

БИОИНФОРМАТИКА

УДК 502.2:581.5:582.682.2

ВРЕМЕННАЯ ОРГАНИЗАЦИЯ ДЕНДРОФЛОРЫ ЮЖНЫХ ЧЕРНОПИХТАРНИКОВ ПРИМОРЬЯ

© Прилуцкий А.Н.

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

E-mail: a.priluckiy@mail.ru

В данной статье сезонное развитие дендрофлоры многовидового растительного сообщества рассматривается с позиций теории самоорганизации. Примененный подход к изучению ритмогенеза позволил установить ряд важных характеристик всей экосистемы. Для основных фаз сезонного развития растений определены интервалы времени, попадание в которые дает видам преимущество в естественном отборе. Установлено, что основное отличие нативных многовидовых сообществ от их искусственных аналогов состоит в способности к прогрессивной самоорганизации.

Ключевые слова: ритмогенез, сезонное развитие, сообщество, фенодата

Современная физическая концепция жизни относит все живые организмы к классу диссипативных структур, поддерживающих свое существование за счет обмена веществом, энергией и информацией с внешней средой. Поиск подходов к выяснению принципов организации подобных систем оставил в числе перспективных только один путь – изучение динамики протекающих в них процессов. Среди многочисленных движений, наблюдаемых в живых системах, главную роль играют биологические ритмы – повторяющиеся процессы, которые обеспечивают поддержание гомеостаза.

Перспективы выяснения принципов организации надорганизменных структур связаны с изучением ритмов сезонного

изменения характера и интенсивности протекающих в них процессов. Теория адаптиогенеза считает биологические ритмы «отпечатком» периодичности внешних факторов в аппарате наследственности (Бюннинг, 1964). Поэтому в фенологическом цикле видят простую последовательность фаз развития растительного организма. То есть, серию статических состояний, время от времени возмущаемую аномалиями в динамике внешней среды. Исследователь, согласный с таким представлением, видит задачу фенологии в выявлении связи годичных циклов различных растений с динамикой факторов внешней среды. Построенные модели применяют в целях фенологического прогнозирования.

Возможность объяснить цикличность поведения растений с привлечением фундаментальных принципов появилась в середине прошлого века, когда источник колебаний был обнаружен внутри биологических объектов. Согласно теории самоорганизации, биологический ритм возникает как физический процесс. Авторы теории установили, что системы, в которых колебания имеют постоянные период и амплитуду, при определенных условиях могут самопроизвольно

переходить в автоколебательный режим (Prigogine, Wiame, 1946; Пригожин, 1960; Гленгсдорф, Пригожин, 1973). Причем колебания «сохраняются даже тогда, когда субъект настолько изолирован, что становится невосприимчив к изменениям среды» (Баблюянец, 1990: 166).

Изучая ритмы мозга, Н. Винер (1968) установил, что рассеянные кратковременные ритмические изменения активности протекающих в нем процессов спонтанно собираются в одно непрерывное. По мере интеграции между разрозненными движениями возникает согласованность. Такая организация ритмов обладает повышенной устойчивостью в структурном плане и повышенной чувствительностью к информационно значимым для нее внешним воздействиям (Шугрин, Обут, 1986).

По всей вероятности, в организмах растений процесс превращения автоколебаний в биологические ритмы осуществляется по сходной модели. В динамичной среде внутренние ритмы согласовываются по времени с периодическими колебаниями внешних факторов. Выработанный порядок осуществления различных процессов закрепляется наследственной программой развития. Совокупность всех эндогенных ритмических процессов образует временную организацию растительного организма. Устойчивость его неравновесного термодинамического состояния поддерживается за счет оперативной и устойчивой фенотипической адаптации ритмов (Доброборский, 2012).

Модернизированная теория ритмогенеза вскрывает изъяны в понятийном аппарате разделов биологии, связанных с изучением растительности.

Основанная на мнении об эволюционной пластичности сезонных ритмов, адаптационная теория допускает

вероятность приспособления флор к изменениям климата путем текущей адаптации ритмов в популяциях. То есть в ходе микроэволюции. Но из гипотезы, опирающейся на физические принципы, следует, что данное положение содержит искажающее упрощение. На изменение любого из многочисленных экзогенных ритмов автоколебательная система реагирует изменением всех эндогенных ритмов. Соответственно, глобальный характер реакции живого организма выражается в согласованных сдвигах ритмов работы всех его функциональных систем. Поэтому его приспособление к новым ритмам среды не может быть обеспечено локальными изменениями генотипической программы жизнедеятельности.

Факты противоречат теориям, допускающим возможность глобальной перестройки системы регуляции внутренних процессов в ходе микроэволюции. Филоценогенез – это, в сущности, микроэволюция растительности в пределах территории со сходной динамикой климата. Поэтому адаптациогенез системы видов, образующих локальные флоры, в масштабах геологического времени должен был бы унифицировать ее временную организацию. В действительности этого не происходит. Роль адаптации видовых ритмов в приспособлении видов к пространственно-временной динамике климата ограничивается выработкой новых феноритмотипов. Длительный, порядка миллионов лет, эволюционный стагис видов – палеонтологический факт (Северцов, 2001). В аллогенных сукцессиях, протекающих в растительном покрове, ведущую роль играет отбор. Поэтому в многовидовых сообществах псевдохаотичный характер распределения

сроков фазовых переходов сохраняется в течение неопределенного времени. Тем не менее, физическая гипотеза допускает возможность выработки каждой локальной флорой филоценогенетически выработанного ритма жизнедеятельности, оптимального для местного климата.

Консервативность временной организации вида проявляется и в устойчивости его экологических свойств. В частности, в существовании диапазонов толерантности – интервалов значений экологических факторов, переносимых организмом. Но современное представление о диапазоне толерантности небезупречно. Закон толерантности Шелфорда является статичной моделью взаимодействия организма со средой. Логичный по отношению ограничивающего эффекта нижнего предела значений экологических факторов, он не объясняет существования верхнего предела. При ближайшем рассмотрении выясняется, что в основе диапазона толерантности вида, как и всех частных механизмов регуляции функций, лежат колебательные движения.

Возможность построения динамической модели диапазона толерантности найдена в итоге оценки чувствительности функциональных систем различных экофенотипов дуба монгольского к колебаниям влажности почвы (Прилуцкий, 2003; 2005). В ходе исследований высокую устойчивость внутренних процессов наблюдали в центральной части экологического ряда увлажнения. Очевидно совпадение сезонных динамик потребности стандартного фенотипа дуба в воде и запасов почвенной влаги. В поведении других экофенотипов выявлены признаки некогерентного характера взаимодействий со средой. В периферийных частях ряда обнаружено ослабление взаимной согласованности внутренних и внешних

ритмов. При этом по мере усиления рассогласованности, внутренние процессы все в большей степени утрачивают стабильность. Следовательно, снижение биологической активности вида за пределами оптимума вызывает не столько недостаток или избыток лимитирующего фактора, сколько нарушение ритма обеспеченности данным фактором. То есть, информационная асимметрия экосистемы (Прилуцкий и др., 2013).

Диапазон толерантности является константным свойством филума. Его сохранение обеспечивает выработка феноритмотипов, то есть возмещающая изменчивость. Именно изменчивость находится в основе механизма подвижного равновесия временной организации популяций. Необратимое же изменение периодичности, характерной для филумов, или эволюция, происходит в нестационарных условиях. По-видимому, изменения, требующие кардинальной перестройки генотипической программы ритмов, происходят в пространстве, обладающем особыми свойствами.

Изучение сезонного развития растительности связывают возможность объяснения явлений генетической дифференциации видов, изоляции популяций в природных ареалах, формирование биологического разнообразия и т. д. (Мамаев, Санников, 1990; Петрова, Онищенко, 2000). Но современное состояние концептуального аппарата и методологии фенологии явно не отвечает перспективным задачам. В.В. Онищенко (2005) видит главную причину недостаточного развития исследований, направленных на выявление и изучение ритмических процессов в растительном покрове, в слабой разработанности системы адекватных методологических подходов. Еще одним существенным недостатком

он считает отсутствие преемственности в формировании и анализе мониторинговых фенологических рядов.

К указанным недостаткам фенологии следует присовокупить слабость ее концептуальной базы, объясняемую изучением сезонной цикличности главным образом на видовом уровне. Между тем, из-за консервативности видовых ритмических систем информация о принципах их организации малодоступна. Максимум информации о функциональной организации и эволюции растительности сосредоточен в динамичных ритмических структурах надорганизменного уровня. И единственный способ извлечь эту информацию состоит в изучении ритмогенеза нативных, исторически выработанных флор. Причем масштабы и специфика организации экосистем исключают возможность выявления действующих в них связей какими-либо иными методами, кроме математических.

Объект исследований. Считается, что среди формаций маньчжурской фратрии самой архаичной по ценотической структуре и наиболее древней по обилию третичных видов является формация чернопихтово-широколиственных лесов. По мнению ряда исследователей, это флористически богатое сообщество развивается от формаций тургайской флоры, связанной через цагаянскую флору с флорой мела (Сочава, 1944; Васильев, 1958; Васильев, Колесников, 1962). Б.П. Степанов (1968), изучивший ритм сезонного развития ассоциации разнокустарникового чернопихтарника с желтой березой в области северных чернопихтарников, указывает на давность сложившихся в сообществе отношений в использовании пригодного для вегетации периода. Вместе с тем, им установлена высокая степень соответствия

формационной ритмики климаритмике. Очевидно, из лесных формаций, представленных в растительном покрове территории Приморского края, лучшей моделью для исследования ритмогенеза являются именно чернопихтарники.

Материалы и методы исследования

Материалы для изучения циклических процессов в растительном покрове получены в итоге фенологических наблюдений, охватывавших пятилетний период. Важнейшие параметры филогенетически выработанного сезонного ритма рассчитаны для сообщества фанерофитов, состоящего из 100 аборигенных деревьев и кустарников, произрастающих на полуострове Муравьева-Амурского.

Программа фенологических наблюдений составлена с учетом предшествующего опыта (Бейдеман, 1954; Елагин, Лобанов, 1979; Зайцев, 1981). Маршрут протяженностью 2 км проложен на территории Ботанического сада-института ДВО РАН в чернопихтарнике северо-западного склона. Структура сообщества обладает особенностями, характерными для южных чернопихтарников Приморья.

Фенологическое состояние 300 модельных растений (по 3 особи каждого из 100 видов) регистрировали ежедневно. В период с 2000 по 2004 гг. у листопадных растений отмечали моменты наступления пяти фенофаз: 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 и окончания пыления (Y и Z) и начала созревания семян (U). К расчетам значений видовых фенодат

привлечена 6781 варианта - календарные даты событий, установленных в ходе полевых наблюдений. Общее число видовых фенодат - 2261. В расчетах каждая из пяти фенофаз представлена совокупностью фенодат числом около 450 дат.

В изучении ритмогенеза флоры фанерофитов чернопихтарника применен подход, предложенный Г.Н. Зайцевым (1981; 1983; 1984). Календарные даты полевых наблюдений преобразовывали в непрерывные ряды чисел (фенодаты) по методу Ф. Шнелле, модифицированному Г.Н. Зайцевым. Временную структуру сообщества и ее годовую динамику выясняли путем анализа рядов распределения видовых фенодат в их средних за пять лет значениях. Параметры и теоретические частоты взвешенных рядов вычислялись по фенофазам. Для каждого ряда получали основные статистики: среднюю арифметическую, ее ошибку, среднее квадратическое отклонение, коэффициент вариации, показатели асимметрии и эксцесса. Комплексу рядов придано значение динамической модели растительной системы (локальной флоры фанерофитов), филоценогенетически адаптированной к ритмам физико-географической среды полуострова.

Аппроксимация закона распределения фенодат в каждой фазе выполнялась посредством сравнения эмпирических данных с типовыми распределениями: нормальным, логнормальным, хи-квадрат и Вейбулла. Гипотезу совпадения эмпирических распределений с теоретическим проверяли критерием χ^2 с доверительным уровнем $p=0.95$.

Результаты

Особенности распределения фенодат флористической системы по отдельным

фенофазам. Ритму сезонного развития чернопихтарника, сложившемуся в филоценогенезе сообщества в условиях полуострова Муравьева-Амурского, присущи следующие особенности (табл.1).

Начало раскрытия почек (фаза зеленого конуса). По усредненным данным, фаза начинается на 40-й день (9.04) с появления зеленого конуса у *Sorbaria sorbifolia* L. A. Br. и *Sambucus sibirica* Nakai, и заканчивается на 71-й день (10.05) раскрытием почек роста у *Abies holophylla* Hill. Продолжительность фенофазы 31 день, ее средняя дата - 53-й день (22.04), интервал нормы $M \pm \sigma$ составляет 15 дней (с 14.04 по 30.04). В пределах диапазона групповой нормы распускаются листья 68 видов (68%). За пределами нормы 32 вида, в том числе:

- ранораспускающихся 15 видов: *Abelia coreana* Nakai, *Larix lubarskii* Suk, *Padus asiatica* Kom, *Populus koreana* Rehd, *Prinsepia sinensis* (Oliv.) Kom., *Rosa rugosa* Thunb., *Salix gracilistyla* Miq., *Sambucus racemosa* L., *Sambucus sibirica* Nakai, *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea salicifolia* L., *Spiraea ussuriensis* Pojark., *Syringa amurensis* Rupr., *Viburnum sargentii* Koehne., *Viburnum burjatica* Regel et Herd.;

- позднеораспускающихся 17 видов: *Abies holophylla*, *Acer mandshuricum* Maxim., *Betula fruticosa* Pall., *Celastrus orbiculata* Thunb., *Fraxinus mandshurica*, *Fraxinus rhynchophylla* Hance., *Juniperus rigida* Siebold et Zucc., *Lespedeza bicolor* Turcz., *Maackia amurensis* Rupr. et Maxim., *Parthenocissus tricuspidata* (Siebold et Zucc.) Planch., *Phellodendron amurense* Rupr., *Picea ajanensis* Fisch. ex Carr., *Pinus coraiensis* Siebold et Zucc., *Rhododendron schlippenbahii* Maxim., *Taxus cuspidata* Siebold et Zucc., *Tilia mandshurica* Rupr., *Vitis amurensis* Rupr.

Несколько асимметричная кривая распределения частот ($KAs = 0.45$, величина критерия Стьюдента 1.82 при критическом

уровне 1.98) аппроксимирована логнормальным распределением. Совпадение эмпирических частот с теоретическими $K(1) = 0.8$ против табличного значения 1.36; $\chi^2=12.07$ на доверительном уровне $p=0.21$.

Начало цветения. Среди фанерофитов первой зацветает на 37-й день (6.04) *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. ex Rupr., последним – на 163-й день (10.08) – *Kalopanax septemlobum* (Thunb.) Koidz. Средняя дата начала цветения – 87 (26.05), интервал групповой нормы продолжительностью 55 дней охватывает период с 28.04 (59-й день) по 22.04 (114-й день). В диапазоне нормы вступают в фазу цветения 74 вида. За пределами диапазона нормы начинается цветение у 26 видов:

- ранорасцветающих 13 видов: *Alnus hirsuta*, *Corylus heterophylla* Fisch. ex Trautv.,

Corylus mandshurica, *Lonicera praeflorens* Batal., *Populus davidiana* Dode, *Populus koreana*, *Rhododendron mucronulatum* Turcz., *Rhododendron sichotense* Pojark., *Salix gracilistyla*, *Syringa amurense*, *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr., *Ulmus propinqua* Koidz., *Ulmus pumila* L.

- позднорасцветающих также 13 видов: *Acanthopanax sessiliflorus* (Rupr. et Maxim.) Seem., *Actinidia polygama* (Siebold et Zucc.) Maxim., *Aralia elata* (Miq.) Seem., *Eleutherococcus senticosus* Maxim., *Kalopanax septemlobum*, *Lespedeza bicolor*, *Maackia amurensis*, *Parthenocissus tricuspidata*, *Securinega suffruticosa* (Pall.) Rehd., *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea salicifolia*, *Tilia amurensis*, *Tilia mandshurica*.

Распределение фенодат несколько более асимметрично, чем в предшествующей фенофазе ($KAs=0.78$). Эмпирическая

Таблица 1

Статистика рядов распределения фенодат в чернопихтарнике на полуострове Муравьева-Амурского

№ п/п	Статистический показатель	Фаза сезонного развития растений				
		X	Y	Z	U	S
1	Число видов (n)	100	100	100	100	94
2	Средняя арифметическая (M)	53.1	86.8	101.6	179.1	203.1
3	Ошибка средней арифметической ($\pm m$)	± 0.77	± 2.77	± 3.44	± 3.35	± 0.89
4	Коэффициент вариации (V%)	14.4	31.9	33.8	18.7	4.4
5	Среднее квадратическое отклонение (σ)	7.69	27,66	34.35	33.52	8.92
6	Мода	47	89.5	78.8	211.4	203.8
7	Показатель асимметрии (K_{As})	0.45	0.78	1.23	-1.34	-0.71
8	Показатель эксцесса (E)	-0.64	0.50	1.65	1.44	0.00
9	Продолжительность фенофазы (дни)	31.4	126.6	169.2	155,6	38.6
10	Начало фенофазы	39.8	37.2	47.4	70	177.6
11	Окончание фенофазы	71.2	163.8	216.6	225.6	216.2

кривая с удовлетворительной точностью аппроксимирована логнормальным распределением: $K(l)=0.7$ против 1.36, $\chi^2=8.13$ на уровне значимости $p=0.23$.

Окончание цветения. Первой заканчивает цветение на 47-й день (16.04) *Alnus hirsuta* (Spach) Turcz. Ex Rupr. Последней на 217-й день (3.10) отцветает *Lespedeza bicolor* Turcz.. Общая продолжительность фазы окончания цветения 169 дней, ее средняя дата приходится на 102-й день (10.06). Интервал нормы составляет 69 дней (с 6.05 по 14.07). В диапазоне нормы отцветают 75 видов. За пределами нормы - 25 видов:

- рано отцветающих видов 10: *Alnus hirsuta*, *Corylus heterophylla*, *Corylus mandshurica*, *Lonicera praeflorens*, *Populus davidiana*, *Populus koreana*, *Salix gracilistyla*, *Ulmus laciniata*, *Ulmus propinqua*, *Ulmus pumila*.

- поздно отцветающих 15 видов: *Acanthopanax sessiliflorus*, *Actinidia polygama*, *Aralia elata*, *Eleutherococcus senticosus*, *Kalopanax septemlobum*, *Lespedeza bicolor*, *Maackia amurensis*, *Parthenocissus tricuspidata*, *Potentilla fruticosa* L., *Rosa rugosa*, *Securinega suffruticosa*, *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea salicifolia*, *Tilia amurensis*, *Tilia mandshurica*.

Резко асимметричное эмпирическое распределение фенодат ($KAs=1.23$, величина критерия Стьюдента 5.14 при критическом уровне 1.98) хорошо аппроксимируют теоретические частоты логнормального распределения. Величина критерия лямбда $K(l) = 1.6$ выше критического уровня 1.36.

Начало созревания плодов (появление первого зрелого плода). Фаза начала созревания плодов продолжается в среднем 156 дней. Она начинается на 70-й день (9.05) с разлета семян *Salix gracilistyla* Miq. и завершается на 226-й день (12.10) созреванием плодов *Rhododendron schlippenbahii*. Средняя дата фазы - 179-

й день (26.08). Групповой норма фазы продолжительностью 67 дней охватывает период с 24.07 по 29.09 (146-й - 213-й дни). В диапазоне нормы созревают плоды 81 вида. За границами интервала нормы начинается созревание плодов 19 видов:

- рано созревающих 13 видов: *Cerasus maximowiczii* Kom., *Cerasus sacchalinensis* Koidz., *Lonicera praeflorens*, *Padus asiatica*, *Padus Maackii*, *Populus davidiana*, *Populus koreana*, *Salix gracilistyla*, *Sambucus racemosa*, *Sambucus sibirica*, *Ulmus laciniata*, *Ulmus propinqua*, *Ulmus pumila*.

- поздно созревающих 6 видов: *Deutzia amurensis* (Rgl.) Airy-Show, *Maackia amurensis*, *Philadelphus tenuifolia* (Rupr. et Maxim.), *Phellodendron amurense*, *Rhododendron schlippenbahii*, *Securinega suffruticosa*.

Эмпирическое распределение фенодат фазы начала созревания плодов резко асимметрично ($KAs=-1.34$, величина критерия Стьюдента 5.55 при критическом уровне 1.98). Форму эмпирической кривой наиболее точно передают теоретические частоты распределения Вейбулла. Как и в предшествующей фенофазе значение $K(l)=1.4$ несколько выше критического уровня.

Появление осенней окраски листьев. Признак подготовки сообщества к зимнему покою, осеннее окрашивание листьев, появляется на 178 день (25.08) у *Betula mandshurica*. Позже других видов, на 216-й день (2.10), начинает готовиться к зиме *Deutzia amurense*. Общая продолжительность фазы составляет 38 дней. Средняя дата фенофазы - 203-й день (19.09). Интервал нормы продолжительностью 18 дней заключен в пределах со 194-го по 212-й день (с 10.09 по 28.09). За пределами указанного периода листья начинают окрашиваться у 32 видов:

- видов, рано заканчивающих вегетацию - 15: *Abelia coreana*, *Fraxinus rhynhophylla*, *Juglans mandshurica* Maxim., *Larix lubarskii*,

Lonicera praeflorens, *Padus asiatica*, *Populus koreana*, *Prinsepia sinensis*, *Salix gracilistyla*, *Spiraea betulifolia* Pall., *Tilia amurensis*, *Tilia mandshurica*, *Ulmus laciniata*, *Ulmus propinqua*, *Viburnum burjatica*.

- видов, заканчивающих вегетацию с запаздыванием - 17: *Acer mandshuricum*, *Actinidia kolomicta* (Maxim.) Maxim., *Alnus hirsuta*, *Crataegus pinnatifida* Bunge., *Deutzia amurensis*, *Lonicera maackii* Rupr., *Lonicera maximowiczii* (Rupr.) Regel., *Lonicera ruprechtiana* Regel., *Potentilla fruticosa*, *Pirus ussuriensis* Maxim., *Quercus mongolica*, *Sambucus racemosa*, *Sambucus sibirica*, *Schizandra chinensis* (Turcz.) Baill., *Sorbaria sorbifolia*, *Spiraea salicifolia*, *Ulmus pumila*.

Умеренно асимметричное распределение дат фенофазы ($KAs = -0.71$) аппроксимировано логнормальным распределением. Величина критерия лямбда $K(l) = 0.97$ против 1.36.

Обсуждение результатов

В итоге математической обработки совокупностей фенодат выявлены новые факты и обоснованы границы их достоверности. В настоящей статье эти факты представлены в виде статистик рядов распределения фенодат. Биологическое значение вычисленных величин может быть раскрыто путем сопоставления со статистиками распределений, построенных для других флористических комплексов. Но возможности выполнения такого анализа ограничены. В настоящее время помимо чернопихтарника имеется только один объект, сезонный ритм которого изучен с применением аналогичного подхода. Это коллекция живых растений, собранных в дендрарии Ботанического сада БИН АН РАН в Санкт-Петербурге. Феноматериалы, накопленные в дендрарии за период с 1949 по 1962 годы, обработаны, полученные

научные факты обобщены, осмыслены и опубликованы Г.Н. Зайцевым (1981).

В настоящей работе сравнение фенодат произведено в целях выявления сходства и различий в состоянии и поведении исследуемых объектов с последующей интерпретацией выводов.

Из данных, приведенных в таблицах 1 и 2, можно видеть, что на полуострове Муравьева-Амурского почки начинают раскрываться на 53.1 день (22.04), а в Санкт-Петербурге на 68.4 день (7.05). Статистическое сравнение средних арифметических фенодат фаз начала раскрытия почек (X) показало, что в Санкт-Петербурге в период активной жизнедеятельности растения вступают на 15 дней позже, чем на полуострове Муравьева-Амурского. Достоверность различия подтверждает величина вычисленного значения критерия Стьюдента 18.51 против табличного значения 3.29 на доверительном уровне $p=0.999$.

Момент вступления растений в фазу подготовки к перезимовке (S) заметен по появлению на листьях осенней окраски. С переходом растений в эту фазу в тканях резко усиливаются процессы гидролиза. В чернопихтарниках полуострова Муравьева-Амурского процессы гидролиза начинают преобладать над процессами ассимиляции на 203.1 день (19.09), а в живых коллекциях Санкт Петербурга на 192.7 день (9.09). Достоверность различия сроков вступления в фазу осеннего окрашивания листьев в 11 дней на доверительном уровне $p=0.999$ подтверждает величина вычисленного значения критерия Стьюдента 5.2 против табличного значения 3.29. Следовательно, в чернопихтарнике продолжительность периода, характеризующегося положительным балансом вещества и энергии, составляет 150 дней,

в дендрологических коллекциях - 124 дня. Разница продолжительностей периода накопления достигает 26 дней.

В цикле годового развития растения сроки прохождения фенофаз зависят от интенсивности внутренних процессов. До недавнего времени основной причиной варьирования фенодат считали различия погодных условий. Применяв метод дисперсионного анализа, Г.Н. Зайцев (1981) оценил доли влияния колебаний погоды на варьирование дат начала осенней окраски листьев и начала цветения. Выполненные им расчеты показали, что годовые различия погоды обуславливают около 30% от всего варьирования фенодат осеннего окрашивания листьев, и всего 4% варьирования дат зацветания. Согласно его заключению, в первом случае около 70%, а во втором 96% изменчивости фенодат вызывается неучтенными факторами, в

том числе различными наследственными свойствами входящих в массив видов. Очевидно, современные представления о причинах варьирования фенодат нельзя считать исчерпывающими.

В исследуемых растительных комплексах из-за сдвигов сроков прохождения фенофаз фенолагиварьируют в широких пределах (табл. 3). Тем не менее, соотношение динамик интенсивности течения внутренних процессов содержит закономерность. С момента начала раскрытия почек и до начала созревания плодов в последовательности фенофаз положительные значения различий чередуются с отрицательными значениями (строка 3). Подобная упорядоченность типична для регулируемых процессов. Поэтому в периодичности фенолагов можно усмотреть гомеостазис ритмов развития, который обеспечивает

Таблица 2

Статистика рядов распределения фенодат в коллекции живых растений в Санкт-Петербурге*

№ п/п	Статистический показатель	Фаза сезонного развития				
		X	Y	Z	S	U
1	Число видов, (n')	510	431	433	500	329
2	Средняя арифметическая, (M')	68.4	97.6	117.7	192.7	198.5
3	Ошибка средней арифметической ($\pm m'$)	0.3	1.2	1.7	0.5	1.8
4	Коэффициент вариации (V'%)	11.5	25.3	30.2	6.1	16.6
5	Среднее квадратическое отклонение (σ')	7.9	24.7	35.6	11.7	33.0
6	Мода	66.4	95.3	111.0	192.3	225.8
7	Показатель асимметрии (K'_{As})	0.26	0.93	1.15	0.04	-0.78
8	Показатель эксцесса (E')	0.16	2.04	1.69	-0.22	0.10
9	Продолжительность фенофазы (дни)	45	71	180	63	153
10	Начало фенофазы	46	42	53	159	97
11	Окончание фенофазы	91	213	233	222	250

* - Зайцев Г.Н. (1981)

Сезонная динамика фенолагов

Флористический комплекс	Фенолаги, дней			
	X-Y	Y-Z	Z-U	U-S
Чернопихтарник	33.7	14.8	77.5	24
Дендрологическая коллекция	29.2	20.1	75.0	5.8
Разница	+4.5	-5.3	+2.5	+19.0

устойчивость сезонного цикла многовидовой растительной системы очень высокого уровня иерархии. То есть системы, элементами которой являются изучаемые объекты.

В настоящее время о механизмах регулирования биологических систем очень высокого уровня иерархии практически ничего не известно. Поэтому интерпретация найденной закономерности предлагается в качестве рабочей гипотезы. Выдвигаемая гипотеза спорна, так как предполагает интегрированный характер функционирования чернопихтарника и дендрологической коллекции. То есть, она допускает существование связи между объектами, которые имеют неодинаковое происхождение, находятся в различных частях света и развиваются в разных погодно-климатических условиях. Согласно существующим представлениям, ничем не связанные, они не могут быть элементами системы. Нет оснований видеть в выявленной последовательности регуляторные сдвиги и точки зрения адаптационной теории. Но при ближайшем рассмотрении изучаемые объекты обнаруживают общие свойства.

Приняв периодичность смены знаков за признак системы, близкой к стационарному состоянию, мы тем самым признаем исследуемые объекты частями организованной структуры. Мы также

предполагаем, что сезонное развитие этой структуры протекает по определенному «графику». Данное предположение находит подтверждение в факте существования тесной связи между статистиками, упорядоченными во времени: X-X'; Y-Y'; Z-Z'; U-S'; S-U'. Коэффициент корреляции средних арифметических значений M и M' пяти фенофаз по Кендэлу составляет $\tau = 1,0$ значимый при $p < 0.05$. Теснота связи вариабельности V и V' также оценивается величиной коэффициента корреляции $\tau = 1.0$ значимой при $p < 0.05$. И хотя в обоих случаях из-за недостаточного объема исходных данных значение τ недостоверно, функциональная связь служит основанием полагать, что сезонный ритм системы данного типа прямо обусловлен параметрами ее предельного цикла. Очевидно, в отношении сезонного ритма содержание понятий «регуляторные системы» и «параметры предельного цикла» тождественно. Из числа выдвинутых гипотез последняя является наиболее важной, и, вероятно, единственной, которая имеет перспективу быть принятой без оговорок.

В чернопихтарнике средняя дата фенофазы U приходится на 179.1 день, фенофазы S на 203.1 день (табл. 1). Сроки начала созревания плодов и начала осеннего окрашивания листьев на полуострове Муравьева-Амурского

разделяет 24 дня. Средние даты фенофаз S' и U' в дендрологической коллекции приходятся на 192,7 день и на 198,5 день (таблица 2). Разница средних значений M' составляет 5.8 дня. По всей вероятности, сезонные ритмы обоих флористических комплексов приспособляется к некоей периодичности внешней среды. Но в условиях меньшей продолжительности активного периода в районе Санкт-Петербурга отбор ведет к совмещению дат фенофаз S' и U'. Следовательно, принадлежность к системе одного уровня иерархии не гарантирует биологической идентичности дендрологической коллекции и чернопихтарника.

Не идентичны и построенные для данных объектов распределения фенодат. Г.Н. Зайцев (1981), выяснивший характер распределения фенодат шести основных фаз сезонного цикла в дендрологической коллекции, обнаружил только два типа распределений - Пирсона и Шарлье. Распределения данного типа образуются в процессах, протекающих под воздействием большого числа независимых случайных факторов, причем сила воздействия каждого отдельного фактора мала и не может превалировать среди остальных, а характер воздействий - аддитивный. Перечисленным особенностям процессов отвечает представление о сообществе как агрегате видов, объединенных только сходством экологических свойств. По всей вероятности, в искусственно собранных флористических комплексах движения не имеют направления. Иными словами, в отсутствии градиента самоорганизация носит хаотический характер.

Эмпирические ряды распределения фенодат в фазах сезонного развития чернопихтарника, за исключением фенофазы созревания плодов U, моделированы логнормальным распре-

делением. Физическое происхождение логнормального закона для функции распределения вероятности не совсем ясно (Карасев, 1995). Установлено, что условия для него существуют в системах, которые развиваются под влиянием значительного числа не взаимодействующих факторов. Но реализуется он в тех случаях, когда один из факторов постоянно доминирует, порождая тенденцию смещения системы в область, далекую от равновесия. Вне области устойчивого гомогенного состояния возникает система, способная к прогрессивной самоорганизации. Повидимому, именно эта способность и отличает нативные многовидовые сообщества от их искусственных аналогов.

Вычисленные статистики позволяют установить параметры ритма сезонного развития чернопихтарника, филогенетически адаптированного к географической среде полуострова Муравьева-Амурского. Результаты анализа рядов распределения фенодат служат основанием считать, что на территории полуострова Муравьева-Амурского лучшие условия для себя находят виды, у которых изучаемые фазы развития проходят в следующие промежутки времени:

начало распускания листьев: с 14 апреля по 30 апреля

начало цветения: с 28 апреля по 22 июня
конец цветения: с 6 мая по 14 июля

начало созревания плодов: с 24 июля по 29 сентября

появление осенней окраски листьев: с 10 сентября по 28 сентября

Резюме

Эндогенные колебания возникают из «инструкций», на основании которых организмы периодически изменяют характер взаимодействия с

внешней средой. Сезонное изменение процессов, протекающих в растительном организме – это, по существу, годовой «пульс» биологического времени. Важнейшим свойством последнего является необратимость. Именно это свойство позволяет инструкциям управлять пространственно-временной локализацией событий, которые, по А. Эйнштейну (1965), и являются истинным элементом реальности.

Кажется, пока только Г.Н. Зайцев (1981) обратил внимание на тот факт, что биологическое время, распределяясь по шкале физического (ньютоновского) времени, реагирует на него как на обычный экологический фактор. Сущность взаимосвязи между ними вскрывает нормальный тип распределения фенодат в фенофазах. Естественное свойство нормально распределенных систем – существование диапазона условий среды, внутри которого они достигают устойчивого равновесия. По отношению к распределенным во времени живым надорганизменным системам нормальность означает существование хронологического оптимума. То есть, интервала значений внешнего времени, внутри которого биологическая система, стремящаяся к стазису, оптимизирует соотношение внутренних функций.

Для организма параметры любого внешнего фактора имеют значение только в рамках внутренних инструкций, которые предусматривают необходимость, последовательность и длительность взаимодействий. В структуре функций эти инструкции являются первичными. Поэтому благополучие растения определяют не столько экологические ресурсы, сколько совпадение ритма его развития с периодичностью внешней среды. Или попадание в область

хронологического оптимума. Временная организация флоры чернопихтарника изоморфна сезонной динамике организма растения. Феноменологически это серия хронологических оптимумов – устойчивых функциональных состояний, сопряженных с колебаниями неустановленного доминирующего фактора. В связи с чем, очередная задача изучения ритмогенеза надорганизменной растительной системы должна состоять в выяснении природы этого фактора и условий его доминирования.

Очевидно, периодическое повышение и снижение концентрации фенодат вызвано колебательным поведением доминирующего фактора условий среды. Однако судить о взаимодействии повторяющихся во времени биологических и физических процессов сложно. В настоящее время при проведении фенологических наблюдений принято более или менее детально отслеживать начальные и заключительные фазы вегетации растений. В то же время изменение состояния растений в летние месяцы регистрируется недостаточно детально. К примеру, при выполнении настоящей работы причиной потери большого объема полезной информации послужило отсутствие материалов, отражающих распределение фенодат в области изменения знака асимметрии распределений.

Л и т е р а т у р а

Баблюяц А. Молекулы, динамика и жизнь. Введение в самоорганизацию материи – М.: Мир, 1990. – 375 с.

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

Бюннинг Э. Суточные ритмы и измерение

времени при фотопериодических реакциях // Биологические часы. – М., 1964. – С. 409–421.

Васильев В.Н. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири // Материалы по истории флоры и растительности СССР. Т.3. – М.Л.; Изд-во АН СССР, 1958. – С. 361–457.

Васильев Н.Г., Колесников Б.П. Чернопихтово-широколиственные леса Южного Приморья. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962. – 147 с.

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

Гленсдорф П., Пригожин И. Термодинамическая теория структуры, устойчивости и флуктуаций. Пер. с англ. – М: Мир, 1973. – 280 с.

Доброборский Б.С. Термодинамика биологических систем: учебное пособие для студентов высших медицинских учебных заведений. – СПб., 2012. – 47 с.

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 и норма в интродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 267 с.

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

Карасев Б.В. Логарифмически нормальное распределение // Природа. 1995. – №11. – С. 41–48.

Мамаев С.А., Санников С.Н. Принципы современной лесной экологии // Проблемы лесоведения и экологии. – М., 1990. – Ч. I. – С. 34–36.

Онищенко В.В. Фенология дендрофлоры Тебердинского государственного заповедника // Тр. Тебердинского запо-

ведника. – Кисловодск: Северокавказское изд-во МИЛ, 2005. – Вып. 36. – 127 с.

Петрова И.В., Онищенко В.В. Фенологическая изоляция разновозрастных популяций *Pinus sylvestris* L. в условиях Северного Кавказа // Оценка экологического состояния горных и предгорных экосистем Кавказа. – Саратов, 2000. – Вып. 3. – С. 146–151.

Пригожин И. Введение в термодинамику необратимых процессов. – М.: ИЛ, 1960. – 127 с.

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

Прилуцкий А.Н. Явление самоорганизации в сообществах дуба монгольского // Комаровские чтения. – Владивосток: Дальнаука, 2005. – Вып. 52. – С. 188–198.

Прилуцкий А.Н., Фисенко М.И., Кислов Д.Е., Нарышкина Н.Н. Информационные процессы в лесной экосистеме // Состояние лесов и актуальные проблемы лесопользования: матер. Всерос. конф. с междунар. участием / отв. ред. А.П. Ковалев. – Хабаровск: Изд-во ФБУ «ДальНИИЛХ», 2013. – С. 393–398.

Северцов А.С. Эволюционная биология. – Томск, 2001. – Т.1. – С. 89–105.

Сочава В.Б. Опыт филогенетической систематики растительных ассоциаций // Сов. бот. 1944. – №1. – С. 3–18.

Степанов Б.П. Ритм сезонного развития растений одной из ассоциаций чернопихтово-широколиственных лесов Южного Приморья // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968. – Т. 23. – Вып. 5. – С. 98–113.

Шугрин С.М., Обут А.М. Солнечная активность и биосфера. Новосибирск: Наука, 1986. – 128 с.

Эйнштейн А. Собрание научных трудов. М.: Наука, 1965. – Т. 2. – С. 5–82.

Prigogine I., Wiame J.M., *Biologieetthermodinamique des phenomenesirreversible // Experimentia*. 1946. –№ 2. –P. 451–453.

Статья поступила в редакцию 25 декабря 2014 г.

THE TEMPORARY ORGANIZATION OF DENDROFLORA OF THE SOUTHERN *ABIES HOLOPHYLLA* MAXIM FOREST IN PRIMORSKII KRAI

A.N. Priluckiy

Botanical Institute-Garden FEB RAS, Vladivostok, Russia

Keywords: rhythmogenesis, seasonal development, community, phenodata

In this article, the seasonal development of dendroflora multi-species plant community is viewed from the perspective of the theory of self-organization. A modern approach to the study of rhythmogenesis revealed a number of important ecosystems characteristics. For the main phases of the seasonal development of the defined time intervals, from getting into the kind of advantages in natural selection. Found that the crucial difference between native communities from their artificial analogues consists in ability to progressive self-organization

Tabl. 3. Bibl. 26.