

factor gene involved in sex determination in *Asparagus officinalis* // Genes Cells. – 2017. – Vol. 2 (1). – P. 115-123. DOI: 10.1111/gtc.12453.

19. Muyle A., Shearn R., Marais G.A.B. The evolution of sex chromosomes and dosage compensation in plants // Genome Biol. Evol. – 2017. – Vol. 9 (3). – P. 627-645. DOI: 10.1093/gbe/evw282

20. Renner S.S. The relative and absolute frequencies of angiosperm sexual systems: dioecy, monoecy, gynodioecy, and an updated online database // Am. J. Bot. – 2014. – Vol. 101 (10). – P. 1588-1596. – [Электронный ресурс] – URL: <https://bsapubs.onlinelibrary.wiley.com/doi/pdfdirect/10.3732/ajb.1400196>

21. Tsukui T., Sugawara T. Dioecy in *Honkenya* var. *major* (Caryophyllaceae) // The botanical magazine [Shokubutsu-gaku-zasshi]. – 1992. – Vol. 105. – P. 615-624.

Статья поступила в редакцию 05.07.2022 г.

Kuzmina T.N. Polymorphism of flowers *Ruscus aculeatus* L. (Asparagaceae) // Bull. of the State Nikita Botan. Gard. – 2022. – № 145. – P. 49-56.

Characterization and morphometrical analysis of the *R. aculeatus* pistillate and staminate flowers were provided in the article. Pistillate and staminate *R. aculeatus* flowers are formed on different individuals, which is typical for dioecious species. The buds of male individuals of *R. aculeatus* are longer and obovate, while in pistillate flowers they are smaller and have an oval or ovoid shape. The anthers of the staminate flowers were clearly distinguished with a location at the top of the staminate column, in the witch cavity reduced ovary was. In pistillate flowers, the staminate column is preserved, but the anthers are reduced. The stigma of the pistil is located above the staminate tube. The ovary is located in the cavity of the stamen column. In isolated cases, the formation of complete flowers was noted on male individuals.

Key words: dioecy; sexual dimorphism; androecium; gynoecium; flower; Asparagaceae

УДК 574.2: 581.543: 635.9

DOI: 10.36305/0513-1634-2022-145-56-66

ОСОБЕННОСТИ ЦВЕТЕНИЯ НЕКОТОРЫХ СУБТРОПИЧЕСКИХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Юрий Владимирович Плугатарь, Светлана Павловна Корсакова,
Максим Сергеевич Ковалев

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки «Ордена Трудового Красного знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН»,
298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита, спуск Никитский, 52
E-mail: Korsakova2002@mail.ru

Проведена сравнительная оценка особенностей ритмики цветения декоративных вечнозеленых интродуцентов *Laurus nobilis* L., *Prunus laurocerasus* L., *Viburnum tinus* L., *Aucuba japonica* Thunb. и *Nerium oleander* L. на Южном берегу Крыма. Проанализированы суммы активных температур воздуха выше 5°C, накопившихся на даты наступления этапов цветения. Выделены группы по срокам цветения, указана длительность этих фаз в условиях Южного берега Крыма. Показан характер зависимости наступления и продолжительности фенологических фаз цветения от температурного фактора. На основании сравнительной оценки реакции рассмотренных экзотов на погодные условия в отличающиеся по уровню теплообеспеченности климатические периоды, показаны и проанализированы видовые особенности сдвига сроков цветения, демонстрирующие характер зависимости от климатических факторов и текущих климатических изменений.

Ключевые слова: вечнозеленые древесные растения; фенофазы; фенологический сдвиг; вегетационный период; температура воздуха; климат

Введение

Изучению фенологии интродуцентов и аборигенных видов растений в последние десятилетия уделяется все больше внимания в связи с происходящим глобальным потеплением, охватившим почти всю территорию планеты [9]. Одним из важнейших механизмов согласованности сезонного развития растений с однонаправленными или случайными колебаниями погоды является фенологическая пластичность, которая проявляется в смещении сроков и продолжительности фенофаз, нарушении их последовательности [5, 7, 15]. Именно сезонный ритм развития характеризует степень приспособленности растений к динамике метеорологических факторов за пределами естественного ареала, выявляет своеобразие их наследственной природы и является интегральным показателем адаптационного потенциала к условиям среды [6]. Анализ многолетних фенологических наблюдений дает возможность понять, насколько ритмы роста и развития интродуцентов укладываются в циклы погодно-климатических флуктуаций пункта интродукции, оценить перспективность их хозяйственного использования в условиях современных и прогнозируемых изменений климата [11]. При этом изучение фенологии дает дополнительную характеристику периода наивысшей декоративности культур, позволяет обосновать комплекс приемов их возделывания.

Интродукция растений является одним из ведущих направлений научно-исследовательской работы Никитского ботанического сада с момента его основания в 1812 г. [16]. За более чем 200-летний период активной интродукционной деятельности Сада многие вечнозеленые древесные растения получили широкое распространение в южных регионах и стали неотъемлемым компонентом декоративных насаждений на Южном берегу Крыма (ЮБК), а также Черноморском побережье Кавказа [14, 16]. Одними из таких видов культурной дендрофлоры данных регионов являются олеандр обыкновенный, аукуба японская, лавровишня лекарственная, лавр благородный и калина лавролистная.

Несмотря на длительный период интродукции, недостаточно полно изученными вопросами их биологии являются особенности ритмики цветения в связи с теплообеспеченностью и термическим режимом года. Имеются лишь отрывочные сведения о сроках цветения данных видов на ЮБК, которые относятся ко второй половине XX века [3, 8]. Среди немногочисленных публикаций за последние десятилетия, особый интерес представляет работа А.Л. Харченко и Г.С. Захаренко [14], посвященная изучению внутривидовой фенологической изменчивости *Laurus nobilis* L. под влиянием погодных условий года и исследование Е.Н. Спотарь [13] ритмов роста побегов *Nerium oleander* L. при различных температурных показателях окружающей среды. Вместе с тем недостаточно внимания уделено вопросу возможной трансформации периода цветения вечнозеленых декоративных древесных интродуцентов вследствие происходящих климатических изменений. Исследования аспектов фенологической пластичности вечнозеленых древесных видов, относящихся к различным феноритмологическим группам, носят фрагментарный характер.

Цель работы – выявить особенности цветения вечнозеленых дендроинтродуцентов различных феноритмологических групп на Южном берегу Крыма в связи с теплообеспеченностью и термическим режимом года.

Объекты и методы исследования

Исследования проведены с 2016 по 2021 гг. на территории центрального отделения Никитского ботанического сада – Национального научного центра РАН (НБС-ННЦ), расположенного на Южном берегу Крыма (44°31' с.ш., 34°15' в.д.). Климат ЮБК субтропический средиземноморского типа, характеризуется жарким

засушливым летним периодом и преобладанием осенне-зимних осадков. Зима мягкая, с частыми оттепелями и отсутствием устойчивого снежного покрова, а также отсутствием устойчивого снежного покрова и периода со среднесуточными температурами ниже 0°C. Средняя годовая температура воздуха (климатическая норма за 1961-1990 гг.) составляет 12,4°C, годовая сумма осадков – 595 мм. Абсолютный минимум температур воздуха в зимние месяцы за последние 100 лет не опускался ниже –14,6°C, абсолютный максимум летом достигал 39,0°C [12]. Основными типами почв являются коричневые, маломощные, суглинистые, сформированные на продуктах выветривания глинистых сланцев и известняков [10].

Фенологические наблюдения за растениями выполнены по общепринятой методике [1] с уточнениями и дополнениями, разработанными в отделе дендрологии НБС [4]. Объектами исследования были выбраны пять видов вечнозеленых древесных интродуцентов различных феноритмологических групп по срокам начала цветения, которые широко используются в массовом озеленении курортно-рекреационных территорий юга России: *Laurus nobilis* L. (семейство Lauraceae), *Prunus laurocerasus* L. (семейство Rosaceae), *Viburnum tinus* L. (семейство Adoxaceae), *Aucuba japonica* Thunb. (семейство Garryaceae) и *Nerium oleander* L. (семейство Apocynaceae).

Для анализа погодных условий использованы данные метеонаблюдений агрометеорологической станции «Никитский сад», расположенной на территории центрального отделения НБС-ННЦ.

Материалы исследований обработаны статистически с использованием пакета программ Microsoft Excel 2010 и Statistica 10. Коэффициенты корреляции оценены при заданном уровне значимости $p \leq 0,05$.

Результаты и обсуждение

Для оценки влияния абиотических факторов среды на ритмику цветения дендроинтродуцентов был проведен анализ погодных условий за 2016-2021 гг., который показал значительное различие между вегетационными периодами по влагообеспеченности и температурному режиму. Характерной особенностью рассматриваемого временного периода был повышенный температурный режим. Среднегодовые температуры воздуха ежегодно были на 1,0-2,1°C выше климатической нормы, рассчитанной за 1961-1990 гг., и на 0,3-1,4°C выше нормы 1991-2020 гг. Наиболее теплым был вегетационный период (апрель-октябрь) 2018 г. со средней температурой воздуха 20,5°C, а наиболее прохладным – 2021 г. Максимальные температуры воздуха в летний период за годы наблюдений достигали 35-37°C. Количество выпавших осадков изменялось в широких пределах: от 170-183 мм (2020 и 2019 гг.) до 347-457 мм (в 2016 и 2021 гг.). Особенно контрастными по условиям увлажнения в период вегетации оказались 2016 и 2018 гг. Период вегетации в 2016 г. был умеренно влажным, за апрель – август выпало 301 мм осадков, гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК) составил 0,94. Отличительной особенностью 2018 г. была сильная засуха, ГТК за апрель – август составил 0,32. По сравнению с 2016 г., в 2018 г. за эти месяцы количество осадков было почти в три раза меньше (108 мм). В 2017 г. выпало много весенних и осенних осадков.

Начало вегетации в 2016 и 2018 гг. характеризовалось повышенным температурным режимом апреля, а 2017 и 2021 гг. – пониженным. 2016 г. характеризовался очень теплым февралем и мартом. Теплый и умеренно влажный март также отмечался в 2017 г., а в 2020 г. этот месяц был, не только аномально теплым, но и сухим. Отличительной особенностью 2019 г. и 2020 г. являлась очень теплая, продолжительная и засушливая осень. В 2020 г. она наблюдалась после значительного недобора зимних осадков и продолжительной весенне-летней засухи. Вегетационный

сезон 2020 г. был и самым засушливым. ГТК за теплый период являлся самым низким в течение шести анализируемых лет – всего 0,44, а годовая сумма осадков составила 361 мм. Самым влажным оказался вегетационный период 2021 г. (ГТК 1,5). За этот год выпало 833 мм осадков.

Вегетация изученных видов вечнозеленых древесных интродуцентов в условиях ЮБК начинается в разные сроки. Наиболее раннее начало роста побегов и разворачивание листьев в конце марта – начале апреля при повышении среднесуточных температур воздуха до 8°C характерно для *Viburnum tinus* L. и *Aucuba japonica* Thunb. Во второй половине апреля, после устойчивого перехода температур через 12°C в сторону повышения, активизируется рост побегов у *Prunus laurocerasus* L., через 13°C – у *Laurus nobilis* L. После повышения среднесуточных температур до 15°C в первой половине мая начинается активная вегетация *Nerium oleander* L. Продолжительность периода роста побегов варьирует от 71-72 сут. у *Laurus nobilis* L. и *Aucuba japonica* Thunb. до 204 сут. у *Viburnum tinus* L. По нашим данным, как правило, окончание роста побегов у *Aucuba japonica* Thunb. отмечается в первой половине июня, *Laurus nobilis* L. – во второй половине июля, *Nerium oleander* L. – в первой половине сентября, *Prunus laurocerasus* L. – во второй, а у *Viburnum tinus* L. – в третьей декаде октября. Растения *Laurus nobilis* L. и *Nerium oleander* L. характеризуются одной волной роста побегов, *Viburnum tinus* L. и *Aucuba japonica* Thunb. (только при достаточной влагообеспеченности) – двумя, а *Prunus laurocerasus* L. – тремя [17].

По ритму цветения изученные виды были подразделены на три группы. Осенне-зимне-весеннецветущие – *Viburnum tinus* L. (цветение начинается в среднем в начале ноября и носит пролонгированный характер, средняя продолжительность – 183 сут.) (табл. 1). Средне-позднелесеннецветущие – *Prunus laurocerasus* L., *Aucuba japonica* Thunb. и *Laurus nobilis* L. (зацветают во второй-третьей декаде апреля, период цветения длится в среднем 16-24 сут.). Летне-раннеосеннецветущие – *Nerium oleander* L. (начало цветения отмечается в первой половине июня, период цветения непрерывен и продолжителен вследствие отсутствия летней паузы между приростами побегов разных порядков [13], длится 89 сут.) (табл. 1.)

Таблица 1

Средние многолетние даты бутонизации и цветения вечнозеленых древесных интродуцентов на ЮБК в 2016-2021 гг.

Фенофаза	Показатель	<i>Laurus nobilis</i> L.	<i>Prunus laurocerasus</i> L.	<i>Viburnum tinus</i> L.	<i>Aucuba japonica</i> Thunb.	<i>Nerium oleander</i> L.
Бутонизация	Дата	13.IV ± 9	30.III ± 6	13.X ± 28	13.IV ± 9	23.V ± 10
	Cv, %	8,7	6,9	9,6	8,5	6,6
Начало цветения	Дата	23.IV ± 8	12.IV ± 4	3.XI ± 30	16.IV ± 8	10.VI ± 9
	Cv, %	7,1	3,9	9,8	7,4	5,6
Начало массового	Дата	26.IV ± 8	20.IV ± 6	16.IV ± 9	20.IV ± 7	17.VI ± 9
	Cv, %	7,2	5,2	9,0	6,6	5,2
Конец массового цветения	Дата	4.V ± 11	28.IV ± 4	2.V ± 11	28.IV ± 8	24.VIII ± 7
	Cv, %	8,7	3,0	9,5	6,9	2,7
Конец цветения	Дата	9.V ± 10	6.V ± 4	9.V ± 10	6.V ± 9	7.IX ± 13
	Cv, %	7,7	3,5	7,9	7,0	5,1
Продолжительность цветения, сутки		16 ± 3	24 ± 5	189 ± 32	19 ± 6	89 ± 12

Примечание: Cv – коэффициент вариации; ± - стандартное отклонение

Наиболее длительный период цветения *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus* и *Aucuba japonica* в годы исследований наблюдался в 2020 г. (выше среднего на 7-42%), *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* – в 2021 г. (выше среднего на 19-25%). Самое короткое цветение *Nerium oleander* (73 сут.) отмечено в 2017 г., *Prunus laurocerasus* (20 сут.) – в 2018 г., *Laurus nobilis* (13 сут.) – в 2017 и 2018 гг., *Viburnum tinus* (155 сут.) и *Aucuba japonica* (12 сут.) – в 2021 г. (табл. 2).

Таблица 2

Средние суммы активных температур воздуха выше 5°C при прохождении фаз бутонизации и цветения вечнозеленых древесных интродуцентов на ЮБК в 2016-2021 гг.

Фенофаза	Показатель	<i>Laurus nobilis</i> L.	<i>Prunus laurocerasus</i> L.	<i>Viburnum tinus</i> L.	<i>Aucuba japonica</i> Thunb.	<i>Nerium oleander</i> L.
Бутонизация	$\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$, °C	566 ± 72	428 ± 33	4246 ± 527	556 ± 104	1148 ± 117
	Cv, %	12,7	7,6	12,4	18,6	10,2
Начало цветения	$\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$, °C	667 ± 71	548 ± 19	4487 ± 452	591 ± 96	1483 ± 104
	Cv, %	10,6	3,5	10,1	16,3	7,0
Начало массового цветения	$\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$, °C	706 ± 76	624 ± 18	584 ± 130	635 ± 86	1631 ± 112
	Cv, %	10,8	2,9	22,3	13,5	6,9
Конец массового цветения	$\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$, °C	833 ± 112	740 ± 46	779 ± 176	737 ± 132	3334 ± 118
	Cv, %	13,5	6,3	22,6	17,9	3,5
Конец цветения	$\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$, °C	892 ± 94	851 ± 53	901 ± 145	849 ± 149	3644 ± 234
	Cv, %	10,5	6,2	16,0	17,6	6,4

Примечание: $\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$ – суммы активных температур воздуха выше 5°C; Cv – коэффициент вариации; ± – стандартное отклонение

Самое раннее начало цветения *Prunus laurocerasus* отмечено в 2020 г. (06.IV), *Aucuba japonica* – в 2019 г. (06.IV), *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* – в 2018 г. (соответственно) 26.V и 12.IV), *Viburnum tinus* – в 2021 г. (1.X). В 2018 и 2020 гг. в весенний период преобладал повышенный температурный режим. Самые поздние сроки зацветания наблюдались у большинства видов в 2017 г. (*Nerium oleander* (16.VI), *Laurus nobilis* (30.IV), *Prunus laurocerasus* (16.IV)) и в 2021 г. (*Prunus laurocerasus* (16.IV), *Aucuba japonica* (28.IV)). В эти годы весна характеризовалась пониженным температурным режимом. У *Viburnum tinus* наиболее поздно цветение началось в 2020 г. (14.XII).

В ходе наших исследований установлено, что цветение средне-поздневесеннецветущих видов наступает при сумме температур выше 5°C в диапазоне от 548-591°C (*Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica*) до 667°C (*Laurus nobilis*); летне-раннеосеннецветущих (*Nerium oleander*) – превышающей 1483°C, осенне-зимне-весеннецветущих (*Viburnum tinus*) – при накоплении 4487°C (см. табл. 2).

Оценка взаимосвязи между фенодатами бутонизации и цветения вечнозеленых дендроинтродуцентов и суммами активных температур воздуха выше 5°C, накопившихся на эти даты показала, что даже при высоких значениях коэффициента корреляции (0,73-0,90) р-значения были для большинства видов были выше заданного уровня значимости ($p > 0,05$). Статистически значимая сильная прямая связь сроков наступления фенофаз с накоплением сумм активных температур из всех исследованных видов выявлена только у *Viburnum tinus* ($r = 0,89-0,99$, $p \leq 0,05$). Самые низкие значения коэффициентов корреляции были отмечены для *Prunus laurocerasus* (табл. 3).

Таблица 3

Значения коэффициентов корреляции между фенодатами бутонизации и цветения вечнозеленых дендроинтродуцентов и суммами активных температур воздуха выше 5°C

Фенофазы	<i>Laurus nobilis</i> L.	<i>Prunus laurocerasus</i> L.	<i>Viburnum tinus</i> L.	<i>Aucuba japonica</i> Thunb.	<i>Nerium oleander</i> L.
Бутонизация	0,76	0,44	0,99*	0,83	0,81
Начало цветения	0,65	-0,76	0,98*	0,78	0,81
Массовое цветение начало	0,73	-0,21	0,91*	0,64	0,75
Массовое цветение конец	0,90	0,02	0,91*	0,82	0,51
Конец цветения	0,88	0,20	0,89*	0,84	0,80

Примечание: * – достоверно при уровне статистической значимости $p \leq 0,05$

Анализ погодичной изменчивости динамики сезонного развития изученных видов показал, что максимальными значениями среднеквадратического отклонения от 28 до 30 сут., или наибольшей вариабельностью фенодат, характеризуются фенофазы бутонизации и начала цветения *Viburnum tinus*, которые наступают в осенне-зимние месяцы. Для остальных этапов цветения *Viburnum tinus* данный показатель значительно меньше (9-11 сут.) (см. табл. 1). Длительность и растянутость периодов бутонизации и начала цветения указывают на лимитирующее влияние внешних факторов. По нашему мнению, высокую погодичную изменчивость сроков бутонизации и начала цветения можно объяснить значительной флуктуацией в годы исследований гидротермических условий во второй половине вегетационного сезона и осенних месяцев в период развития слабо специализированных генеративных побегов. Подобные результаты были получены ранее при изучении ритмики цветения видов рода *Lonicera* L. в условиях ЮБК, когда самая высокая изменчивость фенодаты начала цветения также была выявлена именно у зимне-ранневесеннецветущего вида *Lonicera fragrantissima* Lindl. & J. Paxton. секции *Isica* [2].

Проведенные исследования позволили установить, что сдвиги сроков наступления фенофаз бутонизации и цветения у *Prunus laurocerasus* не превышают 4-6 сут., у *Aucuba japonica* – 7-9 сут., у *Laurus nobilis* и *Nerium oleander* составляют от 7 до 13 сут.

Как известно, изменения феноритмики различных видов растений обусловлены с одной стороны их эколого-биологическими особенностями, с другой стороны – воздействием природно-климатических факторов региона произрастания [15]. Поэтому, диапазон сдвига ключевых фенологических фаз можно рассматривать как один из интегральных показателей степени адаптации конкретного вида растений к условиям местообитания [6]. Эти данные особенно важны для выявления особенностей приспособительной реакции интродуцентов.

Вычисление в ходе статистической обработки данных коэффициентов вариации (Cv) фенодат и сумм активных температур воздуха выше 5°C, накопившихся на дату наступления феноявления показало, что сроки наступления фенофаз у *Nerium oleander* остаются относительно стабильными (Cv=2,7-6,6%). Значения коэффициентов вариации по суммам активных температур воздуха свидетельствуют о невысокой их изменчивости при прохождении фаз цветения (3,5-7%) и средней – по датам бутонизации (10,2%). Сочетание низких коэффициентов вариации по обоим показателям в период цветения подтверждает факт зависимости этапов цветения *Nerium oleander* от сумм активных температур воздуха, накопленных к соответствующей фенофазе. Повышение коэффициента вариации по суммам

температур, соответствующим фазе бутонизации, указывает, что ее наступление в значительной степени обусловлено генетически.

Погодичная изменчивость сроков наступления фенофаз бутонизации и цветения *Laurus nobilis* не велика ($C_v=7,1-8,7\%$), в то же время суммы активных температур, соответствующие каждой фенофазе, характеризуются большей изменчивостью ($C_v=10,5-13,5\%$). Это свидетельствует об относительной устойчивости вида к резким изменениям погодных условий, и может являться следствием генетического контроля наступления сроков сезонного развития. Полученные нами данные согласуются с результатами исследований А.Л. Харченко и Г.С. Захаренко [14].

Очень низким уровнем изменчивости ($3,0-5,2\%$) по годам отличались фенодаты цветения у *Prunus laurocerasus*. Несколько больше варьировали сроки бутонизации ($6,9\%$). Для дат наступления начала и массового цветения отмечены относительно стабильные величины сумм активных температур выше 5°C ($C_v=2,9-3,5\%$), которые можно использовать для прогнозирования сроков их наступления. Коэффициент, характеризующий изменчивость $\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$ для фазы бутонизации, возрастал до $7,6\%$.

Если сравнить исследованные виды, то у *Viburnum tinus* заметно больше варьируют как даты начала бутонизации и этапов цветения ($C_v=7,9-9,8\%$), так и $\Sigma t_{>5^{\circ}\text{C}}$ данных фаз. Уровень изменчивости сумм активных температур при этом возрастал от умеренного ($C_v=10,1-16\%$) до высокого ($C_v=22,3-22,6\%$). Вероятно, сроки наступления этих фенофаз у данного вида определяются не только суммой накопленных активных температур, но и являются генетически обусловленными.

У *Aucuba japonica* сроки наступления бутонизации и цветения характеризуются невысоким уровнем изменчивости ($6,6-8,8\%$). При этом коэффициент вариации сумм активных температур выше 5°C средний ($C_v=13,5-18,6\%$). Это может свидетельствовать о том, что процессы развития *Aucuba japonica* в значительной степени детерминированы генетически.

В современных условиях отчетливо проявляющейся фазы повышения температурного режима на территории ЮБК с начала 90-х годов XX столетия [11], особое теоретическое и практическое значение приобретает оценка отклика на рост сезонных температур декоративных растений, широко используемых в современном озеленении.

Сравнение данных по цветению изучаемых видов интродуцентов на ЮБК, полученных нами за 2016-2021 гг., с показателями более ранних антропоэкологических исследований (1970-1973 и 1982-1983 гг.) [3, 8], позволило выявить общие и частные особенности реакции вечнозеленых растений различных феноритмологических групп на повышение температурного режима (рис. 1).

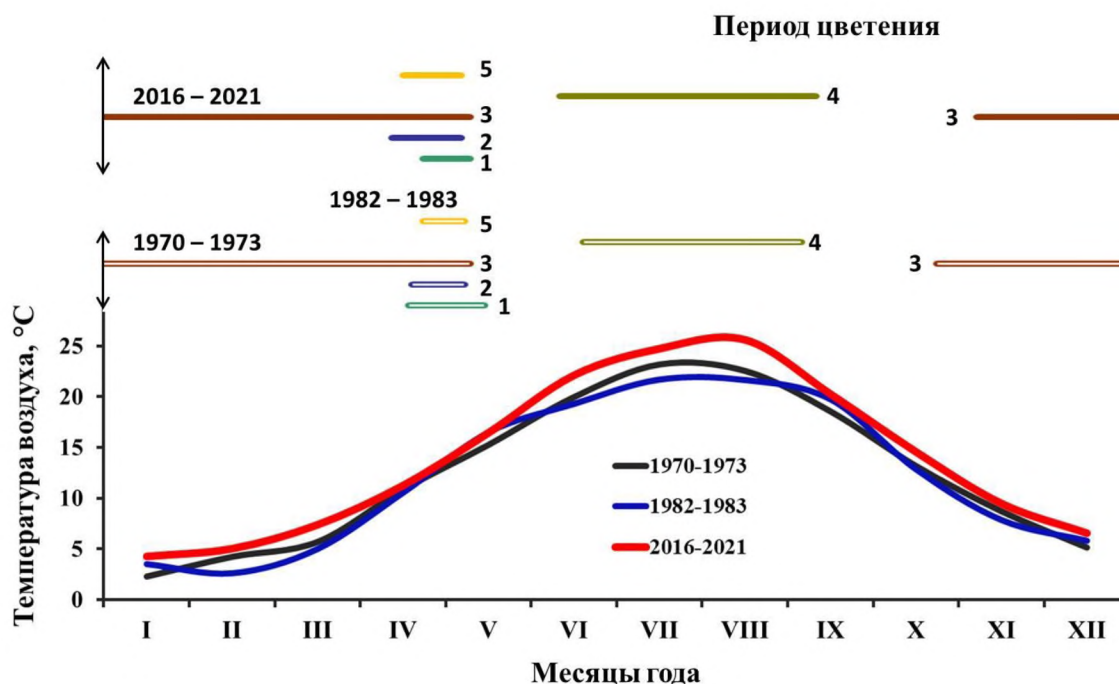


Рис. 1 Смещение сроков цветения вечнозеленых дендроинтродуцентов различных феноритмологических групп на Южном берегу Крыма при повышении температурного режима
Виды интродуцентов: 1 – *Laurus nobilis* L.; 2 – *Prunus laurocerasus* L.; 3 – *Viburnum tinus* L.; 4 – *Nerium oleander* L.; 5 – *Aucuba japonica* Thunb.

Анализ изменений средних месячных температур воздуха за рассматриваемые временные периоды показал однозначный их рост в 2016-2021 гг. по сравнению с 1970-1973 и 1982-1983 гг., а также увеличение продолжительности и теплообеспеченности вегетационного периода (рис. 1). Средняя годовая температура воздуха за 2016-2021 гг. была на 1,5°C выше, чем за 1970-1973 гг. и на 1,7°C – чем за 1982-1983 гг. На протяжении всего года, за исключением апреля, среднемесячные температуры воздуха выросли от 1-1,5°C до 2-3°C (январь, март, июнь, август, сентябрь).

Сравнительная оценка по средней многолетней дате сроков прохождения и продолжительности фенофаз цветения вечнозеленых дендроинтродуцентов показала, что их фенологическая реакция на однонаправленную трансформацию климата ЮБК в сторону потепления не была одинаковой. Причины различной фенологической реакции организмов на потепление разнообразны и до конца не изучены, но очевидно, что они носят комплексный характер и связаны с проявлением эндогенных и экзогенных механизмов регуляции биоритмов [9]. Проведенный анализ тенденций смещений временных границ фенофаз исследованных видов позволил установить, что в XXI веке цветение *Prunus laurocerasus*, *Aucuba japonica* и *Nerium oleander*, относящихся к средне-поздневесеннецветущим и летне-раннеосеннецветущим ритмологическим группам, начинается в среднем раньше на 7-8 сут. Такой характер реакции вечнозеленых видов, зацветающих в первой половине апреля и июня, можно объяснить значительным ростом температур в марте и в мае-июне (соответственно на 2, 1,2 и 2,1°C).

Важным показателем феноритмики, отражающим интенсивность развития, является временной интервал от начала вегетации до цветения. Выявленное сокращение длительности префлорального периода у *Nerium oleander* до 30%, а у *Aucuba japonica* – до 56% свидетельствует об ускорении темпов их развития на фоне положительного тренда весенних температур. Вследствие сохранения относительной стабильности уровня температур в апреле и достаточного в этот период увлажнения почвы для развития растений, сроки окончания цветения *Prunus laurocerasus* и *Aucuba*

japonica изменились незначительно (в пределах 1 сут.). Благодаря росту температур в августе-сентябре, цветение *Nerium oleander*, согласно нашим данным и данным других исследователей [13], в последние десятилетия заканчивается в среднем почти на неделю позже, чем в 70-х годах прошлого столетия. В результате смещения сроков начала и окончания цветения при повышении теплообеспеченности периода вегетации, продолжительность цветения *Aucuba japonica*, *Prunus laurocerasus* и *Nerium oleander* в XXI веке увеличилась в среднем на 5, 6 и 13 сут. соответственно.

Однако отмеченная закономерность характерна не для всех изученных вечнозеленых видов. Так, цветение *Laurus nobilis* весной наступало на 5 сут. позже по сравнению с 1970-1973 гг., а *Viburnum tinus* осенью – на две недели (см. рис. 1). Нетипичная фенологическая реакция *Laurus nobilis* может быть обусловлена влиянием погоды предшествующего года и видовыми особенностями. Из литературных источников следует, что в условиях ЮБК к моменту завершения роста вегетативных побегов *Laurus nobilis*, в пазухах его листьев начинается закладка унисериальных комплексов, из которых при отсутствии выраженного периода покоя развиваются генеративные побеги различных типов – от простых, несущих одно соцветие, до сложных – генеративно-вегетативных [14].

Учитывая наши данные и результаты других исследований [3, 14], можно предположить, что запаздывание начала цветения *Laurus nobilis* на ЮБК в той или иной степени обусловлено смещением сроков закладки унисериальных комплексов вследствие увеличения продолжительности и более позднего (на 20 сут.) окончания роста вегетативных побегов в 2016-2021 гг., чем в 1970-1973 гг. По нашему мнению, в значительной мере этому также может способствовать усиление интенсивности и продолжительности в последние десятилетия позднелетне-осенних засух на фоне повышения теплообеспеченности вегетационного периода, вызывающих торможение дальнейшего развития генеративных органов.

Сдвиг на более поздние сроки начала цветения *Viburnum tinus*, вероятно, связан с усилившимся воздействием гидротермических стрессоров, ростом температур и смещением границ перехода температур в сторону понижения осенью на более поздние сроки [7, 12].

Мониторинг сроков и продолжительности цветения *Laurus nobilis* и *Viburnum tinus* показал, что в условиях современного потепления климата на ЮБК, характеризующегося ростом температур и засушливых явлений, происходит смещение начала фенофазы цветения на более поздние сроки при сохранении даты ее окончания. Причины такой нетипичной фенологической реакции можно объяснить совокупным влиянием, как погодных условий определенного года, так и видовыми особенностями. Установлено, что общая продолжительность цветения *Laurus nobilis* за 2016-2021 гг., по сравнению с данными за предыдущий период (1970-1973 гг.) сократилась на 10 сут. (или на 38%), а *Viburnum tinus* – на 12 сут. (или на 6%).

Неодинаковая фенологическая реакция исследованных вечнозеленых дендроинтродуцентов на изменение некоторых климатических показателей в регионе свидетельствует о различиях лимитирующих факторов среды, оказывающих влияние на их ритмы сезонного роста и развития, что важно учитывать при создании эффективных насаждений культурфитоценозов в условиях климатических изменений.

Заключение

В результате проведенных исследований выполнен анализ динамики фенологического развития и адаптивного состояния субтропических вечнозеленых растений различных феноритмологических групп в условиях Южного берега Крыма, определены уровни изменчивости фенодат цветения и их взаимосвязи с

характеристиками термического режима региона. Пластичность феноритмов *Laurus nobilis*, *Prunus laurocerasus*, *Viburnum tinus*, *Nerium oleander*, *Aucuba japonica* проявилась в погодичной изменчивости продолжительности и сроков фенофаз в зависимости от погодных условий вегетационных периодов.

Выявлены фенологические особенности их реакции на одни и те же факторы внешней среды, обусловленные эндогенной ритмикой и неодинаковой требовательностью к экологическим факторам. Низкие коэффициенты вариации фенодат, определенные для каждой конкретной фенофазы, указывают на устойчивость дендроинтродуцентов к резким изменениям погодных условий на ЮБК. Установлены стабильные показатели сумм активных температур выше 5°C, которые можно использовать для прогнозирования фенодат начала и массового цветения *Prunus laurocerasus*.

Установлены отличия фенологической реакции исследованных видов на повышение температурного режима периода вегетации. Анализ смещения сроков начала и окончания периода цветения показал, что по сравнению со второй половиной XX века, общая продолжительность цветения *Laurus nobilis* в XXI веке сократилась в среднем на 38%, *Viburnum tinus* – на 6%, а у *Nerium oleander*, *Prunus laurocerasus* и *Aucuba japonica* – увеличилась соответственно на 15, 25 и 26%.

Полученные данные по продолжительности и срокам цветения вечнозеленых дендроинтродуцентов на Южном берегу Крыма, а также по влиянию на них климатических условий позволяют успешно применять исследованные виды для целей ландшафтного дизайна в курортно-рекреационных регионах Юга России в условиях, текущих и ожидаемых климатических изменений.

Список литературы

1. Бейдеман И.Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. – Новосибирск: Изд-во Наука, 1974. – 156 с.
2. Брашлюк В.А., Кузьмина Т.Н. Декоративные жимолости на Южном берегу Крыма: особенности внутрипочечного развития и цветения // Ученые записки Казанского университета. Серия Естественные науки. – 2015. – Т. 157, № 3. – С. 47-57.
3. Галушко Р.В. Ритмы роста и развития древесных растений Средиземноморья на Южном берегу Крыма: дис. на соискание ученой степени кандидата биол. наук. – Ялта, 1976. – 266 с.
4. Голубева И.В., Галушко Р.В., Кормилицын А.М. Методические указания по фенологическим наблюдениям над деревьями и кустарниками при их интродукции на юге СССР. – Ялта, 1976. – 26 с.
5. Жмылев П.Ю., Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Титовец А.В. Возможные причины изменения сезонного развития растений в связи с потеплением климата // Вестник Российского университета дружбы народов. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2003. – № 9. – С. 98-103.
6. Киценко И.Т., Ольхина Е.С. Особенности фенологического развития деревьев *Picea abies* (L.) Karst. в древостоях различной степени нарушенности в южной Карелии // Arctic Environmental Research. – 2017. – Т. 17, №4. – С. 336-345.
7. Корсакова С.П., Саркина И.С., Багрикова Н.А. Биология опыления *Juniperus excelsa* и *J. deltoides* (Cupressaceae) на Южном берегу Крыма // Ботанический журнал. – 2019. – Т. 104, № 10. – С. 77-90.
8. Куликов Г.В. Новые для Крыма древесные интродуценты // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1984. – Т. 92. – С. 22-33.

9. Минин А.А., Воскова А.В. Гомеостатические реакции растений на современные изменения климата: пространственно-фенологические аспекты // Онтогенез. – 2014. – Т. 45, № 3. – С. 162-169.
10. Опанасенко Н.Е., Плугатарь Ю.В., Казимирова Р.Н., Евтушенко А.П. Почвы парков Никитского ботанического сада. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018. – 256 с.
11. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П. Эфиромасличные растения в условиях меняющегося климата. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2019. – 180 с.
12. Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. Экологический мониторинг Южного берега Крыма. – Симферополь, 2015. – 164 с.
13. Спотарь Е.Н. Биологические особенности роста и развития побегов *Nerium oleander* L. в условиях Южного берега Крыма // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2014. – Т. 136. – С. 133-142.
14. Харченко А.Л., Захаренко Г.С. Фенология лавра благородного (*Laurus nobilis* L.) на Южном берегу Крыма // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2012. – Т. 134. – С. 374-393.
15. Fitchett J.M., Grab S.W., Thompson D.I. Plant phenology and climate change: Progress in methodological approaches and application // Progress in Physical Geography. – 2015. – Vol. 39. – №. 4. – P. 460-482.
16. Plugar Yu.V. The Nikitsky botanical gardens is the center of crop breeding development and biodiversity conservation // Acta Horticulturae. – 2020. – Vol. 1298. – P. 19-22.
17. Plugar Yu.V., Kovalev M.S., Korsakova S.P. Seasonal development of aboveground phytomass of evergreen introduced plants on the Southern Coast of the Crimea, IOP Conference Series: Earth and Environmental Science. – 2021. – Vol. 843. DOI: 10.1088/1755-1315/843/1/012047

Статья поступила в редакцию 06.08.2022 г.

Korsakova S.P., Kovalev M.S. Peculiarities of some subtropical plant species flowering in condition of the Southern Coast of the Crimea // Bull. Of the State Nikita Botan. Gard. – 2022. – № 144. – P 56-66.

There has been made the comparative estimation of characteristics of rhythm's flowering of ornamental evergreen introduced species *Laurus nobilis* L., *Prunus laurocerasus* L., *Viburnum tinus* L., *Aucuba japonica* Thunb. and *Nerium oleander* L. in the Southern Coast of the Crimea. Sum of active air temperatures above 5°C accumulated on the onset of key phases of flowering dates have been analyzed. There have been identified into groups according to their flowering terms and indicated the duration of these phenophases in the Southern coast of the Crimea conditions. There is a dependence of the onset and duration of the flowering phases on the temperature factor is shown. Based on the comparative assessment of the reaction of the studied exotic species to weather conditions in climatic periods differing in the level of heat availability, shows and analyzes species specific features shift of flowering terms, demonstrating the peculiarities of its dependence on climatic factors and the current climate changes.

Key words: evergreen woody plants; phenological phases; phenological shift; growing season; air temperature; climate