

ТЕОРИЯ РАСТИТЕЛЬНОГО ПОКРОВА

УДК 502.5:581.5:582.632.2

ИНФОРМАЦИОННЫЙ ПОДХОД К ИЗУЧЕНИЮ ФИТОЦЕНОЗОВ

© А.Н. Прилуцкий¹, М.И. Фисенко²

¹ Ботанический сад-институт ДВО РАН, г. Владивосток

² Уссурийская астрофизическая обсерватория ДВО РАН, с. Горнотаежное

В результате изучения динамики фенологического состояния деревянистой флоры чернопихтарников статистическими методами установлено, что сезонное развитие группировки различных видов растений может быть описано как турбулентный поток информации, который организует их в биологическую систему – фитоценоз.

Ключевые слова: аттрактор, сезонное развитие растения, самоорганизация, информация, система, турбулентный перенос.

С точки зрения теории информации, сообщества растений являются динамическими системами, поведение которых зависит от их состояния. Учитывая это, современная концепция организации растительного покрова должна опираться на понимание целостного характера его пространственной и временной периодичности. Однако современная фитоценология, в свое время выделенная из геоботаники с вполне конкретной целью – выявить принцип организации растительности, своей цели так и не достигла.

Не так давно В.И. Василевич (1983) предпринял попытку сопоставить ее состояние с уровнем развития других наук. Подчеркнув скромность роли строгих аксиоматических теорий в обосновании природы фитоценозов, он указал на скудность набора дедуктивных построений, опирающихся на уже вскрытые закономерности. Как большой ее недостаток расценена им и предположительность постулатов, положенных в основу представлений о принципах пространственной организации растительных сообществ. В частности, В.И. Василевич не нашел достаточно оснований требованию обеспечивать гомогенность состава и строения выделяемых фитоценозов. Что касается их функциональной организованности, то этот вопрос он считал еще менее ясным, так как «...он никогда и не поднимался».

Четверть века, прошедших с момента выхода его книги, не принесли ничего нового. Как и прежде, отечественные и западные школы фитосоциологии считают основным признаком организованного фитоценоза однородность и определенность физиономии и флористического состава растительности. Но при этом все четко осознают, что о функциональной организации фитоценоза, понимаемого как однородный контур, даже говорить не приходится. Ситуация выглядит тупиковой, и единст-

венный способ преодолеть кризис состоит в радикальной коррекции существующих концепций растительного покрова на базе принципиально новых подходов.

В поисках способов модернизации фитоценологии следует учитывать, что проблема целостности, системности и организованности единиц растительности, расколовшая в свое время геоботанику на два лагеря, сегодня уже не выглядит столь злободневной. В настоящее время под системой понимают не столько комплекс взаимодействующих объектов, сколько сеть каналов, по которым осуществляются эти взаимодействия. Учитывая это обстоятельство, предмет фитоценологии, живую надорганизменную систему, можно понимать как неоднородную совокупность живых организмов, функционально связанных согласованными процессами жизнедеятельности. Суть этих процессов заключается в перераспределении внешней (дополнительной) информации между популяциями информационно-насыщенных эдификаторов и популяциями видов, располагающих редуцированной информацией.

Данное представление существенным образом ограничивает произвол исследователя в вопросах выработки концепции реальных ценологических систем и приемов их объективизации. Предлагаемое определение снимает проблему поиска несуществующих границ между псевдоднородными сообществами, указывая, в то же время, на актуальность изучения функциональных связей как основы системной организации фитоценоза и его устойчивости. При этом подчеркивается необходимость оценки эффективности взаимодействий. Последние при определенных условиях могут приобретать характер самоорганизации, в результате которой, как сейчас полагают, и возникают живые системы. В качестве меры, направленной на выход из кризиса, мы полагаем необходимым выработать целостную концепцию фитоценоза. Программа перехода к новому подходу должна предусматривать последовательное решение двух задач. На первом этапе нужно установить теоретически обоснованные

критерии пространственной и временной организации надорганизменных систем. На втором – обосновать их и произвести сбалансированное изучение реальных растительных сообществ с широким использованием подходов, оперирующих общими законами.

Критическая оценка состояния фитоценологии убеждает в необходимости отдать приоритет изучению процессов, развивающихся во времени (Прилуцкий, 2007). Реализация этого проекта вызовет такое расширение круга изучаемых явлений, которое будет равнозначно появлению в ней нового раздела. Тем не менее, освоения белых пятен эта реорганизация не предполагает. На первом этапе достаточно лишь вовлечь в фитоценологию знания из смежных дисциплин и синтезировать их с уже существующими представлениями. В дальнейшем новый раздел может формироваться путем конкурентного вытеснения наименее эффективных подходов. Но для инициации процесса нужно выработать стратегию исследований, альтернативную существующей. В связи с чем, представляется актуальным выяснить возможность использования в качестве ее главного элемента комплекса представлений, составляющих теорию самоорганизации.

Концепция принципов организации фитоценоза. Изучение поведения взаимодействующих процессов показало, что в случаях, когда амплитуды гармоник близки по величине, происходит их объединение в систему (Малинецкий, Потапов, 2009). В начальный момент времени распределение некоего обобщающего параметра возникающей материальной системы определяется функцией синусоидального типа $u(x)$. Математически ее сложность выражает тривиальная зависимость:

$$u(x) = \sum_{k=0}^{\infty} a_k \cos \frac{\pi k x}{l}$$

В дальнейшем из-за вязкости, теплопроводности, а в биологических процессах из-за каких-то специфических свойств систем, неоднородности и резкие перепады в системе сглаживаются, возникает более простой профиль. Упрощение выражается в том, что с течением времени форму кривой достаточно точно определяет все меньшее число Фурье-коэффициентов a_k . Эти выжившие в эволюции элементы системы называют *параметрами порядка*. Во-первых, потому, что именно они характеризуют возникшую *упорядоченность* (когерентность), а во-вторых, потому, что их немного. Спонтанное уменьшение числа существенных переменных вначале и стали называть *самоорганизацией*. Позднее И. Пригожин (1960) показал, что самоорганизация происходит только в среде, далекой от равновесия, т.е. в условиях, когда внутренние флуктуации поддерживаются внешними градиентами. Критерием эволюции живых систем он предложил считать состояние, в котором они производят минимум энтропии.

Реконструкция неоген-палеогеновой сукцессии растительности, выполненная В.Б. Сочавой (1944), описывает процесс, до деталей совпадающий с

поведением самоорганизующейся материальной системы. В конце палеогена растительный покров Маньчжурской флористической области представлял собой однородную группировку, объединяющую в своем составе множество видов. Изменение климата, произошедшее на рубеже эпох, привело к увеличению градиентов экологических факторов в среде их обитания. Ответная реакция системы выразилась в общем обеднении видового состава древних сообществ. Одни виды вымирали, другие, напротив, укрепляли свои позиции. Некоторые из числа процветающих видов достигли абсолютного доминирования. Взяв под контроль сопутствующие им виды, т.е. превратившись в параметр порядка, каждый из них сформировал свою подсистему – растительную формацию.

Итак, вопреки мнению подавляющего большинства фитоценологов, самоорганизация растительности происходит. Недавно представления о природе самоорганизации были углублены в ходе изучения динамики сезонного развития деревьев и кустарников, ассоциирующихся в состав дубняков (Прилуцкий, 2002а; 2002б). Как известно, организм каждого члена сообщества в своем сезонном развитии неоднократно претерпевает изменения состояния – *фазовые переходы* (распускание почек, начало цветения и т.д.). Очередность фаз и даты начала переходов определяются преимущественно наследственностью. В то же время, момент начала фазового перехода корректируется метеорологическими условиями. В итоге анализа ритмов развития типичных представителей флоры дубняков выяснилось, что у дуба каждый фазовый переход происходит в сроки, приблизительно совпадающие со средними значениями дат соответствующих фаз, вычисленных для всего массива видов. Иными словами, объединение фитомеры в формацию выдвинуло на роль эдификатора вид, модальный в отношении ритмов развития всех ассоциирующихся растений. На существование еще одной закономерности в динамике развития дубняков указывает повышенная упорядоченность дат созревания семян. Вероятно, в многовидовых сообществах прочные ассоциативные связи устанавливают виды, вступающие в эту фазу одновременно. Поддерживая их, отбор устраняет из состава растительных группировок растения, у которых фенодаты этой фазы существенно отклоняются от статистической нормы. Именно этой особенностью биологии можно объяснить редкую встречаемость *Kalopanax septemlobum* (Tunb.) Koidz., *Rhododendron mucronulatum* Turcz., *Phellodendron amurense* Rupr., *Populus koreana* Rehd. и ряда других видов в составе хорошо выработанных растительных сообществ.

Опираясь на вышеизложенные факты, автогенную сукцессию растительной группировки можно попытаться представить как процесс концентрации дискретных фенодат в нескольких областях ее *фазового пространства* (в определенные моменты периода вегетации). То есть, понимать ее как самоорганизацию фитофоры, в результате которой в ритмах развития комплекса

видов, вначале хаотических, постепенно возникает упорядоченность.

Способность к самоорганизации присуща особому классу систем – диссипативным структурам. Важным свойством этих систем является их способность из любого неустойчивого состояния эволюционировать к одному и тому же устойчивому состоянию. Явление напоминает ситуацию, наблюдаемую в водосборном бассейне. Небольшие ручейки (*траектории*) текут вниз с гор, и сливаются в водоем (*аттрактор*). Поэтому область, откуда траектории стремятся к аттрактору, т.е. *область притяжения*, называют иногда бассейном притяжения (*basin of attraction*). Простейшим аттрактором соответствуют *стационарные*, не меняющиеся во времени структуры, более сложным – *предельным циклом* – различные *периодические*, *волновые* режимы.

Как указывалось выше, в основе одного из механизмов упорядочения фенотип находится естественный отбор. В результате отбора в фазовом пространстве растительного сообщества появляются области, характеризующиеся повышенной плотностью фенотип – *притягивающие множества*. Последние и выполняют функции простейших аттракторов. Дальнейшая самоорганизация фитомер происходит вследствие стремления дат прохождения фенотипов, приходящихся у разных видов на разное время, собраться в фазовых пространствах ближайших аттракторов, которые они уже не покидают. Следовательно, для доказательства организованности флористических комплексов достаточно обнаружить в ритмах их функционирования признаки влияния аттракторов.

Поиск подхода к решению данной задачи усложняется отсутствием общепризнанного понятия фитоценоза. Поскольку в экосистемах регуляторные механизмы, действующие внутри крупных многовидовых группировок растений, еще не обнаружены, в фитоценозе видят объект, не связанный в единую материальную систему. По существующим представлениям территория организованного пространства не может превышать площади фитогенного поля – участка, в пределах которого жизнедеятельность крупной особи контролирует условия среды. Отсюда всего лишь один шаг до того, чтобы ритмы сезонного развития различных видов растений рассматривать как основную, и единственную, форму проявления периодичности функционирования растительности. Однако обе эти точки зрения ошибочны.

В том, что существуют условия для появления системной организации надорганизменного уровня, убеждает избирательность, проявляемая растениями в подборе спутников. Как отмечалось выше, при ассоциировании различных видов растений устойчивые позиции имеют те виды, которые обладают сходством амплитуд гармоник. Параметр порядка – ритм функционирования – данной группировке задает эдификатор. В конце концов, виды, прошедшие отбор по указанному признаку, объединяются в сообщество, обладающее постоянством состава – растительную систему.

Но постоянство состава фитоценоза является относительным. Среда обитания непостоянна: ее периодичность со временем изменяется. Поэтому с течением времени ритм функционирования сообщества (параметр порядка) входит в диссонанс с ритмами физических факторов внешней среды. Восстановление гармонических отношений в экосистеме происходит посредством смены эдификатора. На роль нового эдификатора выдвигается один из *ассектаторов* (сопутствующих видов), или новый вид, возникший в недрах растительного сообщества в результате эволюционных преобразований одного из его второстепенных членов. Аксиоматически допускается, что функции эдификатора может выполнять только тот член сообщества, у которого колебания интенсивности процессов жизнедеятельности когерентны колебаниям физических факторов среды. В связи с чем, логично предположить, что в выработанных сообществах все циклические процессы протекают более или менее когерентно. Исходя из вышеизложенного, *фитоценоз понимается как необратимо развивающаяся многокомпонентная растительная система, способная к рефлексивному поведению, которая в процессе самоорганизации не только выделяет параметры порядка из числа старых компонентов, но и формирует новые*. Такому определению фитоценоза соответствует растительная группировка в объеме части формации, управляемой на всей своей площади одной и той же популяцией эдификатора. Наименьший структурный элемент формации, сохраняющий основные признаки фитоценоза, является экологический ряд (Прилуцкий, 2003; 2004; Прилуцкий и др., 2009).

За время существования фитоценологии появилось большое число разнообразных понятий фитоценоза. Наше представление по своей сути совпадает с концепцией фитоценоза, органически вытекающей из теории популяций. Создатели этой теории утверждают, что границы фитоценоза совпадают с границами популяций большинства входящих в него видов (Тимофеев-Рессовский, Яблоков, Глотов, 1973). В.И. Василевич подверг позицию популяционистов критике. Он уверен, что границы между популяциями должны размываться панмиксией. Факты же свидетельствуют о том, что соседствующие популяции любого вида всегда разделяет «давление тех или иных форм изоляции». Периодические системы, к числу которых относятся фитоценозы, также могут вырабатывать изолирующие механизмы, том числе специфические. К примеру, в горных ландшафтах панмиксию может ослаблять рассогласование сроков цветения. По данным В.Н. Моложникова (1982) в Прибайкалье величина вертикального фенологического градиента фазы цветения составляет 4–5 дней на 100 м высоты. Поскольку продолжительность пыления большинства древесных растений умеренной полосы варьирует в диапазоне 5–12 дней, модуляция фазы цветения либо консолидирует ареалы, устанавливая пределы распространения видов по высотам занимаемых мест обитания, либо, напротив,

вызывает их распад на популяции, существенно различающиеся по срокам цветения. В конечном итоге возражение В.И. Василевича воспринимается лишь как указание на возможность существования переходных сообществ и состояний.

По-видимому, внутри фитоценозов существуют подсистемы более низкого структурного уровня. Однако в рамках настоящей статьи обсуждать принципы их пространственно-временной организации нецелесообразно. Дело в том, что в иерархии растительных сообществ надорганизменная система, сформированная популяцией, обладает наибольшей степенью целостности. Следовательно, именно она содержит полную информацию о природе фитоценоза. Еще одно преимущество изучения крупных синтаксонов заключается в высоком видовом разнообразии сообществ высокого ранга. Быстрое сокращение числа видов, происходящее при движении вниз по иерархической лестнице, сужает возможность применения статистических методов. Между тем, анализ развития подходов к моделированию биологических процессов показывает, что в обозримом будущем метод статистических моментов останется основным инструментом в изучении и прикладных расчетах реальных биологических систем.

С точки зрения термодинамики, все без исключения живые системы являются диссипативными структурами, функционирующими в периодическом режиме. Поэтому признание фитоценоза растительной системой надорганизменного уровня автоматически поднимает вопрос о периодичности протекающих в нем процессов. Согласно современным представлениям, в подобных системах первичная периодичность возникает как следствие упорядочения внутренних флуктуаций. В дальнейшем эти ритмы адаптируются к циклам характерным для внешних факторов и фиксируются механизмами наследования признаков. Тем не менее, в сезонной динамике развития растений наблюдаются сдвиги моментов фазовых переходов, связанные с колебаниями погодно-климатических условий.

Из вышеизложенного видно, что на организменном уровне условия возникновения самоорганизации налицо. Можно ожидать, что в случае наличия притягивающих множеств в фазовых пространствах многовидовых растительных группировок, а также градиентов факторов среды, даты фазовых переходов будут смещаться в определенные области фазового пространства – аттракторы. То есть, будет происходить самоорганизация. В этом случае периодичность функционирования растительного сообщества будет проявляться в неравномерной плотности заселения фенодатами различных интервалов вегетационного периода. Обоснованность данной гипотезы, как и перспективность ее дальнейшего развития, показал анализ временного ряда, отражающего распределение фенодат в фазовом пространстве фитосистемы, контролируемой *Abies holophylla* Maxim. (Прилуцкий, 2009). На кривой распределения четко выделяются четыре пика. Три из них, предположительно, возникают вследствие влияния локальных аттракторов. Четвертый пик, позиционированный в середине вегетационного периода, сформирован, вероятно, сезонным аттрактором. В распределении фенодат найдены

признаки *модуляции*, вызванной влиянием сезонного аттрактора на их положение в фазовом пространстве. Наблюдается тенденция к смещению фенодат большинства членов сообщества в направлении притягивающей области сезонного аттрактора, с одной стороны, а также вытеснение сроков прохождения фаз некоторых видов за пределы области его притяжения, с другой стороны. С точки зрения описания движений, происходящих в растительных системах надорганизменного уровня, и выяснения их связи с общими законами природы представляет значительный интерес более глубокое изучение статистики поведения этих систем.

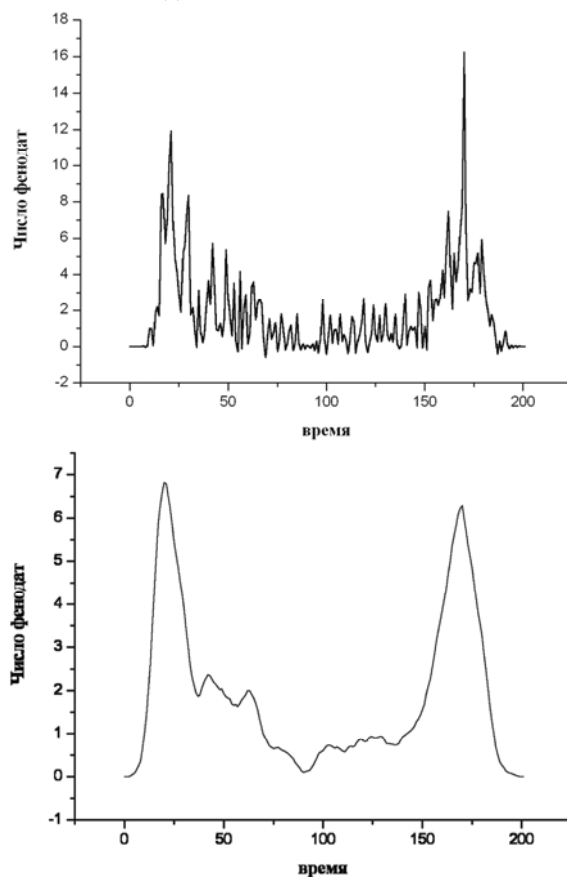


Рис. 1. Кривые распределения фенодат сезонного развития флоры чернопихтарника в 2001 г. (верхняя – натуральный ряд, нижняя – сглаженный ряд)

Материалы и методы исследований. К решению вопроса привлечены материалы ежедневных наблюдений над сезонным развитием растений, произрастающих в естественных лесах БСИ ДВО РАН. В течение ряда лет у 100 видов деревянистых растений, ассоциированных в состав чернопихтарников, регистрировали даты начала пяти фаз сезонного развития: вхождение в фазу зеленого конуса, начало цветения, момент заложения почек замещения, начало созревания плодов, появление на листьях осенней окраски. В настоящей работе использованы данные полевых исследований, выполнявшихся в 2000-2004 гг. и 2007 г. Материалы фенологических наблюдений подготовлены к статистическому анализу путем преобразования календарных сроков в непрерывный ряд дат с

использованием таблицы Шнолле (Зайцев, 1981). На основе полученных данных построена модель распределенной во времени флористической системы, филогенетически адаптированной к физико-географическим условиям п-ова Муравьева-Амурского. Выбор методов построения модели производился по итогам предварительного тестирования распределений.

В настоящее время одним из лучших способов выявления характерных особенностей распределений считается сглаживание. В связи с чем, этот прием часто применяют в статистическом анализе данных, принадлежащих слабо изученным системам. Кривые сезонной динамики фенодат в 2001 году, построенные без сглаживания и со сглаживанием, приведены на рисунке 1.

Сравнивая формы натуральной и сглаженной кривых между собой нетрудно заметить, что сглаживание придало распределению дискретных величин вид непрерывной функции и, удалив высокие частоты, уменьшило ее информативность. Однако принципиального значения эти искажения не имеют. Как характер различий, так и степень их выраженности исключают возможность грубых ошибок в интерпретации распределения. В связи с этим, при построении модели фитосистемы выполнение сглаживания в целях акцентирования хода кривой на наиболее характерных закономерностях ее поведения признано допустимым.

Сглаживание выполнялось посредством суммирования числа фазовых переходов, накапливающихся в течение каждой последующей трехдневки. Слабые сигналы усилены суммированием годовых распределений. Графическая модель фитосистемы и ее первая производная, характеризующая динамику интенсивности процессов, приведены на рисунке 2.

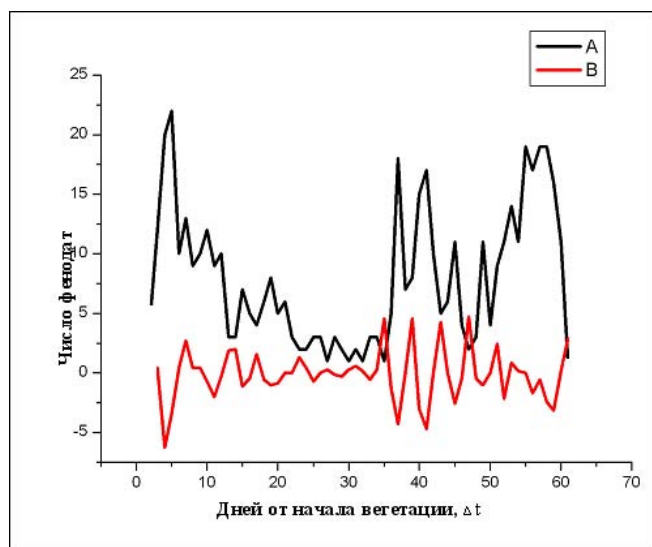


Рис. 2. Графическая модель сезонного развития флористической системы (A) и ее первая производная (B)

Основные параметры фитоценотической системы:

Продолжительность временного ряда – 6 лет.

Время начала функционирования – 6 апреля.

Окончание активного периода – 12 ноября.

Продолжительность периода функционирования – 189 дней

Число компонентов (видов) N – 100 таксонов

Число фазовых переходов (фенодат) – 5879

Условная единица времени (Δt) – 3 дня

Важнейшие характеристики системы и особенности ее поведения исследовались методами статистического анализа:

1) Вычисление первой производной выполнено программой SIGVIEW 32 Version 1.99.0. Программа устанавливает частные значения первой производной сигналов вычитая из последующего сигнала предыдущий и по результатам расчетов формирует новую кривую. Функция differentiate, с помощью которой произведены вычисления, дает грубую аппроксимацию и не рекомендуется к использованию для синтеза быстрых сигналов, но удобна в нашем случае.

2) Вейвлет–преобразование Full Continuous Wavelet Transform, применяемое для изучения нестационарных процессов, выполнено в программе Dataplore 2.2–2(c) 1995–2004 методом Наар.

3) Для построения фазового портрета колебания нами использованы методы псевдофазового пространства (Мун, 1990). Для системы с одной степенью свободы, в которой измерена величина $x(t)$, строилась зависимость сигнала от его же величины в другой момент времени, отстающий или опережающий данный момент на постоянную величину:

$$[x(t), x(t+T)]$$

Выбор величины T несущественен.

4) Вычисление спектральной плотности фенодат произведено с помощью программы Dataplore согласно процедуре FFT на уровне значимости 95%.

Частота гармоник определена как наименьшее частотное разрешение на графике в программе $0,0159n$ (где n – положение маркера на оси X), в спектре, построенном программой. Диапазон изменений частоты по оси X – $0 \div 0,5$ гц. Период гармоник определен по формуле $t = \frac{1}{f}$. Ввиду

того, что период квантования процесса 3 дня (Δt), вычисленная величина периода гармоник умножалась на 3.

3) Исследование динамики сезонного развития фитохоры выполнено с помощью Dataplore MultiScale TFD. Данная программа вычисляет временно-частотные распределения входного сигнала в пределах заданного частотного интервала как последовательность кратковременных спектров. На выходе мы получаем двухмерное время-частотное изображение сигнала. Пределы частот: нижний – 0 гц, верхний – 0,5 гц. В вычислениях используется также Moiet–Wivelet–преобразование.

Результаты исследования. Вейвлет-анализ сезонной динамики фитосистемы. В активный период фитоценоза входит в режиме доминирования короткопериодных (высокочастотных) колебаний на фоне спада низкочастотной гармоник (рис. 3). В динамике высокочастотных колебаний (нижняя кромка вейвлета) ясно выражена тенденция к уменьшению амплитуды. Через 45 дней ($15\Delta t$) высокочастотные колебания сменяются длиннопериодными вариациями (верхняя кромка вейвлета). С этого момента процессы развития стабилизируются, и в течение последующих 60 дней ($20\Delta t$) фитосистема находится в сравнительно устойчивом состоянии. На рисунке область устойчивого состояния, ограниченная линией, указана стрелкой.

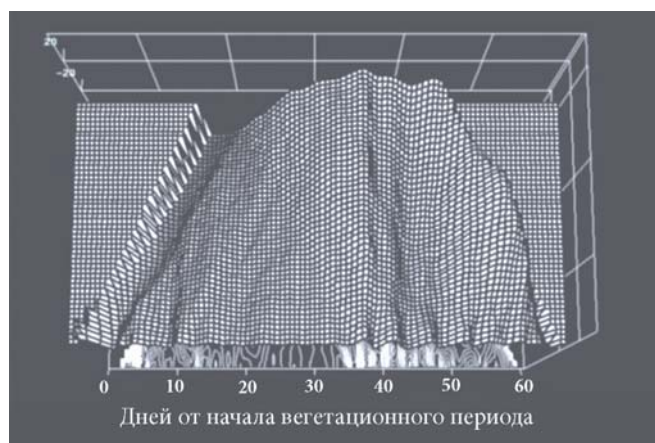


Рис. 3. Вейвлет фенодат сезонного развития флоры чернопихтарника

Спустя 100–105 дней ($\approx 35\Delta t$) с момента начала вегетации (в третьей декаде июля) система срывается в неустойчивость. С этого времени в ней возобновляются высокочастотные колебания, амплитуда низкочастотных колебаний увеличивается. Постепенно, в режиме уменьшения амплитуды колебаний, она переходит в состояние зимнего покоя.

В течение весны и начала лета фитосистема дифференцируется на серию временно устойчивых состояний продолжительностью периодов около месяца каждый (рис.1). Вначале она развивается со средней скоростью 11, затем – 6 и, наконец, – 2 фазовых перехода за Δt (3 дня). По характеристикам частот в этот период времени в гармониках выделяется 3 длиннопериодных, 4 среднепериодных и 11 короткопериодных масштабов. Основная гармоника продолжительностью 45 дней – среднепериодная.

По мере каскадного дробления крупного массива фенодат на мелкие группы состояние флористической системы стабилизировалось. Однако устойчивого состояния она не достигла. Исследование происходящего в ней движения с использованием методов псевдофазового пространства показало, что среднепериодном интервале частот она бифуркирует (рис. 4).

Гармонический анализ сезонной динамики фитосистемы. В динамике сезонного развития чернопихтарников выделено восемь гармоник (рис. 5):

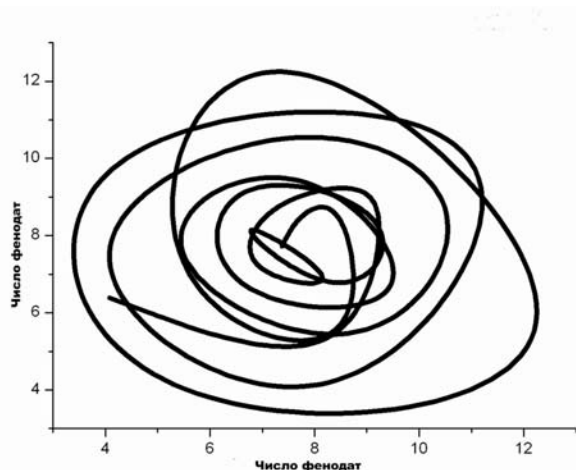


Рис. 4. Фазовый портрет сезонного развития флоры чернопихтарников (проекция траектории фенодат на фазовой плоскости)

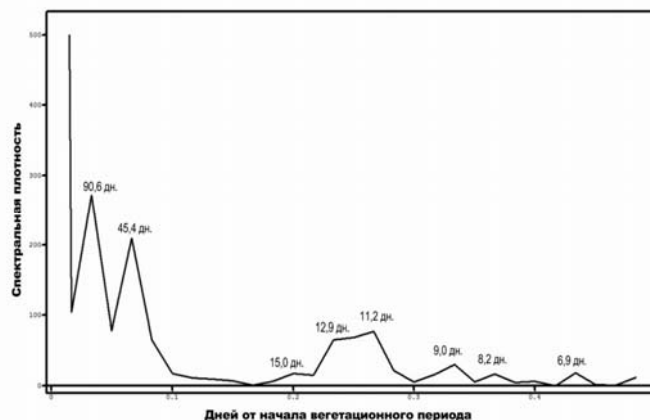


Рис. 5. Спектр сезонной динамики флористической системы

1) 90,6 дней; 2) 45,4 дня; 3) 15,0 дней; 4) 12,9 дней; 5) 11,2; 6) 9,0 дней 7) 8,2 дня; 8) 6,9 дня. Первая гармоника низкочастотная, с периодом 45 дней, имеет примерно постоянную амплитуду, ее колебания близки к гармоническим.

Для временных масштабов от 0,11–0,15 гц (от 33 дней до 6 дней) спектр частот аппроксимирован асимптотой Колмогорова:

$$S(f) = kf^{-5/3}$$

где: S – спектральная плотность; f – частота; k – коэффициент пропорциональности, равный 0,1.

которая тождественна зависимости, установленной для вихрей инерционного интервала турбулентных процессов (рис. 6).

Для временного масштаба от 0–0,1 гц (от самых длинных периодов до 33 дней) спектральная плотность описывается асимптотой для фликкер-шумов $S(f) = kf^{-1}$.

В диапазоне частот 0,1–0,11 гц (30–27 дней) участки спектра разделены. Вероятно, временной масштаб этого участка спектра характеризуется высокой скоростью диссипации.

Известно, что статистические свойства пульсаций инерционного интервала турбулентных

течений с хорошей точностью описываются равновесной функцией плотности вероятности (Татарский, 1967). В изучаемой фитосистеме этому правилу подчиняется распределение фенодат, соответствующих колебаниям средних масштабов. При описании Гауссовой функцией точность аппроксимации распределения фенодат в интервале частот 33–6 дней, оцененная критерием Колмогорова–Смирнова, составила $P=0,221$.

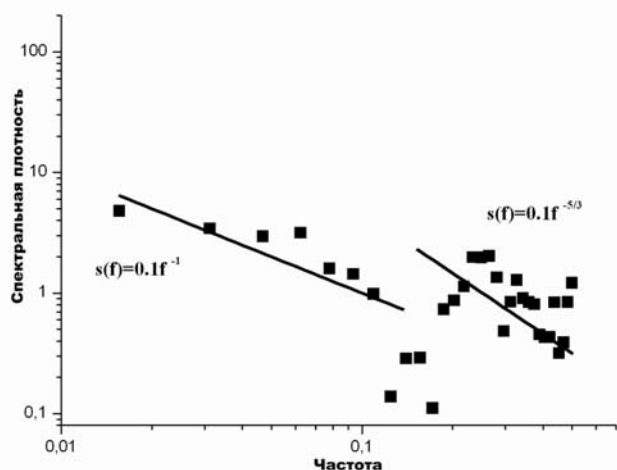


Рис. 6. Спектральная плотность фенодат для временных масштабов фликкер-шумов $S(f)=0,1f^{-1}$ и инерционного интервала $S(f)=0,1f^{-5/3}$

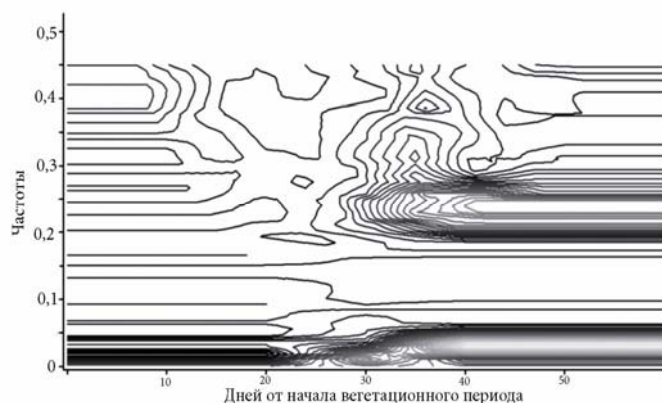


Рис. 7. Преобразование MultiScale TFD сезонного развития флоры чернопихтарников

Достигнув режима стабильного функционирования, фитосистема в этом состоянии не задерживается. На 102 день ($34\Delta t$) с момента начала вегетации, преодолев критический уровень, она перешла в область более высоких частот.

На вейвлете видно, что в цикл сезонного развития флора чернопихтарников вступила в режиме доминирования короткопериодных колебаний (рис. 3). Однако к 56–60 дню ($\approx 18-20\Delta t$) их постепенно сменили длиннопериодные колебания. Быстрое уменьшение амплитуды первой производной свидетельствует о том, что с этого момента в системе начала снижаться интенсивность внутренних процессов (рис. 1).

В области длиннопериодных колебаний и уменьшения амплитуды первой производной система аппроксимирована фликкер-шумом (рис. 6). Наличие

фликкер-шума означает возможность гигантских флуктуаций. Во флоре чернопихтарника такого рода событие произошло в интервале времен от 75 дня до 120 дня ($25-40\Delta t$). Из MultyScaily STDF видно, что эволюция гармоник началась задолго до кризиса (рис. 7).

В области высоких частот (с 0,225 до 0,45 гц) возмущения появились в начале мая. С этого момента в динамике фенодат стали возникать неустойчивые структуры продолжительностью 7–12 ($2-4\Delta t$) дней. Через месяц, в начале июня, произошло смещение низких частот в более высокочастотную область, на вейвлете появился рой высокочастотных деталей спектра с периодом жизни порядка 6–9 дней ($2-3\Delta t$). Резкое изменение состояния фитоцены, произошедшее в этот период, привело к быстрому уширению спектра частот.

Уже к 90 дню ($30\Delta t$) вегетационного периода фитоцены оказалась в окрестностях критической точки, т.е. в состоянии, близком к хаотическому. На 126 ($42\Delta t$) день в спектре частот возник новый центр активности. Вслед за этим бурно эволюционирующая область спектра в полосе частот 0,2 гц – 0,45 гц сжалась, обособившись в новую, дополнительную, ветвь в полосе частот 0,18 гц–0,25 гц (17–12 дней). Динамика фенодат приобрела вид синусоиды, затухающей в направлении окончания вегетационного периода. (рис. 8).

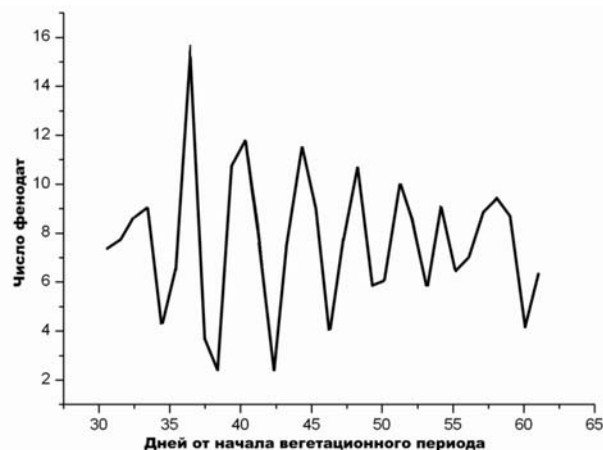


Рис. 8. Динамика фенодат в диссипативном интервале

Спад возбужденной гармоник происходит в автономном режиме и определяется нисходящей экспонентой вида:

$$Y=7,54 + 84,09e^{-\Delta t/14,42}$$

Продолжительность периода затухания активности составляет 80–86 дней ($27-29\Delta t$). В это время устойчивые (длиннопериодные) структуры увеличивают свой масштаб, в энергетическом спектре выявлены гармоники с периодами 18,9 дней, а также и 11,9 дней.

Обсуждение результатов исследования. В середине прошлого столетия акад. А.Н. Колмогоров, развивая теорию подобия, выдвинул несколько

гипотез, объясняющих закономерности турбулентных течений жидкостей и газов. В основе этих гипотез находится представление о каскадном характере передачи энергии от крупномасштабных к все более и более мелким масштабным компонентам. В частности, он предсказал, что спектр энергии для среднепериодных пульсаций, выделенных им в особый интервал частот, должен иметь вид: $E(k) = \varepsilon^{2/3} k^{-5/3}$ (Татарский, 1967).

В гидродинамике данная зависимость известна как «закон 5/3». Таким образом, аппроксимировав спектральную плотность фенодат в интервале частот от 0,11–0,15 гц (от 33 дней до 6 дней) зависимостью вида: $S = k f^{-5/3}$ мы получили право предположить, что сезонное развитие чернопихтарников имеет интервал среднепериодных пульсаций и, следовательно, происходит по законам турбулентного движения.

В современной науке термин «турбулентность» применяется не только в механике жидкостей и газов, но и по отношению к другим динамическим системам, для которых характерен переход от регулярного движения к движению хаотическому. Главным признаком турбулентных систем считают случайный характер изменений в динамике процессов, развивающихся в пространстве и во времени (Монин, 1978). Их общим свойством является способность смешивать переносимые субстанции – импульсы, тепло, вещество. Однако, иногда потоки, называемые «турбулентными», могут проявлять свойства хорошо организованных структур.

Существует много экспериментальных и расчетных данных, показывающих, что в феноменологической картине турбулентных течений существуют три характерных области. *Интервал энергии* выделяется длиннопериодными пульсациями, которые соответствуют крупномасштабным компонентам спектра. Они обладают большим временем релаксации и содержат информацию о предыстории и структуре усредненного течения (обладают эффектом памяти). Короткопериодная область спектра соответствует масштабам диссипации энергии турбулентности в тепло под воздействием *вязкости*, в связи с чем, ее называют *диссипационным интервалом*.

Возможность существования третьей области спектра обусловлена величиной числа Рейнольдса (**Re**). Установлено, что в случаях, когда величина числа **Re** намного меньше 1, масштабы диссипации оказываются намного больше масштабов рассматриваемой системы. В этом случае любое возмущение в ней подвержено диссипации и будет затухать. Если же число Рейнольдса много больше единицы, то движение приобретает вихревой характер, а интервал диссипации отделяется от энергетического интервала областью волновых чисел, называемой *инерционным интервалом*.

К настоящему времени гипотеза Колмогорова, согласно которой структурная функция поля скорости турбулентного процесса в инерционном интервале подчиняется «закону 5/3», получила признание. В связи с чем, имеет смысл определить величину числа Рейнольдса исходного масштаба каскада фенодат развивающейся флоры чернопихтарника. Для расчета можно использовать известное в теории турбулентности правило, согласно которому при больших величинах **Re**

отношение наиболее продолжительных неоднородностей потока к размерам самых кратковременных из них имеет порядок $Re^{3/4}$. В рассматриваемой флористической системе максимальные и минимальные периоды гармоник составляют, соответственно, 48 дней и 6,75 дней. Выполнив соответствующий расчет, определяем порядок числа Рейнольдса **Re** исходного масштаба фенодат, который в нашем случае имеет значение >10 . Поскольку искомая величина **Re** существенно больше 1, приходим к заключению, что в динамике сезонного развития чернопихтарников условие для развития процесса каскадного дробления массива фенодат на функциональные группы выполняется.

Наличия инерционного интервала в спектре фенодат, равно как и условий для каскадного дробления массива фенодат на масштабы, недостаточно для признания сезонного развития растительности турбулентным движением. В механике турбулентности определяющую роль играет завихренность течения. Именно она создает возможность каскадного порождения мелких вихрей более крупными. Завихренность и отличает турбулентные движения от безвихревых волновых течений. Поэтому вопрос о том, может ли процесс дробления массива фенодат на группы быть вихревым, нуждается в специальном обсуждении.

Турбулентные вихри – это неустойчивые материальные структуры, которые возникают при перемещении какой-либо субстанции в пространстве и, по мере развития процесса, по определенному закону изменяют свое состояние. Совершенно очевидно, что в случае отсутствия механических движений турбулентность невозможна. Именно такой, неподвижной, структурой и выглядит на первый взгляд фитоценоз – система, состоящая из отдельных растений, позиции которых в пространстве фиксированы. По этой причине может показаться, что лесообразовательный процесс происходит без участия механических движений, и вихревые структуры возникать в растительном покрове не должны. В действительности же пространственная структура растительности динамична. Смена поколений и реализация конкурентных отношений непрерывно изменяет размещение растений в пределах фитоценозов. Роль механических движений, обеспечивающих их пространственную динамику, играет перенос семян и пыльцы. В случае если сукцессия развивается как турбулентное течение, в пространственной структуре растительного покрова может возникать завихренность.

Современная пространственно-временная структура растительности планеты в общих чертах отвечает представлению о каскадном дроблении ее изначально однородного растительного покрова на все более мелкие масштабы: растительные области, провинции, районы, округа и т.д. В этой иерархии разномасштабных и разновременных вихрей фитоценоз представляет собой один из наиболее поздних масштабов, и является относительно мелкой подсистемой глобальной растительной системы. Максимальный временной масштаб каждого

конкретного фитоценоза совпадает с продолжительностью существования популяции его эдификатора. Минимальные масштабы возникают в цикле сезонного развития его флористического комплекса. В качестве примера формирования минимальных масштабов ниже рассматривается сезонное развитие флоры влажных типов леса, характерных для формации южных чернопихтарников.

Активная фаза жизнедеятельности флоры чернопихтарников началась с беспорядочного вступления в вегетацию большого числа рано распускающихся видов растений. Однако менее чем через месяц, к началу мая, в сообществе уже действовали механизмы гомеостатического регулирования сезонного развития растений. Контролировалась скорость внутренних процессов, т.е. биологическое время. Замедляя или ускоряя развитие различных видов растений, гомеостаз выравнивал число фазовых переходов в единицу времени. В течение мая, июня и июля в фитосистеме последовательно сменяли друг друга три масштаба продолжительностью около одного месяца каждый. Средняя плотность заселения фазовыми переходами составляла: майского масштаба – около 11, июньского – примерно 6 фенодат за один Δt (3 дня). В июле число фазовых переходов в течение одного Δt уменьшилось до 2. Как видно из рисунка 1, снижение уровня жизнедеятельности чернопихтарников носило скачкообразный характер. Вероятно, на протяжении первой половины вегетационного периода сезонное развитие ассоциированных растений управляют три притягивающих множества, которые играют роль *хаотических аттракторов*. Такую особенность временной организации их растительности могла приобрести в итоге приспособительной эволюции к условиям физико-географической среды. Каких-либо иных локальных механизмов регулирования фитоценоза статистический анализ не выявил. Тенденция к снижению уровня активности является наиболее очевидной закономерностью изменения состояния их флоры в первой половине лета

По мере уменьшения частоты фазовых переходов в сезонном развитии фитоценоза усиливались медленные флуктуации (фликкер-шум). Наличие фликкер-шумов (англ. flicker - мерцание) считают характерным признаком систем, в которых значительная часть энергии связана с очень медленными процессами. Подобные системы обладают внутренней склонностью к мощным, взрывообразным флуктуациям. Тем не менее, майский масштаб был устойчивым. Но уже в июне в ритмах развития флористического комплекса чернопихтарников появились признаки неустойчивости. С начала июля неустойчивость усиливалась, и в конце месяца, когда скорость внутренних процессов снизилась до критического уровня, в ритме развития массива видов наступил хаос.

В первой декаде августа состояние системы резко изменилось. Значительная часть фенодат, которые еще в конце июля были беспорядочно разбросаны по фазовому пространству в полосах высоких и средних частот, сконцентрировались в полосе частот с периодом 10–15 дней. Одновременно повысилась упорядоченность фенодат в области низких частот. В конечном итоге подавляющая часть фазовых переходов,

сосредоточившихся в узких полосах энергетического спектра частот, обособились в две ветви. Первую ветвь образовали колебания с периодом 18,9 дней, вторую – с периодом 11,9 дней. Это событие превратило фитоценоз в периодическую систему, т.к. в гармониках выделившихся ветвей появилась согласованность – свойство, присущее самоорганизующимся диссипативным структурам (Баблянец, 1990).

Роль фактора внешней среды, контролирующего состояние фитосистемы, играет баланс тепла ее эдафотопы. На юге Приморского края сезонный ход теплообмена в почвах имеет синусоидальный вид. Период времени с апреля по июль характеризуются положительным тепловым балансом. В эти месяцы поток тепла направлен из атмосферы в почву. Позже ее тепловой баланс меняет знак: почва отдает тепло, накопленное в течение первой половины вегетационного периода (Назаркина, 2009). Позиция гигантской флуктуации, происходящей в сезонном развитии чернопихтарника в конце июля – начале августа, в точности совпадает с периодом, когда баланс тепла в системе атмосфера – почва переходит через ноль. Иными словами, момент бифуркации определяет внешний регулятор.

После бифуркации сезонная динамика фенодат приобрела вид синусоиды с постепенно уменьшающейся амплитудой колебания. Затухающие колебательные движения продолжались до 23 сентября ($\approx 57\Delta t$). Момент прекращения колебаний приблизительно совпал со среднестатистической датой начала осеннего окрашивания листьев (19 сентября).

Очевидно, резкое изменение ритмики функционирования фитоценоза, произошедшее в начале августа, вызвано сменой типа аттрактора в точке бифуркации – явлением, которое относят к числу *критичных*. Системам, организованным по принципу самоорганизованной критичности, присуще степенное убывание функции, характерное для дальних пространственных и временных корреляций. В них отсутствуют длины и времена, на которых бы утрачивалась информация о происходящих рядом или предшествующих событиях. По отношению к фитоценозу это означает, что любое возмущение может распространяться в нем на бесконечное расстояние, и он ведет себя как единое целое. В эволюции, завершившейся появлением растительных систем, принцип самоорганизованной критичности воплотился в генеративный процесс.

Половая репродукция представляет собой, по существу, основной способ обмена информацией о динамике состояния окружающей среды. У растений в основе механизма извлечения этой информации находится способность реагировать на существование периодичности в условиях их роста и развития. В ответ на колебательные изменения напряженности факторов физической среды в их организмах возникают ритмические колебания интенсивности процессов жизнедеятельности. Эти ритмы, точнее, их часть, совместимая с принципами

организации адаптирующейся особи, последняя включает в свой динамический информационный стереотип, превращая, таким образом, в информацию, управляющую внутренними процессами (Онопrienко, 1998). Вероятно, условием включения индуцированных ритмов в информационный стереотип является их когерентность с предельными циклами, свойственными многочисленным внутренним системам организма.

Генеративный процесс интегрирует особенности механизмов управления взаимодействующих особей, в том числе и индуцированные, и включает их в наследственные информационные системы. Конечная стадия интегрирования этой информации популяциями видов – образование зачатков живых организмов – семян. Реализация наследственной информации позволяет воспроизводить возникшую специфическую упорядоченность в последующих поколениях. Цепь превращений информации, в экосистеме, завершает панмиксия, охватывающая многочисленные группы особей вида. Панмиксия распространяет данный поведенческий стереотип, превращая совокупность отдельных растений в целостную биологическую единицу – популяцию организмов, обладающих идентичным принципом системной организации. Еще одним итогом панмиксии является увеличение уровня организации всей растительной иерархии

Переход к изучению растительных сукцессий с позиций гидродинамики требует разработки особых подходов. Течение жидкости в турбулентном режиме представляет собой нелинейную механическую открытую систему с очень большим числом степеней свободы. Эволюция такой системы определяется исходными термодинамическими соотношениями и свойствами. Вследствие наличия вязкости кинетическая энергия потока переходит в тепло, т.е. диссипирует, а движущаяся масса, осуществляя переход от регулярного движения к движению хаотическому, стремится к равновесному состоянию. Необходимость поиска специфических средств описания турбулентных движений в растительном покрове объясняется тем, что процессы, происходящие в фитоценозах, с самых общих позиций интерпретируются как перенос информационного импульса. Все взаимодействия в организованной таким образом структуре детерминируются информационными системами, которые обеспечивают возможность эволюции растительных сообществ не к равновесному, а к стационарному состоянию. Поэтому как стабильность, так и особенности эволюции растительных систем всех уровней иерархии прямо зависят от эффективности отбора информации, удовлетворяющей принципу совместности.

Ассимиляция внешней информации ведет к увеличению фенотипического разнообразия популяции. Но, как указывалось выше, часть новаций (некогерентные ритмы) ее информационный наследственный стереотип отвергает. В механизмах изменения состава и функциональных параметров надорганизменных систем важная роль принадлежит отбору. В живых системах его значение соответствует роли, которую в гидродинамике отводят молекулярному коэффициенту диффузии импульса (ν), или вязкости.

Случаи, когда чрезмерно жесткий (стабилизирующий) отбор устраняет из популяции подавляющую часть уклоняющихся видов и фенотипов, интерпретируются как рассеяние (диссипация) информации (η), ведущая к затуханию панмиксии. Очевидно, такого рода ситуации характерны для условий, которые формируют растительные сообщества с величиной числа Рейнольдса $Re \ll 1$. Можно предполагать, что в подобных условиях автогенные сукцессии имеют регрессивный характер и ведут к доминированию в составе растительных группировок небольшое число видов или фенотипов. И, напротив, значения $Re \gg 1$ указывают на мягкий (дизруптивный) отбор, характерный для гетерогенных сред, в которых механизм вязкого затухания отсутствует. В этом случае панмиксия бездиссипативна, вследствие чего состояние популяции неустойчиво. В соответствии с закономерностями турбулентного движения, в ней возникает иерархия различных фенотипов. Развитие полиморфизма прекратится лишь по достижению популяцией минимального масштаба диссипации информации – бифуркации (распада на фенотипические классы). Состояние минимального масштаба устойчиво. Дальнейшего распада не происходит, поскольку информация мелких масштабов обеспечивает, в основном, приспособительную дифференциацию генотипической структуры популяций.

Достаточно высокая величина числа Рейнольдса Re динамики сезонного развития флоры чернопихтарников на полуострове Муравьева-Амурского, а также ее склонность к бифуркациям, служат основанием для важного заключения прикладного характера.

Можно утверждать, что среда местообитаний, занимаемых сообществами *Abies holophylla*, обладает временной гетерогенностью, создающей эффект высокого разнообразия ресурсов. Последнее обеспечивает мягкий отбор, что, в свою очередь, объясняет высокое видовое разнообразие этой растительной формации и позволяет прогнозировать высокую генетическую изменчивость ее флоры. Наряду с этим, неустойчивость условий роста и развития препятствует глубокой специализации видов, обладающих различными экологическими свойствами, вследствие чего их приспособленность остается достаточно высокой. Утверждают, что в подобных случаях адаптивная эволюция растительных систем ведет к повышению структурной и функциональной организации и происходит без потери пластичности (Тахтаджян, 1998).

Заключение. Описание динамики фенологического состояния сообществ деревянистых растений с использованием статистического подхода позволило вскрыть механизмы формирования и функционирования фитоценологических систем. Выяснилось, что сезонное развитие популяции представляет собой турбулентный поток наследственной информации, поддерживаемый поступлением информации из

внешних источников. С точки зрения физики, это явление понимается как неограниченная самоорганизация, в результате которой возникает диссипативная нелинейная открытая система, обладающая очень большим числом степеней свободы. В каждый цикл самоорганизации флора вступает как механическая совокупность разнообразных растительных организмов, а завершает его как надорганизменная биологическая система – фитоценоз, в котором популяции различных видов растений осуществляют согласованные движения. Разнообразие и устойчивость фитоценоза определяется. Наиболее точно природу фитоценоза представляет турбулентный вихрь, смешивающий информацию, извлекаемую вовлеченными в него организмами растений. В ходе самоорганизации фитоценоз выделяет параметры порядка из числа старых компонентов, либо формирует новые. Необратимость эволюционных преобразований обеспечивается извлечением информации, содержащейся в среде, ее переработкой и усвоением,

Л и т е р а т у р а

- Баблюяц А.* Молекулы, динамика и жизнь. Введение в самоорганизацию материи: Пер. с англ. М.: Мир, 1990. 375 с.
- Василевич В.И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.
- Зайцев Г.Н.* Фенология древесных растений. М.: Наука, 1981. 120 с.
- Малинецкий Г.Г., Потапов А.Б.* Нелинейная динамика и хаос: основные понятия: Учебное пособие. Изд. 2-е. – М.: КомКниги, 2009. – 240 с. (Синергетика: от прошлого к будущему).
- Моложников В.Н.* Фенологический анализ горных ландшафтов Прибайкалья // Сезонная ритмика природы горных областей. Л.: Тез докл. I Всесоюзного совещания по горной фенологии. 1982. С. 25–26.
- Монин А.О.* О природе турбулентности // Успехи физических наук. Т. 125, 1978. Вып 1. С. 97–122.
- Мун Ф.* Хаотические колебания. М.: Мир, 1990. 312 с.
- Назаркина А.В.* Экологические условия лесообразования в долинах рек Сихотэ-Алиня // Леса Российского Дальнего Востока: 150 лет изучения: Матер. Всероссийской конфер. посвященной 100-летию со дня рождения Колесникова Бориса Павловича. Владивосток: Дальнаука, 2009. С. 76–79.
- Оноприенко Ю.И.* Биологические информационные системы (Логико-методологический аспект). Владивосток: Дальнаука, 1988. 124 с.
- Пригожин И.* Введение в термодинамику необратимых процессов. М.: ИЛ, 1960. 127 с.
- Прилуцкий А.Н.* Эволюционные и экологические аспекты ритмической структуры дубняков // Интродукционные центры Дальнего Востока России: Итоги исследований (Матер. первой отчетной сессии регионального Совета ботанических садов Дальнего Востока 10–11 октября 2001 г, Владивосток) / Владивосток: Дальнаука, 2002а. 127–143.
- Прилуцкий А.Н.* Особенности сезонного ритма модельной формации дуба монгольского // Интродукционные центры Дальнего Востока России: Итоги исследований (Матер. первой отчетной сессии регионального Совета ботанических садов Дальнего Востока 10–11 октября 2001 г, Владивосток) / Владивосток: Дальнаука, 2002б. С. 118–127.
- Прилуцкий А.Н.* Жизнеспособность дуба монгольского в условиях различной влагообеспеченности. Владивосток: Дальнаука, 2003. 164 с.
- Прилуцкий А.Н.* Горный экологический ряд увлажнения: причины появления и динамика // Вестник ДВО РАН. 2004. № 4. С. 53–62.
- Прилуцкий А.Н.* Время как четвертое измерение организационной структуры растительной системы // Матер. междунар. конф. "Биоморфологические исследования в современной ботанике". (Владивосток, 18–21 сентября 2007 г.) Ред. О.В. Храпко. Владивосток, 2007. С. 355–359
- Прилуцкий А.Н., Попков Б.В., Михалин М.В., Фисенко М.И.* Экологический ряд дубняков как система, распределенная в пространстве // Бюлл. БСИ ДВО РАН [Электронный ресурс]: науч. журн. / Ботан. сад-институт ДВО РАН. – Владивосток, 2009. Вып. 3. С. 33–51 – <http://botsad.ru/jurnal/number3.htm>
- Прилуцкий А.Н.* Биогеоценоз как система, распределенная во времени // Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2009. №3. С. 64–77.
- Сочава В.Б.* Опыт филогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. ботаника, 1944. №1. С. 3–18.
- Старченко И.Б.* Динамический хаос в гидроакустике. М.: ТКЛ, 2007. 296 с.
- Татарский В.И.* Распространение волн в турбулентной атмосфере. М.: Наука, 1967. 548 с.
- Тухтаджян А.Л.* *Principia tectologica*. Принципы организации и трансформации сложных систем: Эволюционный подход. СПб: СПХФА, 1998. 118 с.
- Тимофеев-Рессовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В.* Очерк учения о популяции. М.: Наука, 1973. 277с.

INFORMATIONAL APPROACH TO PHYTOCOENOSIS STUDIES

A.N. Prilutzky¹, M.I. Fisenko²
¹ Botanical Garden-Institute FEB RAS, Vladivostok
² Ussuriisk Astrophysical Observatory FEB RAS

Keywords: attractor, seasonal plant development, self-organization, information, system, turbulent transition.

The authors studied dynamics of seasonal development of the *Abies holophylla* Maxim. forest flora using statistical methods. It is shown that seasonal development of a grouping of various plant species can be described as a turbulent stream of information which organizes species into biological system – phytocoenosis.

П. 8. Bibl. 22.