

УДК 502.2:581.5:582.682.2

ЭВОЛЮЦИЯ РИТМИЧЕСКОЙ СИСТЕМЫ КЛЕНОВО-КЕДРОВОГО ЧЕРНОПИХТАРНИКА

© Прилуцкий А.Н.

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

E-mail: a.priluckiy@mail.ru

Флора фанерофитов кленово-кедрового чернопихтарника рассмотрена в виде системы, распределенной во времени. Произведена когнитивная интерпретация результатов логико-математического анализа построенной системы. Установлено, что в выработке состава сообщества важную роль играет давление отбора, которому подвергаются ритмы сезонного развития растений. Отбор видов происходит в результате детерминированных и бифуркационных событий. В ходе эволюции в ритмической системе возникает упорядоченная структура.

Ключевые слова: ритмы сезонного развития, система, сообщество растений, экосистема.

Введение

Предметом фенологии всегда была повторяемость природных явлений. Обращенные на составление карт, календарей сезонных работ и метеоролого-фенологических прогнозов, ее разработки заметного вклада в теорию растительности пока не внесли, но в последние годы появились работы, которые отражают рост интереса к фундаментальным аспектам временной организации растительности (Кузьмин и др., 2001; Гончарова, 2006; и др.).

Недавно изучение связи сезонного развития сообществ с неустойчивостью среды вскрыло детерминирующую роль периодических вариаций геомагнитного поля (Прилуцкий, Фисенко, 2010; Прилуцкий и др., 2012; Fisenko et al., 2012). Теория предсказывает, что в подобных случаях в колебательной системе должна начаться самоорганизация. Поэтому логическим продолжением этих

исследований стал поиск согласованных ритмов. Предполагается, что выделение групповых ритмов в сезонном развитии сообщества позволит перевести исследования в новую плоскость, а именно, – поставить вопрос, нельзя ли посредством анализа его ритмической организации подойти к описанию таких централизованных понятий биологии, как гомеостаз и эволюция. В дальнейшем, используя биологические ритмы в качестве инструмента для выяснения закономерностей течения времени в сообществах, решать различные задачи фитоценологии. Для реализации такого подхода нужно лишь представить фитоценоз в виде системы, распределенной во времени, а протекающую в нем сукцессию изучать как ритмогенез.

Материалы и методы

В основу настоящей работы положены материалы фенологических наблюдений надразвитием растений в лесах полуострова Муравьева-Амурского в период с 2000 по 2007 год. Важнейшие параметры филогенетически выработанного сезонного ритма рассчитаны по пяти фазам сезонного развития 100 видов деревьев и кустарников в кленово-кедровом чернопихтарнике.

Данные фенологических наблюдений привлекались к статистическому анализу в виде непрерывных рядов дат.

Преобразование календарных дат в фенодаты непрерывного ряда выполнено с применением таблицы Ф. Шнелле, модифицированной Г.Н. Зайцевым (1983). Сезонное развитие сообщества фанерофитов характеризовали рядом распределения, построенным по данным расчета политипического показателя фенологической атипичности видов Ф. Величина под знаком суммы Σ принималась всегда положительной:

$$\Phi = \frac{1}{n} \sum_i \frac{a_i - M_i}{\sigma_i}$$

где: n - число фаз;

i - порядковый номер фазы;

a_i - отдельные значения фенодат;

M_i - средняя арифметическая величина фенодат ряда;

σ_i - среднее квадратическое отклонение величин фенодат.

Временной ряд значений флуктуации Ф рассматривали как случайный процесс. Гипотезу нормальности распределения проверяли критерием χ^2 с уровнем значимости $\alpha = 0.01$, а также стандартным вероятностным графиком. На основе данных расчета видовых величин Ф построена трехбалльная сигмальная шкала. По-существу, последняя представляет собой статистический феноспектр, отражающий уровень типичности каждого вида и его положение в ритмической системе сообщества. Границы выделяемых групп устанавливали путем построения одномерного распределения значений Ф.

Результаты исследования

Видовые значения Ф приведены в статистическом феноспектре (табл.). Трехбалльная шкала этого спектра выделила во флоре чернопихтарников три группы видов. Первую группу

образовали растения, у которых значения Ф существенно отклоняются от среднего значения в меньшую сторону (строки 1-25). Принадлежность к этой группе определяет высокая взаимная согласованность ритмов сезонного развития. У вошедших в нее видов все фазовые переходы осуществляются в границах статистической нормы $M \pm \sigma$. В составе жизненных форм преобладают кустарники, лианы и деревья третьей величины. Из растений первой группы только два вида (*Betula costata* Trautv. и *Micromeles alnifolia* (Sieb. et Zucc.) Koehne) могут, вырастая в крупные деревья, включаться в главный ярус древостоя.

Во вторую группу вошли виды со значениями Ф, уклоняющимися от нормы в большую сторону (строки 76-100). Вычисленные для них значения показателя фенологической атипичности характеризуют часть сообщества, сезонный ритм которой скорее хаотичен. Тем не менее, признаки структурирования группового ритма обнаруживаются и здесь. В области максимальных значений Ф в феноспектре появляются две относительно самостоятельные ветви. Пороговый уровень Ф, преодолевая который эта, неупорядоченная, часть системы утрачивает целостность, составляет 1,107 (строка 84).

Определяющим звеном ритмической системы является фаза цветения. Бифуркация и процесс упорядочения фазовых переходов в самостоятельные ветви вызваны смещением ее позиций в области $X_i < M - \sigma$ или $X_i > M + \sigma$. В свою очередь, время начала цветения определяет направление и степень отклонения остальных фаз сезонного развития от центра типичности. Внутри ветвей согласованность моментов прохождения фаз сезонного развития возрастает по мере увеличения значений Ф.

Статистический феноспектр чернопихтарника

№ п/п	Вид	Φ	X _i < M - σ					M ± σ					X _i > M + σ											
			Фенодаты*																					
			X	Y	Z	U	S	X	Y	Z	U	S	X	Y	Z	U	S							
1	<i>Acer ginnala</i>	0,221																						
2	<i>Rosa koreana</i>	0,226																						
3	<i>Rosa gracilipis</i>	0,254																						
4	<i>Spiraea sericea</i>	0,273																						
5	<i>Euonymus maximowiczii</i>	0,279																						
6	<i>Sorbus amurensis</i>	0,303																						
7	<i>Aristolochia mandshurica</i>	0,323																						
8	<i>Crataegus maximowiczii</i>	0,330																						
9	<i>Schizandra chinensis</i>	0,339																						
10	<i>Malus mandshurica</i>	0,344																						
11	<i>Euonymus sacrosancta</i>	0,347																						
12	<i>Acer pseudosieboldianum</i>	0,372																						
13	<i>Rosa acicularis</i>	0,376																						
14	<i>Actinidia kolomicta</i>	0,383																						
15	<i>Micromeles alnifolia</i>	0,387																						
16	<i>Crataegus pinnatifida</i>	0,392																						
17	<i>Berberis amurensis</i>	0,397																						
18	<i>Lonicera maackii</i>	0,428																						
19	<i>Carpinus cordata</i>	0,441																						
20	<i>Rubus crategifolia</i>	0,448																						
21	<i>Viburnum sarjantii</i>	0,457																						
22	<i>Acer Komarowii</i>	0,463																						
23	<i>Rosa davurica</i>	0,477																						
24	<i>Ribes mandshurica</i>	0,484																						
25	<i>Betula costata</i>	0,484																						
26	<i>Acer tomentosum</i>	0,496																						
27	<i>Ribes maximowiczii</i>	0,503																						
28	<i>Spiraea betulifolia</i>	0,511																						
29	<i>Betula lanata</i>	0,513																						
30	<i>Pinus funebris</i>	0,519																						
31	<i>Picea ajanensis</i>	0,520																						
32	<i>Acer mono</i>	0,522																						
33	<i>Quercus mongolica</i>	0,532																						
34	<i>Acer barbinerve</i>	0,547																						
35	<i>Betula schmidtii</i>	0,552																						
36	<i>Thimus komarovii</i>	0,552																						
37	<i>Corylus heterophylla</i>	0,554																						
38	<i>Lonicera Ruprechtiana</i>	0,560																						
39	<i>Spiraea ussuriensis</i>	0,562																						
40	<i>Cerasus maximowiczii</i>	0,568																						
41	<i>Padus Maackii</i>	0,570																						
42	<i>Abelia coreana</i>	0,571																						
43	<i>Euonymus pausiflora</i>	0,572																						
44	<i>Lonicera maximowiczii</i>	0,577																						
45	<i>Viburnum burejatica</i>	0,580																						
46	<i>Pinus koraensis</i>	0,582																						
47	<i>Actinidia arguta</i>	0,583																						
48	<i>Euonymus Maackii</i>	0,586																						
49	<i>Juniperus rigida</i>	0,593																						
50	<i>Deutzia amurense</i>	0,597																						
51	<i>Juglans mandshurica</i>	0,602																						
52	<i>Betula fruticosa</i>	0,627																						
53	<i>Celastrus orbiculata</i>	0,632																						

54	<i>Philadelphus tenuepholia</i>	0.642																						
55	<i>Pyrus ussuriensis</i>	0.669																						
56	<i>Armeniaca sibirica</i>	0.670																						
57	<i>Taxus cuspidata</i>	0.672																						
58	<i>Rhododendron schlippenbahii</i>	0.675																						
59	<i>Rhododendron sichotense</i>	0.679																						
60	<i>Abies holophylla</i>	0.680																						
61	<i>Armeniaca mandshurica</i>	0.683																						
62	<i>Corylus mandshurica</i>	0.684																						
63	<i>Prinsepia sinensis</i>	0.691																						
64	<i>Larix cajanderi</i>	0.698																						
65	<i>Acer mandshurica</i>	0.703																						
66	<i>Sambucus racemosa</i>	0.704																						
67	<i>Vitis amurensis</i>	0.717																						
68	<i>Rhododendron mucronulatum</i>	0.744																						
69	<i>Fraxinus mandshurica</i>	0.768																						
70	<i>Fraxinus rhinophylla</i>	0.786																						
71	<i>Actinidia polygama</i>	0.811																						
72	<i>Syringa amurensis</i>	0.823																						
73	<i>Phellodendron amurense</i>	0.829																						
74	<i>Cerasus sachalinensis</i>	0.850																						
75	<i>Eleutherococcus senticosus</i>	0.867																						
76	<i>Rosa rugosa</i>	0.896																						
77	<i>Betula davurica</i>	0.896																						
78	<i>Betula mandshurica</i>	0.914																						
79	<i>Alnus hirsuta</i>	0.986																						
80	<i>Tilia amurensis</i>	0.988																						
81	<i>Potentilla fruticosa</i>	1.002																						
82	<i>Sambucus sibirica</i>	1.028																						
83	<i>Tilia mandshurica</i>	1.078																						
84	<i>Securinea suffruticosa</i>	1.107																						
85	<i>Padus asiatica</i>	1.168																						
86	<i>Ulmus laciniata</i>	1.168																						
87	<i>Aralia elata</i>	1.168																						
88	<i>Ulmus propinqua</i>	1.207																						
89	<i>Parthenocissus tricuspidata</i>	1.236																						
90	<i>Ulmus pumila</i>	1.258																						
91	<i>Sorbaria sorbifolium</i>	1.271																						
92	<i>Lonicera praeflorens</i>	1.291																						
93	<i>Populus davidiana</i>	1.313																						
94	<i>Maackia amurensis</i>	1.327																						
95	<i>Kalopanax septimlobus</i>	1.328																						
96	<i>Populus maximowiczii</i>	1.362																						
96	<i>Acanthopanax sessiliflorum</i>	1.400																						
98	<i>Spiraea salicifolia</i>	1.437																						
99	<i>Lespedeza bicolor</i>	1.517																						

*Примечание: X - фаза зеленого конуса; Y - начало цветения; Z - окончание цветения; U - начало созревания плодов; S - осеннее окрашивание листьев

Область $X_i < M - \sigma$ строк 76–100 заполняют виды, у которых цветочные почки распускаются раньше вегетативных либо одновременно с ними. В ритмах современных экосистем фенологическая норма фазы цветения таких видов соседствует с моментом окончания морозного сезона. В годы с запоздалым наступлением весны цветение рано цветущих видов происходит в более поздние сроки. Однако несвоевременное цветение неблагоприятно отражается на всем генеративном процессе. В период с 2000 по 2007 г. самое раннее цветение растений в чернопихтарнике наблюдалось в 2002 г., самое позднее – в 2006 г. Средние

даты этой фазы, вычисленные для 100 видов, пришлось в 2002 г. на 21 мая, а в 2006 г. – 3 июня. Время запаздывания начала цветения в 2006 г. составило 13 дней. Как следствие, если в 2002 г. плодоносило 96% видов, то в 2006 г. – только 75%.

У растений, зацветающих в области $X_i < M - \sigma$ раньше статистической нормы происходят и другие фазовые переходы. Данную закономерность нарушает только род *Corylus* L. У обоих представителей этого рода раньше статистической нормы происходит только пыление цветков. Еще два вида, вступающих в фазу цветения вместе с раноцветущими растениями (*Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl. и *Rhododendron sichotense* Pojark.), заканчивают цветение в норме.

У растений с поздним цветением фазовые переходы в феноспектре смещены в область $X_i > M + \sigma$. Виды, образовавшие эту ветвь (за исключением *Lespedeza bicolor* Turch., *Spiraea salicifolia* L. и *Sorbaria sorbifolium* (L.) A. Br.), принято считать реликтами теплых эпох.

В противоположность упорядоченной группе видов, объединяющей в основном кустарники, в хаотически организованной группе преобладающая жизненная форма – крупные деревья. Однако с сообществами пихты цельнолистной эти виды связаны слабо и играют в них, как правило, второстепенную роль.

Ведущая роль в чернопихтарниках принадлежит группе растений, сформировавших ядро ритмической системы. Вошедшие в нее 50 видов занимают центральную часть феноспектра (строки 26–75). Характерно, что в состав этой группы видов входят все эдификаторы лесных сообществ юга Дальнего Востока: *Pinus funebris* Kom., *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., *Picea ajanensis* (Siebold et Zucc.) Carr., *Pinus koraensis* Siebold et Zucc.,

Abies holophylla Maxim., *Larix cajanderi* Majr (в таблице выделены полужирным шрифтом).

Значения комплексного показателя фенологической атипичности Φ , вычисленные для ядра ритмической системы сообщества, варьируют в интервале 0,49–0,882 с центром тенденции 0,599 (рис. 1). Виды, образовавшие ядро ритмической системы кленово-кедрового чернопихтарника, находят здесь фенологический оптимум для своего развития.

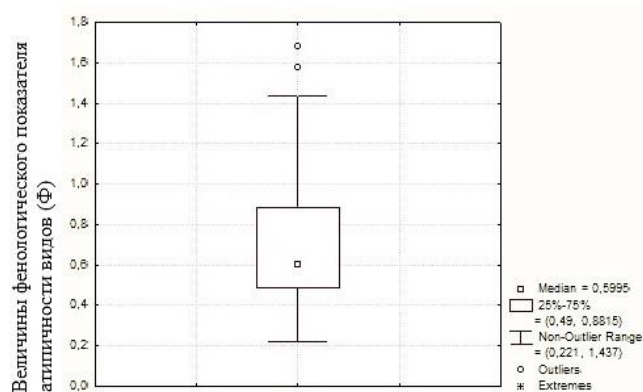


Рис. 1. Одномерное распределение значений Φ в сезонном развитии кленово-кедрового чернопихтарника

Интервалы значений комплексного показателя фенологической атипичности от 0,221 до 0,50 (первая группа видов) и от 0,882 до 1,678 (вторая группа видов) устанавливают зоны дискомфорта. Попадание значения Φ какого-либо вида в один из указанных интервалов означает неудовлетворительное согласие его сезонного ритма с ритмом физической среды. У двух видов (*Lespedeza bicolor* и *Salix gracilistyla* Miq.) величины Φ превышают критический для исследуемой ритмической системы уровень 1,437. Очевидно, к изучаемой растительной системе они не принадлежат.

Фенологическая кривая, построенная по величинам Φ , аппроксимирована логнормальным распределением с $\chi^2 = 14,28$,

достоверным на уровне значимости 0,025. Это означает, что логарифмы этих величин распределены в согласии с нормальным законом (рис. 2). Локальные расхождения между теоретическим распределением и эмпирическими данными на вероятностном графике вызваны нелинейностью в сезонном развитии исследуемой флористической системы.

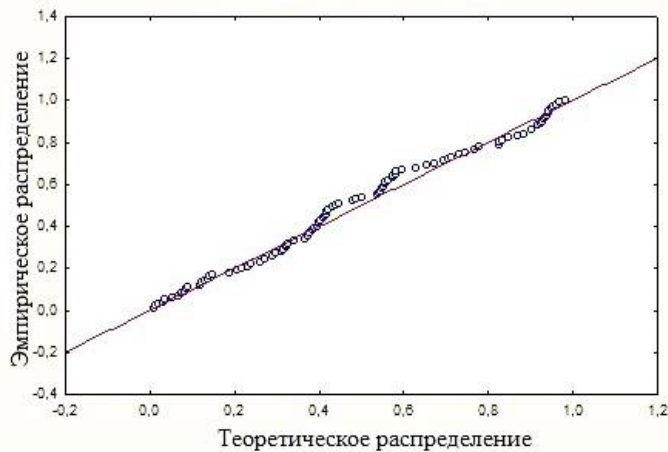


Рис. 2. Аппроксимация фенологической кривой вероятностным графиком логнормального распределения

Характерная особенность фенологической кривой – положительная асимметрия (рис. 3). Степень ее отклонения от стандартного нормального распределения определяет значение коэффициента асимметрии $Kas = 0.81$.

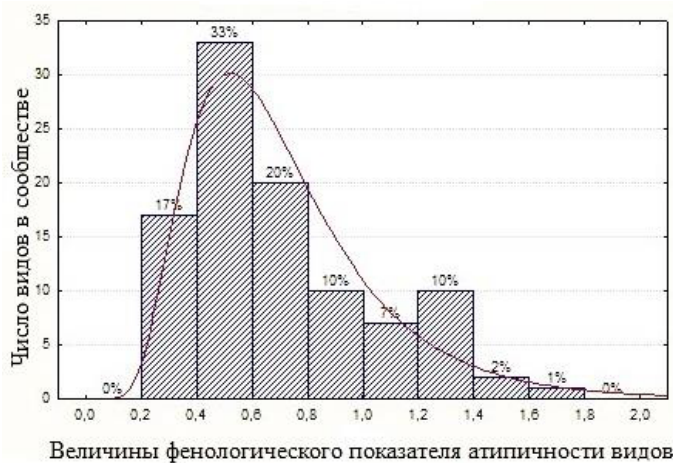


Рис. 3. Распределение числа видов в ритмической системе кленово-кедрового чернопихтарника по величинам Φ

находится в интервале значений Φ от 0,4 до 0,6, сосредоточено 33% видов. В области с меньшими величинами показателя фенологической атипичности число видов быстро уменьшается. Диапазон значений Φ от 0 до 0,2 не заполнен.

Обсуждение

Имеются основания полагать, что в живых системах нет специальных органов управления интенсивностью жизнедеятельности. Временная организация их функций возникает в результате постепенного «собираения» рассеянных кратковременных колебаний в одно непрерывное (Винер, 1983). Именно согласованность процессов, взаимодействующих между собой и с ритмически изменяющимися факторами среды, превращает комплексы разрозненных биологических процессов в ритмическую систему. Данное положение относится не только к организмам, но и к их организациям – фитоценозам. Основанием для настоящего заключения служат вычисленные величины Φ , которые хорошо ложатся на логнормальную кривую.

Условия для логнормального закона возникают в системах, которые развиваются под влиянием значительного числа не взаимодействующих факторов. Но реализуется он только в том в случае, если один из факторов, постоянно доминируя, порождает тенденцию смещения системы в область, далекую от равновесия. Теория утверждает, что в этом случае живые системы эволюционируют к состоянию, в котором производят минимум энтропии. Реализация этого принципа в ритмической системе чернопихтарника должна вести к появлению локальной упорядоченности. Иными словами, какая-то часть его ритмической системы увеличивает свою упорядоченность. Однако неравновесные системы всегда

стремятся к восстановлению равновесного состояния, поэтому в другой части системы происходит разрушение структур, которое увеличивает внутренний хаос. Обобщая изложенные выше предпосылки, можно предположить, что текущее состояние флоры чернопихтарника определяют две противоположные тенденции. Первая снижает локальное разнообразие ритмов сезонного развития части членов сообщества, увеличивая согласованность дат фазовых переходов. Вторая, усиливая хаотичность процессов жизнедеятельности у другой части сообщества, увеличивает его ритмическое разнообразие.

Фактор, который дестабилизирует сезонное развитие чернопихтарника, не установлен. Но группа видов, обладающих сходным ритмом развития, в сообществе присутствует. Образуют ее растения из различных родов и семейств, у которых все фазы развития проходят в границах сигмального интервала $M \pm \sigma$. Г.Н. Зайцев (1984) путем сравнения показателей фенологической типичности гелениума осеннего установил, что вариации ритмов развития в границах интервала $M \pm \sigma$ характерны для его сортов. Иными словами, скрещиванию видов, вошедших в состав упорядоченной подсистемы чернопихтарника, препятствуют только барьеры генетической совместимости.

Феномен появления упорядоченной подсистемы можно объяснить только самоорганизацией, протекающей вследствие неравновесности экосистемы. На ее неравновесное состояние указывает асимметрия фенологической кривой. Самоорганизация протекает как неравновесный фазовый переход, который превращает все сообщество в диссипативную структуру – фитоценоз. По-видимому, некоторые виды изучаемой экосистемы, приспособив свой ритм к

групповому ритму, увеличивают уровень своей организации.

Накопление видов, обладающих согласованным сезонным ритмом, сдвигает модуль в направлении к оси ординат. Ритмогенезу сопутствует изменение жизненной формы видов, вовлеченных в эволюцию. Синхронизируя сезонный ритм развития этих видов и перерабатывая деревья в кустарники, эволюция формирует из них подсистему. По существу, внутри фитоценоза возникает кустарниковое сообщество. Однако масштаб этого процесса явно ограничен. Заселенность видами диапазона значений Φ от 0,2 до 0,4 невысокая, а видов со значениями Φ менее 0,2 в сообществе вообще нет. Очевидно, в экосистеме действуют механизмы, препятствующие чрезмерному упорядочению ритма функционирования сообщества. В качестве ограничивающего фактора может выступать закономерное «вымирание» видов, достигших критического для группового ритма уровня упорядоченности. В понимании В.Л. Комарова вымирание – процесс крупного эволюционного преобразования филума. На надорганизменном уровне «вымирание» вида может означать его переход в другую систему. Сдерживает рост упорядоченности также работа механизма, оптимизирующего число степеней свободы в ритмической системе сообщества. Его функция реализуется в процессе хаотизации ритма сезонного развития сообщества под воздействием флуктуаций геофизических факторов.

Особенности временной структуры хаотически организованной части флоры чернопихтарника находят частичное объяснение в концепции климатических сукцессий. В течение четвертичного периода на юге Дальнего Востока происходили направленно-

ритмические изменения климата. Вызывались они поочередным усилением океанических (теплые фазы) и континентальных (холодные фазы) влияний. В полосе от 38° до 54° с.ш., в пределах которой расположен полуостров Муравьева-Амурского, происходили крупномасштабные перестройки ландшафтно-растительных зон (Короткий и др., 1996). Установлена значительная амплитуда пространственных миграций зон. Подобно маятнику, в теплые фазы их границы смещались к северу, а в периоды похолодания – к югу. В миграциях, фиксирующихся на отдельных возрастных срезах, решающую роль должны были играть колебания продолжительности вегетационного периода. Опираясь на результаты изучения спорово-пыльцевого состава отложений различных эпох, а также материалы фенологических наблюдений, можно попытаться реконструировать механизмы климатических сукцессий.

Перманентное присутствие какого-либо вида в составе местной флоры обеспечивает генеративный процесс. Продолжительное отсутствие нормального плодоношения ставит вид под угрозу элиминации. Успешность прохождения генеративного цикла во многом определяется в фазе цветения. В умеренной полосе неудовлетворительное плодоношение чаще всего вызывается воздействием низких температур на цветки.

Растительный покров региона уже в плейстоцене состоял, в основном, из современных видов. Иными словами, флористическая основа ритмической системы современных сообществ в принципе не отличалась от таковой в древних сообществах. Этот факт дает право на различные интерпретации и сравнения. В частности, можно попытаться оценить влияние похолоданий климата на оплодотворение цветков различных

видов растений в прошлом. Достаточно лишь сопоставить сроки их цветения в современных сообществах с датой начала вегетационного периода, характерной какой-либо холодной эпохе.

Анализ материалов фенологических наблюдений в чернопихтарнике показал, что в 2006 г. запаздывание цветения на 13 дней лишило возможности плодоношения все раноцветущие виды. Следовательно, даже в современном климате растения с ранним цветением сохраняются в составе флоры только за счет периодического плодоношения. По-видимому, в холодные эпохи, когда продолжительность периода, пригодного для вегетации, была еще меньше, выживание этих видов было невозможным.

Глубокое похолодание имело место в конце среднего плейстоцена. Расчет палеотемператур по видам-индикаторам для вяземского времени дал снижение среднегодовых температур по сравнению с современными на 6–7°С (Голубева, Караулова, 1983). Смещение растительных зон к югу составляло в это время примерно 6–8° по широте. В Приморском крае градиент продолжительности вегетационного периода, рассчитанный по данным, приведенным на сайте www.fegi.ru/primorye/geogr/kli.html, составляет 4,3 дня на один градус широты. Таким образом, 190–130 тыс. лет назад на широте полуострова Муравьева-Амурского период вегетации был на 26–34 дня короче.

Приближенно дату начала вегетации в вяземское время можно установить расчетным путем. В современных лесах полуострова первыми вступают в фазу цветения деревья *Alnus hirsuta* (Spach) Fisch. ex Rupr. Средняя дата начала ее пыления – 6 апреля. Условно считая этот день современной датой начала вегетационного периода, прибавляем к ней 26–34 дня. Полученный результат

(30 апреля–4 мая) можно принять за момент начала вегетационного периода в вяземское время. Растения, у которых цветение начинается ранее рассчитанной даты, в древних сообществах были лишены возможности оставлять потомство. В составе чернопихтарника таких видов 13, из числа которых 6 – кустарники и 7 – деревья.

Значительно большее число видов находилось в зоне риска, которую создает нестабильность климата. В качестве критической амплитуды колебаний времени начала вегетации принят сдвиг на 13 дней относительно средней даты. Установленная таким способом зона риска охватывает период с 1 мая по 15 мая. В выделенном интервале времени в чернопихтарнике начинается цветение 27 видов растений, из числа которых 5 – кустарники и 22 – деревья.

Интенсивное похолодание климата в конце среднего плейстоцена продолжалось около 60 тыс. лет. Между тем, максимальная продолжительность жизни большинства древесных и некоторых кустарниковых растений варьирует в диапазоне 120–600 лет. Следовательно, в течение холодной эпохи в сообществах должны были смениться от 100 до 500 поколений. В принципе число ротаций является достаточным, чтобы для значительной части рано цветущих растений угроза вымирания реализовалась. Однако продолжительность сохранения жизнеспособности семян в почве в условиях короткого лета, пониженных температур и наличия многолетнемерзлых грунтов еще не установлена. Поэтому реконструкция, выполненная без учета влияния почвенных запасов семян на течение климатических смен, не надежна.

Тем не менее, привлечение палеоклиматических и палеоландшафтных реконструкций к изучению временной организации современной растительности укрепит методологию фенологии, но

приступив к изучению ритмогенеза растительных сообществ, она начнет конкурировать с палеоботаникой в вопросах выявления некоторых закономерностей и тенденций исторического развития растительности. В перспективе положительный эффект от наложения интересов должен проявиться в укреплении теоретической базы фенологии и повышении обоснованности ее выводов и прогнозов. Вместе с тем, на первых порах выдвигаемые концепции могут входить в противоречие со сложившимися взглядами.

Любая современная палеоландшафтная реконструкция палеогеографических событий опирается на убеждение в ведущей роли изменений климата в эволюции растительного компонента ландшафтов. Как полагают, влияние других геофизических процессов опосредовано климатом. Поэтому под растительной сукцессией понимают процесс приспособления флор, состоящих из растений различной экологической природы, к изменяющемуся климату. Ведущую роль отводят динамике температуры. Эвристическая модель климатической сукцессии рассматривает любую флору как совокупность холодостойких (фригидных) и теплолюбивых (термофильных) видов растений. В холодные эпохи растительные сообщества слагают фригидные элементы флоры, в периоды потепления в растительном покрове доминирование переходит к термофильным видам. Взятая в общем виде, эта концепция составляет каркас представлений о механизмах климатических сукцессий. Географическая и экотопологическая структура популяций видов, их активность и экологическая амплитуда действительно предоставляет чернопихтарникам возможность приспособляться к неоднородности

условий роста, как в пространстве, так и во времени. Других моделей поведения растительности в изменяющемся климате пока не предложено, поэтому в случае изменения климата развитие сукцессии по описанной схеме представляется неизбежным. Однако отсутствие строгих определений терминов «фригидность» и «термофильность» затрудняет использование палеоботанических реконструкций в фенологии, и наоборот.

В современном растительном покрове распределение видов в пространстве слабо зависит от температуры. В насаждениях, возникающих на холодных почвах участков нижних частей северных склонов, поздноцветущие *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim. и *Kalopanax septemlobus* (Tunb.) Koidz. соседствуют с раноцветущими *Populus maximo-wiczii* A. Henry, *Ulmus propinqua* Koidz. и *Alnus hirsuta*. Причем, рассмотренное в парах «фригидный» – «раноцветущий» и «термофильный» – «поздноцветущий» экологическое содержание терминов не идентично. Общим свойством растений, занимающих холодные, влажные участки северных склонов является только принадлежность к группе мезофитов. В то же время, на сухих почвах горных склонов растительный покров формируют ксеромезофиты. По всей вероятности, в линейной области изменений климата распределение видов в пространстве определяет не температура, а увлажнение среды.

В связи с этим представляется странным, что сезонный ритм группы растений, объединяющей виды, слабо связанные с изучаемым сообществом, имеет структурную организацию. В соответствии с концепцией климатической сукцессии, в чередте теплых и холодных эпох области спектра $X_i < M - \sigma$ и $X_i > M + \sigma$ должны заполняться и опустошаться попеременно. Факт сосуществования «флор теплых и холодных эпох» истолковывается как отсутствие зависимости уровня

организации данной подсистемы от состояния температурного поля, причем не только в современных экосистемах, но и в их историческом развитии.

Среди традиционных представлений о механизмах регулирования различных процессов в экосистемах нет ни одного, который бы мог объяснить данный феномен. Решением проблемы могло бы быть введение представления о существовании системы внешних аттракторов, организующих сезонное развитие сообществ растений во времени. Признаки регуляторных воздействий на ритмы развития растений в чернопихтарниках уже найдены (Прилуцкий, 2009). Приблизленно установлены позиции центров их притяжения и размеры фазовых пространств (Прилуцкий, Фисенко, 2010). Показано также, что механизмы некоторых регуляторных воздействий на ритмы развития растений связаны с вариациями геомагнитного поля (Fisenco, Priluckiy, 2012; Прилуцкий и др., 2012).

Выводы

Логико-математический анализ данных наблюдений над сезонным развитием чернопихтарника ведет к следующим заключениям:

1. В процессах выработки сложной организованной фитоценологических систем, сообществ растений определяющую роль играют небиологические закономерности развития растительного покрова.
2. Отбор видов для включения в сообщество осуществляют детерминированные и бифуркационные события, называемые «процессами взаимодействия».
3. Давлению отбора подвергаются ритмы сезонного развития отдельных членов сообщества.
4. Важнейшим фактором отбора

является периодичность, характерная геофизическим факторам экосистемы, в состав которой входит развивающееся сообщество.

5. Ритмы сезонного развития растительных организмов обладают способностью реагировать на периодические изменения состояния геофизических факторов в экосистеме, в состав которой они входят.

6. Периодические изменения состояния физических факторов, или информационные сигналы, распознаются логикой сообщества. Выступая во взаимодействии в роли сообщений, эти сигналы вынуждают сообщество увеличивать упорядоченность своей организации.

7. Процессы компенсации отклонений, вызываемых внешними воздействиями, восстанавливают разнообразие ритмической системы сообщества.

Л и т е р а т у р а

Винер Н. Кибернетика, или управление и связь в животном и машине. – М.: Наука, 1983. – 344 с.

Голубева Л.В., Караулова Л.П. Растительность и климатостратиграфия плейстоцена и голоцена юга Дальнего Востока СССР. – М.: Наука, 1983. – 144 с.

Гончарова О.А. Интродукция карпатских лиственных деревьев и кустарников природного происхождения на Кольский Север // Бюлл. ГБС, 2006. – Вып. 190. – С. 19–25.

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

Короткий А.М., Гребенникова Т.А., Пушкарь В.С. Климатические смены на территории юга Дальнего Востока в позднем кайнозое (миоцен – плейстоцен). – Владивосток, 1996. – 56 с.

Кузьмин А.В., Жиров В.К., Кузьмина Л.И. Этология многоуровневых систем устойчивости интродуцированных и автохтонных древесных растений. – Апатиты: КНЦ РАН, 2001. – 251 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./ Ботанический сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2010. – Вып. 6. – С. 3–13. <http://botsad.ru/journal/number6/3-13/pdf>

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.

Fisenco M.I., Priluckiy A.N., Efremkin M.S. Geomagnetic field as a main factor in phytia 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.

THE EVOLUTION OF THE RHYTHMIC SYSTEM MAPLE-CEDAR BLACK FIR FOREST

A.N. Priluckiy

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

Email: a.priluckiy@mail.ru

Keyword: rhythm of seasonal development, system, a community of plants, ecosystem.

Flora tall aerial plants maple-pinus koraensis black fir forest type considered as system, distributed over time. Produced cognitive interpretation of logical-mathematical analysis built system. Found that a whole community plays an important role of selection pressure suffered by rhythms of seasonal plant development. Selection of species occurs as result of deterministic and bifurcation events. It the course of evolution in the rhythmic system is an ordered structure.

Ill. 3. Tabl. 1. Bibl. 9.