщества при переходе в эту фазу привело к смене знака при показателе асимметрии. Путем построения вероятностных графиков установлено, что распределения фенодат сроков начала созревания семян наиболее близки к теоретической функции Вейбулла (рис. 1).

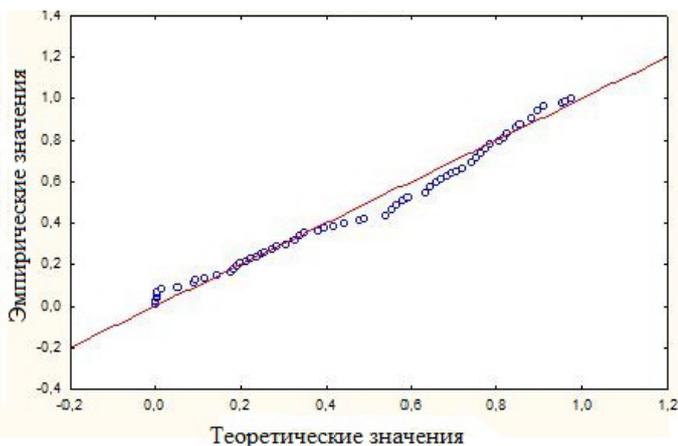


Рис. 1. Вероятностный график для функции распределения Вейбулла (фаза начала созревания плодов U в 2003 г.)

Осеннее окрашивание листьев S у основной массы членов сообщества происходило в начале третьей декады сентября. Фенодаты этой

фазы подчинялись, как правило, нормальному закону распределения, но в 2003 г. эмпирическое распределение соответствовало распределению Вейбулла.

В октябре, в период листопада W, фенологическая кривая вновь изменила свою форму. Даты начала опадания листьев у членов сообщества распределились в соответствии с логнормальным законом.

На определенных этапах сезонного развития сообщества форма фенологических кривых явно зависела от активности процессов, протекавших на центральном светиле. В период с 2000 по 2002 г., когда числа Вольфа превышали 100, распределения фенодат фазы X были крайне асимметричными. В последующие годы, по мере уменьшения активности процессов на Солнце, значения коэффициентов асимметрии распределений фенодат этой фазы также уменьшались. Тесноту связи коэффициентов асимметрии фазы X с числами Вольфа в период с 2000 по 2007 г. характеризует величина коэффициента линейной корреляции $r = 0,94$.

В течение лета связь формы распределений с числами Вольфа, оцениваемая коэффициентом линейной корреляции $r = 0,33$, сохранялась только в фазе Y. На форму кривых распределения фенодат фаз Z и F активность Солнца уже не влияла. В течение всех лет асимметрии распределений фенодат фаз Y, Z и F были только положительными.

Как уже указывалось, кривая распределения фенодат фазы G абсолютно симметрична, но после ее прохождения статистики изучаемой системы резко изменились. Распределения фенодат, еще недавно имевшие положительную асимметрию, становятся асимметричными в отрицательном направлении.

В сентябре влияние гелиофизических процессов на развитие сообщества

Статистики рядов распределений фенодат основных фаз сезонного развития чернопихтарника на полуострове Муравьева-Амурского

Фазы сезонного развития*	Годы	Число видов	Тип распределения	Средняя дата		m±	σ	Min		Max		Коэффициент асимметрии K _{as}	Экссес E	χ ²	p-value
				Календарные даты	Даты нерывного ряда			Календарные даты	Даты нерывного ряда	Календарные даты	Даты нерывного ряда				
X	2000	99	Логнормальное	28,04	59,4	0,79	7,94	14,04	45	20,05	81	0,52	-0,29	8,27	0,041
	2001	100	Логнормальное	25,04	56,1	0,68	6,82	10,04	41	14,05	75	0,66	0,04	8,03	0,018
	2002	100	Логнормальное	17,04	48,6	0,82	8,18	3,04	34	6,05	67	0,54	-0,58	9,78	0,368
	2003	100	Логнормальное	20,04	50,8	0,89	8,98	3,04	34	9,05	70	0,33	-0,64	7,04	0,133
	2004	100	Логнормальное	19,04	50,4	0,86	8,62	4,04	35	7,05	68	0,26	-0,87	15,44	0,079
	2006	97	Нормальное	30,04	61,5	0,88	8,73	11,04	42	18,05	79	-0,22	-0,59	38,81	0,000
	2007	98	Нормальное	26,04	56,5	0,79	7,84	10,04	41	15,05	76	-0,05	-0,37	14,26	0,003
Y	2000	98	Логнормальное	31,05	92,0	2,67	26,31	11,04	42	15,08	168	0,84	1,14	12,83	0,046
	2001	92	Логнормальное	28,05	88,9	2,92	27,99	12,04	43	11,08	164	0,89	0,45	9,84	0,079
	2002	96	Логнормальное	21,05	82,1	3,12	30,60	3,04	34	28,09	212	1,40	3,18	7,25	0,027
	2003	95	Логнормальное	25,05	85,8	2,98	29,04	2,04	33	10,08	163	0,68	0,20	13,03	0,071
	2004	98	Логнормальное	22,05	83,1	2,76	27,36	3,04	34	6,08	159	0,69	0,40	9,67	0,139
	2006	86	Логнормальное	3,6	95,3	3,21	29,73	12,04	43	6,09	190	0,73	0,60	5,91	0,433
	2007	92	Логнормальное	28,05	88,8	2,88	27,65	10,04	41	19,08	172	0,98	1,01	2,83	0,726
Z	2000	98	Логнормальное	14,06	106,4	3,26	32,28	24,04	55	14,10	228	1,41	2,65	9,66	0,022
	2001	91	Логнормальное	12,06	104,0	3,54	33,82	19,04	50	25,09	209	1,09	0,89	9,40	0,225
	2002	96	Логнормальное	4,06	96,9	3,59	35,23	10,04	41	6,10	220	1,39	2,40	1,90	0,592
	2003	95	Логнормальное	9,06	100,9	3,76	36,69	9,4	40	7,10	221	1,20	1,63	3,89	0,421
	2004	97	Логнормальное	6,06	97,8	3,54	34,87	15,04	46	28,09	212	1,30	1,79	18,61	0,010
	2006	84	Логнормальное	17,06	109,0	3,83	35,08	26,04	57	4,10	218	1,12	1,21	3,91	0,790
	2007	90	Логнормальное	11,06	103,4	3,52	33,48	26,04	57	4,10	218	1,49	2,63	6,72	0,347
F	2007	96	Логнормальное	5,07	126,5	2,04	19,99	14,06	106	15,09	199	1,64	2,47	36,47	0,000
G	2007	96	Нормальное	6,08	156,7	1,79	17,53	16,06	108	29,09	213	0,02	1,64	17,08	0,002
U	2000	94	Нормальное	30,08	180,9	3,31	32,13	16,05	77	15,10	229	-1,41	1,50	52,24	0,000
	2001	90	Вейбулла	24,08	177,8	3,46	32,86	14,05	75	10,10	224	-1,34	1,30	36,88	0,000
	2002	88	Вейбулла	20,08	173,4	3,81	35,73	3,05	64	11,10	225	-1,17	0,94	31,05	0,000
	2003	88	Вейбулла	25,08	178,4	3,85	36,15	7,05	68	20,10	234	-1,17	1,05	25,18	0,001
	2004	96	Вейбулла	27,08	180,0	2,52	34,44	5,05	66	18,10	232	-1,30	1,53	34,71	0,000
	2006	75	Нормальное	2,09	185,8	3,67	31,77	22,05	83	5,10	219	-1,41	1,69	37,92	0,000
	2007	90	Вейбулла	3,09	186,6	3,58	33,97	19,05	80	18,10	232	-1,37	1,61	33,29	0,000
S	2000	93	Нормальное	20,09	203,7	1,00	9,67	25,08	178	10,10	224	-0,54	-0,05	11,41	0,022
	2001	94	Нормальное	18,09	202,3	0,87	8,46	27,08	180	4,10	218	-0,48	-0,23	9,99	0,041
	2002	93	Нормальное	17,09	200,7	1,18	11,35	24,08	177	5,10	219	-0,28	-1,00	27,47	0,000
	2003	94	Вейбулла	20,09	204,4	1,09	10,54	17,08	170	10,10	224	-0,73	-0,27	10,36	0,066
	2004	94	Нормальное	20,09	204,1	1,13	10,97	20,08	173	6,10	220	-0,78	0,00	27,23	0,000
	2006	94	Нормальное	23,09	206,9	0,86	8,39	22,08	175	5,10	219	-1,02	-1,56	9,22	0,026
	2007	90	Нормальное	28,09	212,9	0,91	8,60	10,09	194	12,10	226	-0,73	-0,58	43,61	0,000
W	2007	90	Логнормальное	10,10	224,9	0,80	7,55	22,09	206	29,10	243	0,28	-0,36	6,50	0,089

Примечание: X - начало распускания почек; Y - начало цветения; Z - окончание цветения; F - прекращение прироста в высоту; G - заложение почек возобновления; U - начало созревания плодов; S - начало осеннего окрашивания листьев; W - начало листопада

усиливается. Теснота связи асимметрии распределений фенодат фазы S с числами Вольфа оценивается величиной коэффициента линейной корреляции $r = 0.39$.

Обсуждение

Изучая ритмы жизнедеятельности растений за пределами естественных ареалов, Г.Н. Зайцев (1981) показал, что даже в условиях интродукции сезонное развитие организма определяют преимущественно наследственные факторы. Доля влияния текущих изменений погодных-климатических условий на даты фазовых переходов значима только на этапе вступления в вегетацию. Внутри вегетационного периода величины сдвигов сроков фазовых переходов, вызванных колебаниями внешних условий, существенно ниже. К примеру, влияние колебаний факторов физической среды на сроки начала цветения согласно его оценкам не превышает 5% (Зайцев, 1981).

В период с 2000 по 2007 г. погодные-климатические условия формировались под влиянием быстро (от максимума до минимума) снижающейся активности Солнца. Сообщество «чернопихтарник» совершило за это время несколько циклов сезонного развития. По данным, приведенным нами в таблице, легко установить, что затраты времени на осуществление каждого годового цикла были не одинаковы. К примеру, в 2000 году продолжительность периода, разделяющего средние даты начала распускания листьев и начала их осеннего окрашивания, составляла 144,3 дня, а в 2007 г. – 156,4 дня, в среднем 150,29. Однако варьируя, данная характеристика всегда оставалась в границах 95% доверительного интервала (45,14–64,37). Это означает, что фенологические реакции сообщества на колебания

погодных-климатических условий в течение всего времени осуществлялись в рамках выработанной нормы. Г.Н. Зайцевым (1983) найдены основания, чтобы считать хронологическую норму предпосылкой биогеографического оптимума популяции вида. Учитывая это, состояние нормы в ритме развития изучаемой многовидовой группировки интерпретируется как признак ее устойчивого состояния, достигнутого в результате продолжительной сукцессии.

Однако вывод об устойчивости годового ритма развития чернопихтарника вступает в противоречие с характером распределения фенодат почти во всех фазах его сезонного развития. Асимметрия является признаком системы, изменяющей свое исходное состояние. Следовательно, асимметричная форма построенных распределений истолковывается как тенденция к изменению сроков фазовых переходов. Очевидно, в экосистеме чернопихтарника действует фактор, способный влиять, и влияющий, на траектории процессов сезонного развития растений. Корреляционная связь величин показателя асимметрии распределений фенодат фаз X и Y с числами Вольфа ($r_x = 0,94$ и $r_y = 0,33$) свидетельствует о том, что движущую силу эволюции следует искать среди гелиогеофизических процессов.

Недавно была установлена природа важного регулятора ритмов сезонного развития растений. Применение спектрального анализа случайных процессов к изучению закономерностей развития чернопихтарника вскрыло статистически значимую связь его сезонной ритмики с вариациями магнитного поля Земли (Fisenco et al., 2012; Прилуцкий и др., 2012). Оказалось, что годовой ход развития этого сообщества в значительной степени определяют сезонные изменения

активности геомагнитного поля, вызываемые годовыми изменениями взаимного положения Земли и Солнца в пространстве. Чаще всего совпадают гармоника периодом 90,6 дней и 18,1 – 35 дней (в среднем 26,7 дней). Основная гармоника периодом около 90,6 дней вызывается полугодовыми изменениями активности геомагнитного поля с максимумами в периоды равноденствия (21 марта и 23 сентября) и минимумами в периоды солнцестояния (20 июня и 21 декабря). Ритмы периодом 18,1–35 дней соответствуют синодическому (видимому с Земли) периоду вращения Солнца (около 28 дней).

Помимо длиннопериодических гармоник в сезонном развитии чернопихтарника выявлены около-недельные ритмы периодом около 14 дней, 9 дней, 8,2 дня, 6,9 дней, 5,4 дня (Прилуцкий, Фисенко, 2010). Инфраниантные (с периодом менее 28 дней и более 28 часов) ритмы свойственны всем уровням биологических систем от клетки до организма (Бреус, Рапопорт, 2003). Но на вероятностных графиках с исключенным трендом, построенных для чернопихтарника, циклические компоненты периодом менее 28 дней наблюдаются только в фазах X, Y, U и S. График инфранианного ритма фазы начала цветения приведен на рисунке 2. В фазах Z, F и G периодичность не выявлена.

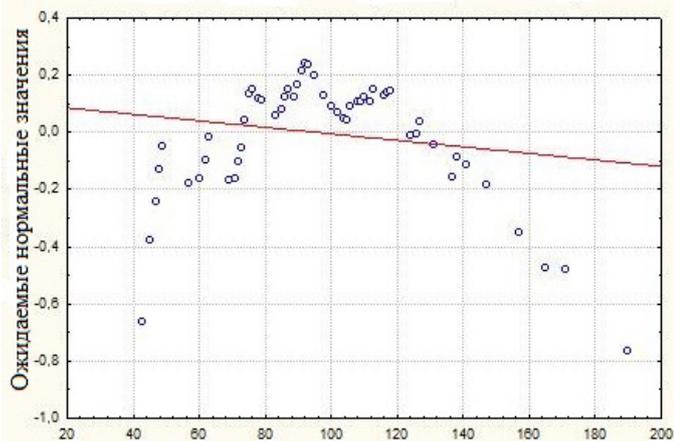


Рис. 2. Инфраниантный ритм фазы начала цветения фанерофитов Y в 2006 г.

Присутствие инфраниантных ритмов в распределениях фенодат фаз, которые сообщество проходит в периоды весеннего и осеннего равноденствия, указывает на их связь с полугодовыми максимумами геомагнитной активности. Но главной особенностью временной организации чернопихтарника в областях весеннего и осеннего максимумов следует считать логнормальный тип распределения фенодат. Условия для логарифмического нормального закона возникают в случаях, если на протекание исследуемого процесса влияет большое число случайных и взаимонезависимых факторов. Однако реализуется логнормальное распределение только в случаях, если эффект какого-либо из факторов, существенно влияющих на значения исследуемого процесса, систематически проявляется в большей степени, чем остальные.

Традиционно роль регулятора ритмов развития растений отводят температуре среды. Но связать положительную асимметрию распределения фенодат с динамикой температуры в апреле–мае нет оснований. Большая часть членов сообщества начинает вегетировать в период частых заморозков. Более того, в его составе имеется группа видов, которые вступают в вегетацию прежде, чем температура преодолет пороговый уровень. Согласно существующим представлениям, адаптация ритмической системы, функционирующей в подобных условиях, должна обеспечивать сдвиг фенодат в направлении теплого времени, то есть на более поздние сроки. Между тем, логнормальный тип распределения фенодат свидетельствует о противоположной направленности ее эволюции. В ходе выработки ритмической системы чернопихтарника сроки вступления в вегетацию, а у некоторых видов – и сроки цветения, смещаются в

область господства низких температур. Что касается позднего вступления растений в вегетацию в периоды высокой и низкой активности Солнца, то, очевидно, эти сдвиги имеют значение ответной реакции растений на текущие колебания факторов внешней среды.

Между тем, анализ спектров частот колебаний, наблюдаемых в геомагнитном поле и в ритмической системе чернопихтарника, выявил высокое сходство происходящих в них движений. Максимальное влияние вариаций геомагнитного поля на флористическую систему наблюдается в полосе частот от 15 до 140 дней, то есть в низкочастотной области спектра (Прилуцкий, Фисенко, 2012; Fisenko et al., 2012; Прилуцкий и др., 2013). При этом значения коэффициентов кросс-корреляции, отражающих зависимость сезонных явлений в чернопихтарнике от геомагнитного поля, в своем многолетнем ходе в основном повторяют динамику чисел Вольфа. Сопряженный характер рассматриваемых параметров указывает на то, что в сезонном развитии флоры управляющие функции Солнца опосредованы геомагнитным полем. Очевидно, характерный признак логнормального закона, – положительная асимметрия распределения фенодат, возникает под влиянием весеннего максимума вариаций геомагнитного поля. Иными словами, в изучаемой экосистеме весенний максимум выполняет функции аттрактора, притягивающего в свое фазовое пространство траектории фенодат видов, чувствительных к воздействию магнитного поля.

В сезонном развитии чернопихтарника фаза X продолжается более месяца. Из этого факта следует два вывода: во-первых, объединившиеся в сообщество растения существенно различаются пороговым уровнем температуры; во-

вторых, они обладают неодинаковой чувствительностью к вариациям геомагнитного поля. Виды, слабо реагирующие на воздействие последнего, фактически остаются в периферийной области влияния магнитных аттракторов. Возможность их выживания определяет, преимущественно, диапазон колебаний температуры. Очевидно, в популяциях этих видов естественный отбор поддерживает фенотипы, поздно вступающие в вегетацию. Адаптивная эволюция в этом случае ведет к сдвигу дат вступления в вегетацию на более поздние сроки. В составе чернопихтарника группа «теплолюбивых» растений насчитывает 16 видов. Она включает представителей родов *Fraxinus*, *Celastrus*, *Maackia*, *Phellodendron*, *Tilia*, *Vitis* и так далее.

Группа «холодостойких» растений включает 15 видов, обладающих высокой чувствительностью к воздействию геомагнитного поля, для которых характерны ранние сроки раскрытия почек. Очевидно, устойчивость к воздействию низких температур приобретена ими в продолжительной адаптивной эволюции, в которую их вовлекает весенний аттрактор. В состав этой группы входят виды из родов *Alnus*, *Corylus*, *Lonicera*, *Populus*, *Salix* и другие.

Существование «холодостойких» и «теплолюбивых» видов в чернопихтарнике рассматривается как результат адаптации растительности к инфрадианным ритмам геомагнитного поля. По-видимому, в филоценогенезе периоды ритма геомагнитного поля интегрировались во временную структуру этого сообщества и стали его эндогенным ритмом.

Однако влияние гелиогеофизических факторов на временную организацию сообщества не исчерпывается формированием в ней консервативных структур. Сохранение положительной

асимметрии в распределениях фенодат фаз Y и Z, а также характерные для их распределений значения χ^2 , свидетельствуют о том, что в период цветения условия реализации логнормального закона в экосистеме сохраняются. Иными словами, течение биологических процессов в это время по-прежнему определяется физическими процессами. Причем, в связях статистик фаз цветения Y, Z и фазы плодоношения U обнаруживаются признаки прямого воздействия возмущений физических полей на деятельность генеративных органов растений.

Плодоношение – процесс, проходящий в несколько этапов: закладка цветочных почек, цветение, опыление, оплодотворение, развитие и созревание плода. Периодичность плодоношения проявляется в чередовании годов с обильным, низким плодоношением или его отсутствием. Прекращение плодоношения естественных насаждений обычно объясняют неблагоприятными изменениями погоды и состояния почвы. Иногда отсутствие урожая связывают с действием других повреждающих факторов.

Периодичность плодоношения растений, образующих чернопихтарник – явление обычное. В течение периода наблюдений не было ни одного года, когда бы плодоносили все члены сообщества. Максимальное число видов (96) успешно завершили генеративный цикл в 2004 г., минимальное (75) в 2006 г. (см. табл.). В качестве агента, вызывающего отклонение фенодат фаз Y и Z от нормального распределения, рассматриваются вариации физических полей в магнитосфере. Поэтому «доза» воздействия, вызывающего в сообществе отклик в виде нарушения генеративного

процесса, оценивается значением χ^2 .

Оценка силы статистической связи фаз Y и Z с фазой U произведена путем вычисления коэффициентов линейной корреляции Пирсона между установленными значениями χ^2 и числом ежегодно плодоносивших в период наблюдений видов. Связь фазы начала цветения с числом плодоносивших растений характеризует коэффициент корреляции $r_y = 0,38$ на уровне значимости $p = 0,393$, из чего следует, что вариации активности физических полей, происходившие в начале цветения, слабо влияли на конечный результат генеративного процесса. В то же время, корреляционная связь фазы окончания цветения с фазой плодоношения оценивается величиной коэффициента корреляции $r_z = 0,66$, достоверной на уровне значимости $p = 0,10$ при критическом уровне $r_k = 0,66$. Следовательно, в период окончания цветения геомагнитное поле существенно влияло на процесс плодоношения. По всей вероятности, вариации активности физических полей оказывали негативное влияние на процессы развития семязачатка, протекающие после оплодотворения.

Вычислив коэффициент детерминации $R^2 = 0,43$, устанавливаем, что в общей доле колебаний числа ежегодно плодоносящих видов доля вариаций, вызванных влиянием геофизических полей, составляет около 43%. Остальные 57% приходятся на влияние погодно-климатических, почвенных и других неучтенных факторов. Теоретическая регрессионная модель, отражающая влияние формы кривой распределения фенодат фазы окончания цветения на число плодоносящих деревьев в чернопихтарнике, имеет вид:

$$y = 82,605 + 0,7906x$$

где: y - число плодоносящих видов в составе сообщества;

x - χ^2 распределения фенодат фазы окончания цветения.

В начале июля изучаемое сообщество перешло в фазу прекращения прироста в высоту F . Распределение фенодат оставалось логнормальным, но резко увеличились значения коэффициентов асимметрии и эксцесса (рис. 3). Характер изменения статистик истолковывается как усиление внешнего контроля над фенологическими процессами, упорядочившего ритм движений, происходивших в системе. Очевидно, ужесточение контроля и является одной важнейших причин снижения интенсивности ростовых процессов.

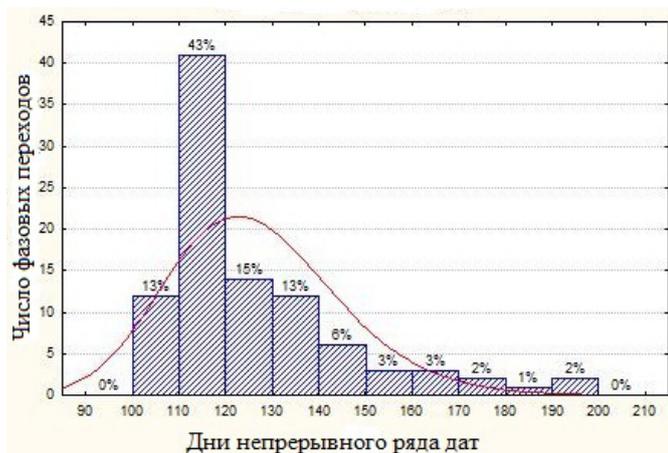


Рис 3. Диаграмма распределения фенодат фазы окончания прироста в высоту F в 2007 г.

Спады интенсивности различных проявлений жизнедеятельности растений, необъяснимые на основе феноменологических представлений о принципах функционирования живых систем, присутствуют в циклических процессах на всех иерархических уровнях.

Экспериментально установлено, что в течение дня, при более или менее постоянной освещенности, интенсивность фотосинтеза постепенно изменяется.

Минимум интенсивности, который, как правило, приходится на полуденные часы, получил название полуденной депрессии. Наблюдают полуденную депрессию фотосинтеза настолько часто, что двухвершинная форма кривой фотосинтеза с минимумом в середине дня признана классической. Н.М. Чернавская и Д.С. Чернавский (1960) считают периодичность в суточной кинетике фотосинтеза результатом автоколебательного режима темновых реакций. Согласно выдвинутой ими гипотезе, внутренний ритм организма настраивается в резонанс с периодическим суточным внешним воздействием. Поэтому разработанная ими концепция не противоречит общепризнанной теории ассимиляционной депрессии, которая видит причину снижения фотосинтеза в избыточной интенсивности освещения.

Период затухания процессов ассимиляции, не связанный с погодными условиями, имеется и в сезонном цикле развития древесных растений. Как и в предшествующем случае, это явление сопровождается разнообразными перестройками структурно-функциональных систем организма. В течение вегетации прирост ствола по диаметру имеет два максимума, – в середине июня и в середине августа (Вернодубенко, 2011). У большинства древесных растений период «летнего покоя» начинается, как правило, в конце июня – июле. Внешние признаки спада активности легко обнаруживаются в морфологической неоднородности годичных колец на поперечных срезах стволов. Древесина зон быстрого роста, пронизанная крупными порами, рыхлая и светлая. Напротив, в зонах замедленного роста образуются слои плотной, более темной древесины (Ваганов, Терсков, 1977).

Периоды спада интенсивности роста древесных растений коррелированы

с состоянием их функциональных систем. В течение вегетационного периода наблюдаются глубокие сдвиги состояния пигментного комплекса листьев, которые вызывают изменения в динамике синтеза и распада пигментов пластид. В частности, В.А. Давтяном и В.В. Казаряном (1977) обнаружена повышенная лабильность хлорофиллов в фазе цветения. И.Г. Хоментовская и А.Н. Прилуцкий (1981), изучавшие сезонную динамику содержания пигментов пластид в листьях дуба монгольского, подтвердили закономерный характер увеличения лабильности хлорофиллов в пластидах листьев во время цветения. Полученные данные также показали, что извлекаемость хлорофиллов с окончанием цветения всегда уменьшается. В течение июня – начала июля в пластидах образуется преимущественно фотосинтетически малоактивная, но прочно связанная в хлорофилл-белково-липоидном комплексе, а поэтому более устойчивая, фракция хлорофилла А. Но в середине июля извлекаемость пигментов пластид вновь возрастает, увеличиваясь более чем в 2,5 раза. И только к моменту окончания формирования плодов (середина августа) содержание лабильных фракций хлорофиллов А и В несколько снижается. Результаты работы позволили постулировать отсутствие прямого влияния условий среды на состояние пигментного комплекса листьев дуба. Оказалось, что динамика синтеза и распада пигментов пластид определяется сезонным ритмом развития вида и обладает значительной внутренней автономностью.

Любой живой организм можно представить в виде комплекса функциональных систем различного уровня сложности, обладающих практически одинаковой организацией (Судаков, 2005). В периоды высокой активности

внутренних процессов в каждый момент времени доминирует та функциональная система, которая определяет ведущий для выживания результат. Спады физиологической активности вызываются либо внешними неблагоприятными воздействиями, либо эндогенными процессами, но во всех случаях резкое снижение интенсивности метаболизма и приостановка формообразовательного процесса сопряжены с повышением устойчивости к экстремальным воздействиям внешней среды.

Снижение активности процессов жизнедеятельности в середине вегетационного периода характерно для сезонного развития очень многих видов. Очевидно, как и полуденная депрессия, этот спад является неотъемлемым свойством предельного цикла, определяющего динамику сезонного развития сообщества организмов, т.е. имеет внутреннюю причину. Однако и в этом случае остается проблема выявления внешнего фактора, по-видимому, неблагоприятного, с которым резонируют эндогенные ритмы.

Изменения состояния сообщества, происходившие в июле, в конце июля завершаются переходом в фазу заложения почек G. Распределение фенодат фазовых переходов к этому времени приближается к нормальному типу распределения. Г.Н. Зайцев (1983), изучавший сезонные явления в живых системах, связал нормальный тип распределения с процессами автооптимизации. Характерную для нормальных распределений особенность – симметричность распределения величин основных признаков, этот автор рекомендует интерпретировать как указание на стационарное состояние живого объекта. Опираясь на это положение, мы вправе предполагать, что к концу июля – началу августа изучаемое

сообщество достигает устойчивого состояния.

На территории полуострова Муравьева-Амурского в конце июля-первой половине августа ни один из известных экологических факторов не достигает значений, играющих роль пороговых. И, тем не менее, быстрое изменение состояния изучаемого сообщества, произошедшее в первой половине августа, служит основанием считать, что в это время во внешних условиях его жизнедеятельности произошли кардинальные сдвиги. Под влиянием этих сдвигов уже к середине августа, в фазе созревания семян U, фенодаты распределились во времени согласно закону Вейбулла - Гнеденко (рис. 4). При этом показатель асимметрии изменил свой знак на противоположный.

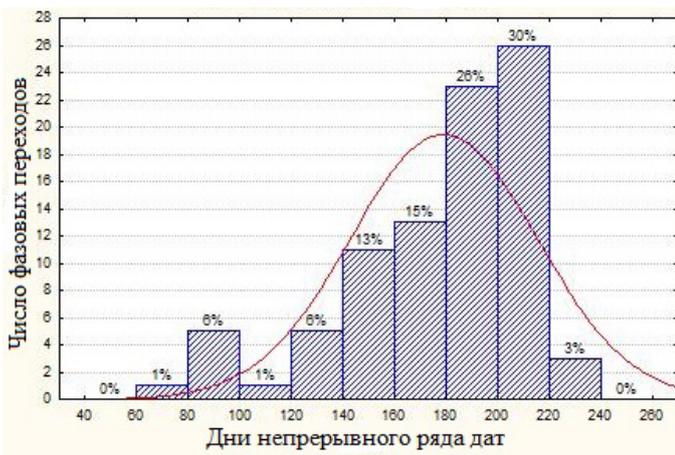


Рис. 4. Диаграмма распределения фенодаты фазы начала созревания плодов U в 2003 г.

Традиционно распределение Вейбулла используют для описания закономерностей отказов под действием износа и старения технических устройств, вероятность отказа которых изменяется во времени. Между тем, спектральный анализ фенологической кривой построенной для чернопихтарника, показал, что с начала августа в сообществе резко активизируются диссипативные процессы (Прилуцкий, Фисенко, 2010). По всей вероятности, в это время достигает

максимума интенсивность процессов переструктурирования «чужого в свое» и рассеяния всего лишнего. Судя по типу распределения фенодаты, динамика перестроек временных интервалов в сообществе устанавливается в тех же рамках, что и динамика физического износа технических устройств.

В отличие от технических устройств, биологические объекты функционируют как открытые системы. В случаях, когда в открытой системе отток энтропии превышает ее внутренний рост, в ней начинается самоорганизация. Действительно, ранее было установлено, что в фазе U упорядоченность фенодаты достигает сезонного максимума (Прилуцкий, 2009). По всей вероятности, в самоорганизующихся растительных системах, увеличивающих упорядоченность внутренних процессов, соблюдение фундаментальных принципов обеспечивается путем управления временем.

Судя по типу распределений фенодаты фазы S, тенденции, появившиеся в начале августа, в основном сохранились и в сентябре, но вследствие затухания диссипативных процессов они эволюционируют к нормальному типу.

Сравнительный анализ статистик распределений фенодаты в августе-сентябре ведет к противоречивым заключениям. По мере приближения к периоду осеннего равноденствия, выполняющему в экосистеме функции осеннего аттрактора, увеличивается зависимость дат фазовых переходов от активности процессов, протекающих на Солнце. В статистиках эта связь проявляется в корреляции дат фазовых переходов S с числами Вольфа, но ожидаемого увеличения значений показателя асимметрии не происходит. Напротив, распределения фенодаты, построенным для фазы осеннего

окрашивания листьев, характерна сравнительно низкая асимметрия. Скорее всего, источником противоречия являются особые свойства летнего структурирующего оператора. Позиция этого центра активности экосистемы приходится на конец июля-начало августа. В то же время, векторы его влияния на растительность в большинстве фаз совпадают с векторами влияния весеннего и осеннего аттракторов. Такое сочетание характеристик наделяет сезонный оператор свойствами репеллера - отталкивающего аттрактора.

Характерная особенность суточного хода температуры воздуха в сентябре и октябре - сравнительно низкие ночные и относительно высокие дневные температуры воздуха, но заморозки начинаются только после 25 октября. Принимая во внимание способность «холодостойких» видов к нормальному развитию в условиях пониженных температур, мы могли бы ожидать, что вегетация растений, входящих в эту группу, продолжится, по крайней мере, до третьей декады октября. В действительности ничего подобного мы не наблюдаем. Как указывалось выше, к 6 октября период вегетации заканчивается. С этого времени начинается «золотая осень».

Заключение

В экосистемах зоны умеренного климата вегетационный период формируют весенний и осенний аттракторы, притягивающие траектории процессов сезонного развития растений. Основной принцип использования времени, пригодного для жизнедеятельности - накопление энергии и информации в первой половине сезонного цикла, и диссипация неиспользованных ресурсов - во второй половине. В предельном цикле фитоценотической системы в

центре фазового пространства находится фаза заложения почек. В статистиках распределений фенодат данный принцип функциональной организации сообщества отражает эволюция асимметрии распределений фенодат от положительной в начальных фазах цикла к отрицательной в заключительных фазах.

Организирующая роль полугодовых вариаций геомагнитного поля осуществляется в области эффектов мощного сезонного структурирующего оператора. Последний обладает свойствами репеллера - отталкивающего аттрактора. Роль этого внешнего регулятора сезонного развития сообщества может играть геофизический фактор, обладающий свойством снижать интенсивность жизнедеятельности растений. Очевидно, максимум его воздействия на фитоценоз должен совпадать с центром его фазового пространства - периодом заложения почек.

Л и т р а т у р а

Бейдеман И.Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954. - 131 с.

Бреус Т.К., Рапопорт С.И. Магнитные бури: медико-биологические и геофизические аспекты. - М.: Советский спорт, 2003. - 192 с.

Ваганов Е.А., Терсков И.А. Анализ роста дерева по структуре годовых колец. - Новосибирск: Наука, 1977. - 94 с.

Вернодубенко В.С. Динамика хвойных древостоев на торфяных почвах европейского севера. Автореф. дисс...к. с/х. н., Архангельск, 2011. - 20 с.

Гупало П.И., Скрипчинский В.В. Физиология индивидуального развития растений. - М.: Колос, 1971. - 223 с.

Давтян В.А., Казарян В.В. Сезонная динамика хлорофилла и прочности его связи с липопротеидным комплексом у некоторых интродуцированных растений // Биологические

закономерности изменчивости и физиология приспособления интродуцированных растений. – Черновцы, 1977. – 41 с.

Елагин И.Н. Методика проведения и обработки фенологических наблюдений деревьями и кустарниками в лесу // Фенологические методы изучения лесных биоценозов. – Красноярск, 1975. – С. 3–20.

Елагин И.Н., Лобанов А.И. Атлас-определитель фенологических фаз у растений. – М.: Наука, 1979. – 96 с.

Зайцев Г.Н. Фенология древесных растений. – М.: Наука, 1981. – 120 с.

Зайцев Г.Н. Оптимум инормавинтродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 267 с.

Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.

Прилуцкий А.Н. Биоценоз как система, распределенная во времени // Вестник СВНЦ РАН, 2009. – №3. – С. 64–77.

Прилуцкий А.Н., Фисенко М.И. Информационный подход к изучению фитоценозов // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. / Ботан. сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2010. – Вып. 6. – С. 3–13. – <http://botsad.ru/journal/number6.htm>

Прилуцкий А.Н., Фисенко М.И., Ефремкин М.С. Влияние вариаций геомагнитного поля на ритм развития сообществ растений // Леса российского Дальнего Востока: Мониторинг динамики лесов российского Дальнего Востока: Матер. V Всеросс. конф. Владивосток: ЛАИНС, 2012. – С. 167–171.

Прилуцкий А.Н., Фисенко М.И., Ефремкин М.С. Сезонное развитие чернопихтарника в температурном и геомагнитном полях // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. / Ботанический сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2013. – Вып. 10. – С. 39–58. – <http://botsad.ru/journal/number10/39-58/pdf>

Судаков К.В. Общие закономерности динамической организации функциональных систем. Курский научно-практический вестник «Человек и его здоровье». 2005. – № 2. – С. 4–13.

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

Чернавская Н.М., Чернавский Д.С. Периодические явления в фотосинтезе. Успехи физических наук. 1960 – Т. LXXII. – Вып. 7. – С. 627–652.

Fisenco M.I., Priluckiy A.N., Efremkin M.S. Geomagnetic field as a main factor in phyta evolution // The XIth Russian–Chinese conference on space weather. – Irkutsk, 3–8 September 2012: Abstracts. Irkutsk, 2012. – P. 30.

Статья поступила в редакцию 25.09.2013 г.

SEASONAL DEVELOPMENT OF WOODY VEGETATION MURAVIEV-AMURSKY PENINSULA

A.N. Priluckyi

Botanical Garden of the Far East Branch of Russian Academy of Sciences

E-mail: a.priluckyi@mail.ru

Keywords: rhythm of seasonal development, assemblage, phenological curve, phenophase.

Rhythm of seasonal development community fanerophytes is studied. Obtained evidence that points to the beginning and end of the growing season is determined not only by climatic factors, but semi-annual variations of the geomagnetic field too.

Ill. 4. Tabl. 1. Bibl. 18.