

На правах рукописи

Гончарова

Гончарова Оксана Александровна

**АНАЛИЗ АДАПТИВНЫХ СОСТОЯНИЙ
И ДИНАМИКИ ФЕНОЛОГИЧЕСКОГО
РАЗВИТИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ
В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО РЕГИОНА**

03.00.16 – экология

*Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук*

Сыктывкар - 2006

Работа выполнена в Полярно – альпийском ботаническом саду – институте Кольского научного центра РАН

Научный руководитель:

доктор биологических наук А.В.Кузьмин

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор
Ярмишко Василий Трофимович

кандидат биологических наук,
старший научный сотрудник
Скупченко Людмила Алексеевна

Ведущая организация:

Санкт-Петербургская Государственная Лесотехническая академия

Защита состоится «20» декабря 2006г. в 15 часов на заседании диссертационного совета Д 004.007.01 в Иституте биологии Коми НЦ УрО РАН по адресу: г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Коми научного центра УрО РАН по адресу: г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 24.

Отзывы на автореферат (в двух экземплярах, заверенных печатью) просьба высылать по адресу: 167982, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28

Факс: (88212) 24-01-63, E-mail: dissovet@ib.komisc.ru

Адрес сайта Института: <http://www.ib.komisc.ru>

Автореферат разослан « 8 » декабря 2006г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
доктор биологических наук



А.Г. Кудашева

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность проблемы. Фундаментальная проблема изучения биологических ритмов развития растений занимает центральное положение в сфере теоретических и прикладных дисциплин. Сезонный ритм растительных организмов служит интегральным показателем адаптации и отражает экологическую реакцию на изменения факторов окружающей среды, которые прямо или косвенно воздействуют на растение (Лапин, 1967; Булыгин, 1982, 1999; Булыгин, Калугин, 2000).

Подходы, основанные на систематизированном описании комплекса фенологических фаз, являются конструктивными для формирования теоретических основ адаптации растений к неординарным условиям существования, которые наблюдаются при интродукционных испытаниях. Описание частных перестроек, происходящих в растительных организмах, с последующим включением их в единую логически обоснованную теорию адаптации является долгосрочной стратегией получения фундаментальных решений (Кузьмин, Жиров, Кузьмина, 2001). Изучение биологических особенностей растительных организмов в нетипичных условиях произрастания является в общебиологическом аспекте предметной областью экспериментальной экологии (Мауринь, Тардов, 1975).

Цель работы заключается в оценке адаптивных состояний древесных интродуцированных растений в субарктических условиях на основе анализа элементарных и системных характеристик.

В задачи работы входило: 1) Анализ типичных и отклоняющихся фенологических дат интродуцированных древесных растений. 2) Анализ фенологического развития модельных растений в последовательном ряду фенологических состояний в пределах вегетационного сезона. 3) Анализ фенологического развития исследуемых растений на основе анализа многолетних фенологических состояний. 4) Анализ системы межфазовых корреляций древесных интродуцентов различного адаптивного состояния.

Научная новизна. Впервые в условиях высоких широт на основании использования системного подхода проведено количественное описание адаптационного процесса интродуцированных древесных видов с применением комплекса фенологических характеристик. Доказано, что распределения плотности вероятностей фенологических дат позволяют объективно оценить адаптивное состояние и обеспечивают получение новых знаний о процессе приспособительных реакций. Установлены принципиальные различия в адаптивной стратегии хвойных и лиственных растений. Хвойным растениям свойственна консервативная стратегия, основанная на поддержании свойств

фенологической динамики. Адаптивная стратегия лиственных видов является пластичной, основывается на возможности изменения фенодинамических свойств. Впервые на основе использования системы количественных критериев обнаружен эффект влияния межфазовых корреляций в процессе достижения адаптивных состояний разного уровня у хвойных и лиственных растений.

Защищаемые положения.

1. Характерным свойством древесных интродуцентов в условиях Кольского региона является тенденция к поддержанию средних сроков прохождения фенофаз. Сроки прохождения фенологических фаз представляют многолетний колебательный процесс. Тенденция к сдвигу сроков прохождения фенологических фаз на позднее время установлена для сезонной динамики хвойных образцов. Лиственным видам характерна тенденция к смещению сроков наступления фенофаз на ранние сроки. Ведущую роль играет характеристика фенофаз роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки.

2. Адаптивные стратегии хвойных и лиственных растений имеют принципиальные отличия. Фенологическая динамика в течение вегетационного сезона и система межфазовой сопряженности являются детерминированными у хвойных растений и пластичными у лиственных интродуцентов.

Теоретическое и практическое значение работы определяется возможностью применения полученных результатов для разработки оценок с целью культивирования интродуцированных растений. Теоретическая актуальность работы заключается в описании адаптивных состояний древесных растений в неоптимальных условиях существования на основе системных принципов.

Прикладная актуальность работы определяется принципиальной возможностью использования полученных результатов для разработки практических оценок с целью последующего культивирования интродуцированных растений.

Полученные теоретические решения представляют собой фундаментальную основу для разработки методов количественного анализа адаптивных состояний растительных организмов.

Личный вклад автора. Автором выполнены работы по сбору фенологической информации, камеральной обработке материалов, систематизации, статистической и графической обработке данных. Осуществлена подготовка материалов к публикации. Автором сформулированы выводы и защищаемые положения.

Апробация работы. Основные положения данной диссертации были представлены на 6-й Пушинской школе - конференции молодых ученых (г.

Пушино, 2002г.); на международной конференции «Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения», (г. Архангельск, 2002г.); на международной конференции «Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Фенноскандии», (г. Апатиты, 2002г.); на 7, 8, 9-й Пушкинской школах - конференциях молодых ученых (г. Пушкино, 2003, 2004, 2005гг.); на VIII международной научной экологической конференции «Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем.», (г. Белгород, 2004г.); на выездном заседании Регионального совета Ботанических садов центра Европейской части России, (г. Нижний Новгород, 2004г.); на международной конференции, посвященная 60-летию Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина «Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов», (г. Москва, 2005г.).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, шести глав, основных выводов и заключения. Работа изложена на 187 страницах машинописного текста, содержит 29 рисунков, 11 таблиц, приложение и список литературы, состоящий из 162 наименования.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1

Анализ исследуемой проблемы

В главе описывается предметная область фенологии, приводятся различные классификации фенологической науки, методов фенологических исследований. Обсуждается проблема использования фенологических знаний при исследовании динамики биологических систем, обозначается возможность применения результатов фенонаблюдений при прогнозировании поведения биосистем. Рассматривается проблема существования нефизических форм времени, в частности, биологического времени. Фенологическая темпоральность является частным проявлением биологических часов, составляющих основу и своеобразие живых организмов. Обсуждается вопрос экологических закономерностей фенологического процесса.

Глава включает в себя разделы: предметная область фенологии, теоретические основы динамики и прогнозирования биологических систем, описание и определение биологического времени, фенологическая системная динамика, экологические закономерности фенологии.

Глава 2

Объекты и методы исследований

Материалом для исследования послужила коллекция дендронитродуцентов Полярно-альпийского ботанического сада-института (табл. 1), с целью объективности отобраны растения, между которыми нет принципиальных различий по возрасту (20-30 лет).

Таблица 1

Характеристика исследуемых образцов

№ образца	Экспериментальный вид	Адаптивное состояние	
		Балл перезимовки	Балл репродуктивности
1	2	3	4
1	<i>Abies sibirica</i> Ledeb. (<i>Pinaceae</i> Lindl.) - Пихта сибирская (Сосновые)	1	6
2	<i>Aronia melanocarpa</i> (Michx.) Elliot (<i>Rosaceae</i> Juss.) - Арония черноплодная (Розоцветные)	2	3
3	<i>Carpinus betulus</i> L. (<i>Betulaceae</i> S.F. Gray) - Граб обыкновенный (Березовые)	3	6
4	<i>Corylus avellana</i> L. (<i>Betulaceae</i>) - Лещина обыкновенная (Березовые)	3	6
5	<i>Crataegus laevigata</i> (Poir.) DC. (<i>Rosaceae</i>) - Боярышник гладкий (Розоцветные)	2	4
6	<i>Fagus sylvatica</i> L. (<i>Fagaceae</i> Dumort.) - Бук лесной (Буковые)	3	6
7	<i>Fraxinus excelsior</i> L. (<i>Oleaceae</i> Hoffmg. et Link) - Ясень обыкновенный (Масляные)	3	6
8	<i>Larix kamschatica</i> (Rupr.) Carr. (<i>Pinaceae</i>) - Лиственница камчатская (Сосновые)	2	6
9	<i>Radix avium</i> Mill. (<i>Rosaceae</i>) - Черемуха обыкновенная (Розоцветные)	1	1
10	<i>Radix maackii</i> (Rupr.) Kom. (<i>Rosaceae</i>) - Черемуха Маха (Розоцветные)	2	4

Продолжение таблицы 1

1	2	3	4
11	<i>Picea abies</i> (L.) Karst. (<i>Pinaceae</i>) - Ель обыкновенная (Сосновые)	2	6
12	<i>Picea glauca</i> (Moench) Voss (<i>Pinaceae</i>) - Ель сизая (Сосновые)	2	6
13	<i>Picea obovata</i> Ledeb. (<i>Pinaceae</i>) - Ель сибирская (Сосновые)	1	6
14	<i>Picea pungens</i> Engelm. (<i>Pinaceae</i>) - Ель колючая (Сосновые)	1	6
15	<i>Picea sitchensis</i> Carr. (<i>Pinaceae</i>) - Ель ситхинская (Сосновые)	1	6
16	<i>Pinus pumila</i> (Pall.) Regel (<i>Pinaceae</i>) - Кедровый стланик (Сосновые)	1	5
17	<i>Sorbus matsumurana</i> (Mak.) Koehne (<i>Rosaceae</i>) - Рябина Матсумуры (Розоцветные)	1	1
18	<i>Sorbus turkestanica</i> (Franch.) Hedl. (<i>Rosaceae</i>) - Рябина туркестанская (Розоцветные)	2	6
19	<i>Spiraea beauverdicana</i> Schneid. (<i>Rosaceae</i>) - Спирея Бовера (Розоцветные)	2	2
20	<i>Syringa vulgaris</i> L. (<i>Oleaceae</i>) - Сирень обыкновенная (Масляные)	2	6

Фенонаблюдения за древесными видами проводили с 1990 по 2003гг. по нескольким источникам (Бородина, 1965; Булыгин, 1974, 1976; Методика фенологических..., 1975). Балл перезимовки определяли ежегодно с использованием следующей шкалы: 1 балл – неподверженные обмерзанию, 2 балла – обмерзает менее длины однолетнего побега, 3 балла – обмерзает однолетний побег. Для оценки репродуктивности применяли шкалу характеристики регулярности наступления генеративных фаз Н.М. Александровой, Б.Н. Головкина (1978), обилие цветения / пыления и плодоношения / семеношения оценивали по шкале В.Г. Каппера (1930). Стандартные статистические оценки проводили с использованием литературы (Горшков, Старова, 2002; Зайцев, 1990; Шмидт, 1984).

При определении адаптивного состояния растений оценивали особенности перезимовки и репродуктивного развития (рис. 1).

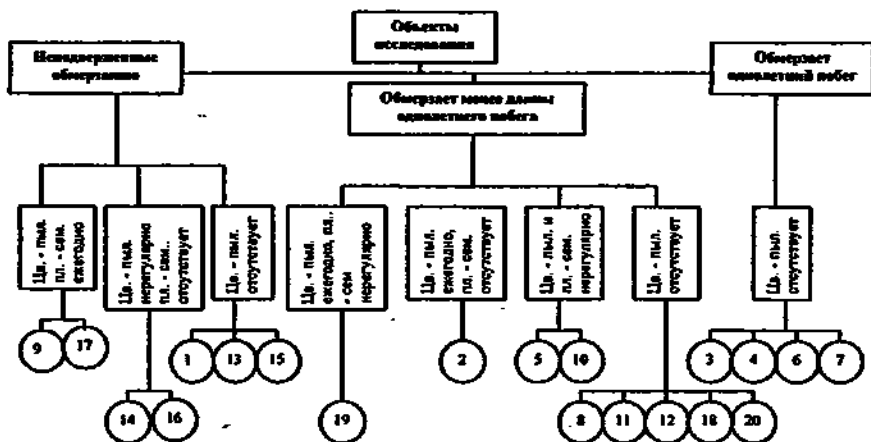


Рис. 1. Классификация древесных интродуцентов по адаптивным состояниям: цв. - пыл. - цветение - пыление, пл. - сем. - плодоношение - семеношение, нумерация образцов по таблице 1.

Данные о характеристике обилия цветения / пыления и плодоношения / семеношения приведем в тексте: *Picea obovata* и *Pinus pumila* - 1 балл, *Padus avium* и *Spiraea beauriviana* - 4, *Aronia melanocarpa* и *Padus maackii* - 3, *Crataegus laevigata* и *Sorbus matsumurana* - 2.

В работе используются следующие обозначения фенологических фаз: Пч¹ - набухание вегетативных почек, Пч² - распускание вегетативных почек, Пб¹ - начало роста годичных побегов, Пб² - окончание роста годичных побегов, О¹ - частичное одревеснение годичных побегов, О² - полное одревеснение годичных побегов, Пч - обособление верхушечной зимующей почки, Л¹ - начало обособления листьев / хвои, Л² - разворачивание листьев / хвои, Л³ - появление осенней окраски листьев / хвои, Л⁴ - опадение листьев / хвои, Ц¹ - набухание репродуктивных почек, Ц² - распускание репродуктивных почек, Ц³ - бутонизация / обособление мужских и женских колосков, Ц⁴ - начало цветения - пыления, Ц⁵ - окончание цветения - пыления, Пя¹ - завязывание плодов / смыкание семенных чешуй, начало формирования шишек, Пя² - плоды достигли взрослых размеров / изменение окраски шишек и опробковение наружных чешуй, Пя³ - созревание плодов / шишек.

Таким образом, исследуется фенодинамика и адаптивное состояние 20 образцов древесных видов. Объекты дифференцированы на группы в зависимости от

адаптивного состояния, в дальнейшем анализируются особенности фенологического развития выделенных групп.

Глава 3

Эмпирическая характеристика фенологических фаз

Анализ распределения значений характеристики является важным аспектом первичного представления и анализа данных (Горшков, Ставрова, 2002). Особенности распределения плотности вероятностей фенологических дат исследовались рядом ученых (Довгулевич, 1972; Кузьмин, 1987; Кузьмин, Жиров, Кузьмина, 2001).

В целях исследования типичных и отклоняющихся сроков наступления фенофаз древесных интродуцентов вычислено эмпирическое распределение плотности вероятностей (РПВ) фенодат для 20 образцов растений. Вычисленное РПВ проверено на нормальность на 95%-ном уровне значимости с помощью критерия χ^2 (Зайцев, 1990, табл. 15П).

Полученные РПВ разбиты на классы в зависимости от значения критерия χ^2 (1-й класс: 0 - 0,99... 10-й класс: 9 - 9,99). Проверка полученного РПВ фенодат показала его соответствие закону нормального распределения для хвойных интродуцентов, иначе говоря, вычисленное значение χ^2 во всех случаях не превышало табличное значение (5,99). У лиственных интродуцентов РПВ фенодат не во всех случаях согласуется с законом нормального распределения. С биологической точки зрения, это можно интерпретировать следующим образом. Для изученных хвойных образцов характерны средние сроки прохождения фенофаз, а у лиственных видов в отдельных случаях встречаются отклоняющиеся даты прохождения фенофаз. Далее определяли количество фенодат каждого класса размерности РПВ.

Таблица 2

Оценка дендроинтродуцентов по размерным классам распределения плотности вероятностей

Адаптивное состояние	Растения	Среднее количество ФД, %		
		Классы РПВ		
		1-3	4-6	7-10
Неподверженные обмерзанию	Хвойные	84	15	-
	Лиственные	65	29	6
Обмерзает менее одноклетного побега	Хвойные	55	44	-
	Лиственные	63	32	5
Обмерзает одноклетный побег	Хвойные	-	-	-
	Лиственные	61	36	3

Традиционные классификации интродуцированных растений основаны, как правило, на одном или небольшой группе параметров. Для построения множественной классификации интродуцированных растений выявляли соответствие между адаптивным состоянием и особенностями РГВ фенодат (табл. 2).

Таким образом, для изученных древесных растений, главным образом, свойственны средние сроки наступления фенологических фаз независимо от вегетационного сезона. Отклоняющиеся сроки фенофаз отмечены в незначительных количествах у некоторых лиственных растений. Более высокое доминирование начальных классов распределения плотности вероятностей фенологических дат соответствует более высокому уровню адаптации.

Глава 4

Динамика внутрисезонных фенологических рядов

Фенологические ряды включают в себя информацию о ходе сезонного развития растительных организмов. В качестве независимой переменной в подобных рядах выступает фактор времени, зависимой - изменяющийся признак. В этом случае зависимость носит односторонний характер, поскольку фактор времени не зависит от изменчивости признака. По некоторым данным (Лакин, 1990) ряды динамики можно представить в виде регрессии и обрабатывать такими же способами. Динамическая природа феногенетических процессов требует их анализа в течение отдельных вегетационных сезонов.

В целях определения формы функциональной связи между параметрами феноразвития в течение отдельных вегетационных сезонов получены регрессионные уравнения и построены их теоретические ряды, отражающие внутрисезонную фенодинамику древесных интродуцентов.

Для описания внутрисезонного развития в качестве временного ряда использована последовательность фенофаз в течение вегетационных сезонов 2001 - 2003гг. Путем подбора аппроксимирующих функций определено, что фенологическое развитие в течение отдельных вегетационных сезонов древесных интродуцентов наилучшим образом описывается полиномиальной функцией 6-й степени.

При изучении внутрисезонного порядка фенофаз хвойных интродуцентов обнаружено три варианта последовательности фенологических фаз. Очередность фаз остается неизменной от сезона к сезону и определяется систематической принадлежностью. При анализе полученных кривых внутрисезонной фенодинамики выделено три типа, различающихся по форме. Обозначим типы феноразвития в течение отдельных вегетационных сезонов хвойных растений как 1X, 2X, 3X (рис. 2).

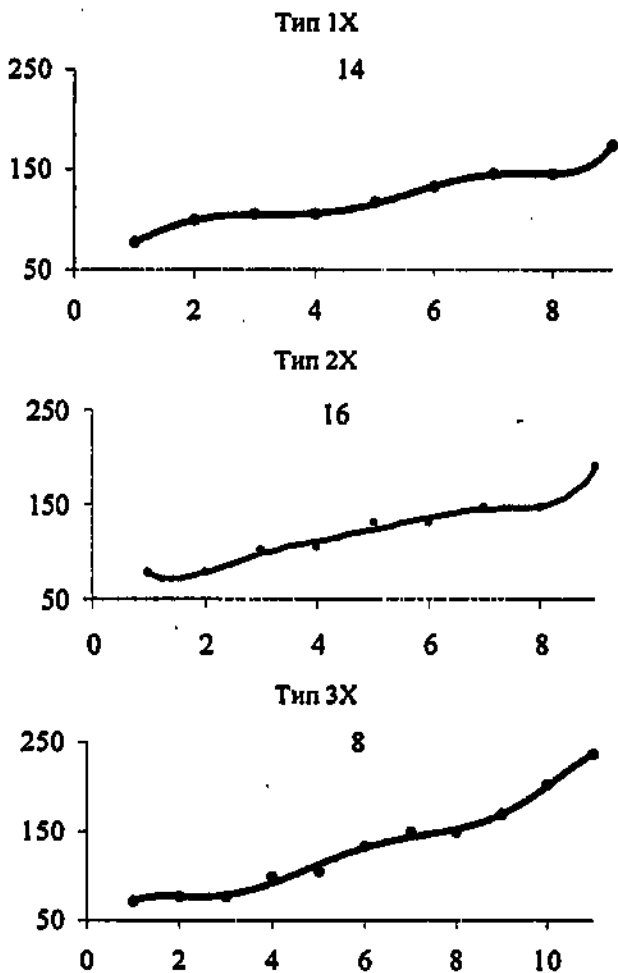


Рис. 2 Кривые аппроксимирующие фенологическое развитие хвойных интродуцентов в 2001г.: по оси ординат - даты (Зайцев, 1990, табл. 5П), по оси абсцисс - фенофазы, нумерация объектов по таблице 1.

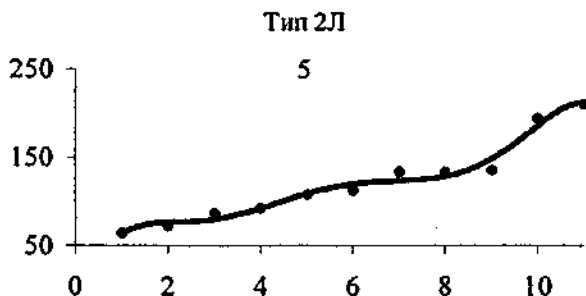
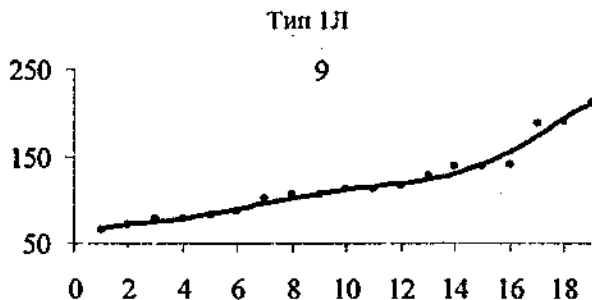
К типу 1X отнесены кривые динамики, характеризующиеся плавными переходами от одной фенофазы к другой, со слабо выраженной амплитудой

колебания. Линии этого типа свойственны для внутрисезонного развития видов *Picea A. Dietr* и *Abies Mill.*

Графики типа 2X отличаются близостью к прямой на всем своем протяжении и небольшим подъемом при переходе к последней фенофазе, колебания не выражены. Данный тип свойственен внутрисезонной динамике *Pinus pumila*. Форма графика остается неизменной в течение рассматриваемых сезонов.

Кривые типа 3X имеют практически сглаженные переходы от фенофазы к фенофазе, амплитуда колебаний незначительна, может быть выражена в единичных случаях. Этот тип характерен для внутрисезонного развития *Larix kamschatica*. Форма теоретической кривой остается постоянной в анализируемые сезоны.

Для лиственных растений выделено четыре типа теоретических графиков внутрисезонного развития, отличающихся своей формой. Обозначим типы кривых внутрисезонного развития лиственных растений как 1Л, 2Л, 3Л и 4Л (рис. 3).



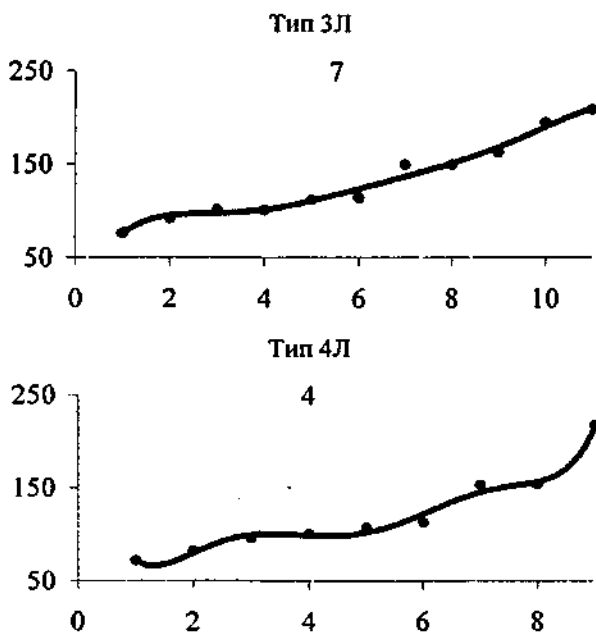


Рис. 3. Кривые аппроксимирующие фенологическое развитие лиственных интродуцентов в 2001г.: примечание: см. рис. 2.

К типу 1Л отнесли кривые аппроксимации фенодинамики в течение отдельных вегетационных сезонов, форма которых близка к прямой и является восходящей на последних фенофазах. К данному типу относится внутрисезонное развитие *Aronia melanocarpa*, *Padus avium*, *Padus maackii* и *Spiraea beaurverdiana*. Эти растения характеризуются 1 - 2-м баллом перезимовки и 3 - 4-м - по шкале обилия цветения / плодоношения.

Графики аппроксимации, форма которых отличается плавными волнообразными переходами от фенофазы к фенофазе, выделили в тип 2Л. Внутрисезонное развитие *Crataegus laevigata*, *Sorbus matsumurana*, *Sorbus turkestanica*, *Syringa vulgaris* отнесли к данному типу. Это растения с 1 - 2-м баллом перезимовки и 2-м - по шкале обилия цветения / плодоношения.

Линии внутрисезонного развития типа 3Л характеризуются близостью к прямой на всем своем протяжении. Данный тип внутрисезонного развития

характерен для *Carpinus betulus* и *Fraxinus excelsior*. Это нецветущие виды с 3-м баллом обмерзания.

К типу 4Л отнесли кривые внутрисезонного развития, отличающиеся волнообразными переходами от фенофазы к фенофазе. К типу 4Л отнесли внутрисезонное развитие *Fagus sylvatica* и *Corylus avellana*. Это нецветущие образцы с 3-м баллом перезимовки, а *Corylus avellana* уходит под снег с еще неодревесневшими побегами.

По причине изменчивости фенологических дат по годам происходят небольшие отклонения в форме аппроксимирующей кривой у дендроинтродуцентов с 1 – 2-м баллом перезимовки. Варьирование количества наблюдаемых фенологических фаз совпадает с незначительной сменой аппроксимирующей кривой нерегулярно цветущих и плодоносящих растений со 2-м баллом обмерзания в отдельные вегетационные сезоны. Смена формы аппроксимирующей кривой нецветущих образцов с 3-м баллом обмерзания может происходить вследствие регистрации фенофаз наблюдаемых в отдельные годы или напротив из-за отсутствия стабильно фиксируемых фаз.

Внутрисезонное феноразвитие хвойных интродуцентов имеет строго детерминированный характер. Систематическая принадлежность обуславливает порядок фенологических фаз и закономерности фенодинамики в течение сезона для хвойных растений. Фенологическая динамика в течение вегетационного сезона лиственных видов пластична. Последовательность фенофаз лиственных растений имеет перестановки от сезона к сезону и определяется достижением различных фенологических состояний. Адаптивное состояние определяет закономерности внутрисезонной фенологической динамики лиственных видов.

Глава 5

Динамика многолетних фенологических рядов

Фенологические последовательности характеризуют состояния растительного организма во времени. Для установления формы функциональной связи между изменением временного параметра и сроками прохождения основных фенофаз древесных интродуцентов получены уравнения регрессий и построены их теоретические ряды. Материалом для исследования послужили фенологические наблюдения 1998 - 2003гг. за дендроинтродуцентами в Полярно-альпийском ботаническом саду – институте.

При отборе растений выбирали по одному из каждой группы, выявленной при разработке классификации адаптивных состояний древесных растений (рис. 1). Выбор объектов объясняется систематической близостью. Среди хвойных видов выбраны образцы рода *Picea*, среди лиственных - представители семейства *Rosaceae*, за исключением группы видов, у которых обмерзает

однолетний побег, а цветение отсутствует. В ее составе нет представителей данного семейства, из этой группы выбран представитель семейства *Betulaceae*. Для анализа отобраны: *Picea glauca*, *Picea pungens*, *Picea sitchensis*, *Aronia melanocarpa*, *Corylus avellana*, *Crataegus laevigata*, *Padus avium*, *Sorbus turkestanica*, *Spiraea beauverdiana*.

Для определения характеристик основной тенденции в сроках наступления фенофаз использовали линейный регрессионный анализ. Тренд считали существующим, если абсолютное значение коэффициента a_1 в уравнении линейной регрессии выше 1. Необходимо иметь в виду длину описываемого ряда, в нашем случае это 6-летний ряд, поэтому все приводимые черты трендов характерны для этого временного периода. Положительный тренд свидетельствует о тенденции к более позднему прохождению той или иной фазы, отрицательный - к более раннему. Отсутствии тренда у многолетнего наступления фенофаз говорит о стационарности процесса, иначе это показывает, что тенденция к изменению сроков фенофаз не наблюдается на протяжении анализируемого интервала.

При характеристике пар параллельных кривых учитывали интервал между ними, так как увеличение / уменьшение расстояния между аппроксимирующими линиями свидетельствует соответственно об увеличении / уменьшении межфазового промежутка. Если интервал между графиками постоянен, то постоянен и межфазовый промежуток.

Посредством подбора аппроксимирующих функций обнаружено, что наилучшим образом описывают многолетнее фенологическое развитие полиномиальные уравнения 5-й степени. При описании многолетней фенодинамики целесообразно использовать дифференциалы фенофаз на фазы развития материнских вегетативных почек и листьев (ФФ1), фазы роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки (ФФ2), в некоторых случаях возможно выделение репродуктивных фенофаз (ФФ3).

Многолетняя динамика фенологического развития древесных интродуцентов проанализирована с использованием нескольких параметров, которые обозначим как ПМД. Характеристику трендов обозначим как ПМД1, характеристику отклонений от линии тренда - ПМД2, идентичность формы кривых динамики - ПМД3, параллельность графиков аппроксимации - ПМД4, характеристику противофаз полиномиальных линий - ПМД5.

Анализ описания динамики многолетних фенологических рядов интродуцированных хвойных растений показал следующие результаты.

ПМД1 для рассмотренных хвойных видов имеет следующие особенности. У рассмотренных хвойных видов, главным образом, выражена тенденция в изменении сроков начала фенофаз в сторону более поздней фиксации, в сторону более раннего наступления - только для многолетней динамики фенофаты $Pч^1$ у *Picea pungens* и O^1 у

Picea glauca. Во всех случаях наиболее выражен положительный тренд для многолетней динамики регистрации O^2 . Для *Picea glauca*, находящейся в худшем адаптивном состоянии, наступление большей части фенофаз стационарно на протяжении исследуемого промежутка времени.

Анализ характеристик ПМД2 показал следующее. Количество сроков позднего наступления ФФ2 увеличивается со снижением адаптивного состояния растения. Для ФФ1 число подобных сроков начала незначительно сокращается. Установлено, что поздние сроки наблюдения завершающих фенофаз роста и одревеснения побегов не способствуют улучшению адаптивного состояния. Это подтверждается ростом числа отклонений от линии тренда в сторону позднего начала конечных фенофаз ($P6^2$, O^3).

У рассмотренных образцов ПМД3 характеризуется следующим образом. Идентичность формы кривых аппроксимации фенологических дат установлена как в пределах выделенных групп (ФФ1, ФФ2), так и между представителями обеих группы. Причем теоретические линии динамики $P6^2$ и $P4$ могут совпадать почти на всем своем протяжении, что, с точки зрения биологии, может свидетельствовать о практически одновременном наступлении данных фенофаз.

Анализ ПМД4 показывает, что графики динамики идентичной формы, в основном, параллельны друг другу.

Характеристика ПМД5 изученных видов хвойных следующая. В противофазе к некоторым кривым аппроксимации находится теоретическая линия динамики фенофазы $P4^1$, с биологической позиции это значит, что раннее начало данной фазы совпадает с поздним началом некоторых других.

Анализ многолетней фенологической динамики лиственных растений позволяет отметить следующее.

ПМД1 имеет следующие особенности. У рассматриваемых объектов для большинства фенофаз обнаружена тенденция к сдвигу времени наступления, за исключением *Aronia melanocarpa*. Для большей части фенофаз данного вида такой особенности не выявлено. В отличие от хвойных растений, для лиственных объектов, в основном, характерна тенденция к смещению сроков прохождения фенологических фаз на ранние даты, а у *Crataegus laevigata* эта тенденция выражена для динамики всех анализируемых фенофаз. Тенденция к сдвигу времени наступления на поздние сроки выражена только для 10 - 20% фенологических фаз у разных объектов, вообще нет такой тенденции у динамики фенодат *Aronia melanocarpa* и *Crataegus laevigata*.

Среди объектов, характеризующихся наличием генеративного развития различной полноты и регулярности, существуют отличия в характеристике трендов динамики репродуктивных фенофаз. У *Padus avium* цветение и плодоношение отмечаются ежегодно, для большинства ФФ3 установлена

тенденция к смещению времени наступления на ранние даты. У *Spiraea beauverdiana* цветение наблюдается ежегодно, плодоношение нерегулярно, соотношение фенодат, для динамики которых установлен отрицательный тренд, и фенодат, наступление которых стационарно, одинаково. *Aronia melanocarpa* находится в худшем положении, ежегодно наблюдается только цветение, плодоношение отсутствует, наступление большей части фенофаз стационарно в течение исследуемого времени. Таким образом, тенденция к ранним срокам наступления генеративных фаз наблюдается у вида, характеризующегося ежегодным обильным цветением и плодоношением.

Анализ особенностей ПМД2 лиственных растений показал, что в среднем количество ранних сроков начала ФФ1 увеличивается с увеличением степени обмерзания, как и у хвойных. Отклонения в сторону поздних сроков наступления ФФ1, ФФ2 примерно одинаково часто встречаются независимо от степени адаптации. Интересно отметить, что у объекта с 3-м баллом перезимовки (*Corylus avellana*) ранние сроки дат начала фенофаз Пч¹ и Пч² встречаются несколько чаще, это позволяет говорить о том, что раннее начало вегетации не способствует раннему и успешному ее завершению.

Анализ ПМД3 и ПМД4 рассмотренных лиственных объектов показывает результаты сходные с хвойными. Идентичность формы кривых аппроксимации фенодат установлена как в пределах выделенных групп (ФФ1, ФФ2), так и между представителями обеих группы. Но в отличие от хвойных, теоретические линии динамики Пб² и Пч совпадают почти на всем своем протяжении только у трех образцов, что с точки зрения биологии может свидетельствовать о практически одновременном наступлении данных фаз.

Анализ ПМД4 показывает, что графики динамики идентичной формы, в основном, параллельны друг другу. Максимальное количество параллельных пар графиков аппроксимации обнаружено у нерегулярно цветущего и плодоносящего *Crataegus laevigata* (15) и наименее адаптированной *Corylus avellana* (14).

Анализ ПМД5 лиственных растений показал, что среди полученных линий многолетней фенодинамики лиственных растений в противофазе с другими кривыми аппроксимации находятся графики аппроксимации некоторых ФФ1, а именно Л¹, Л², Л³, Л⁴, иными словами, раннее наступление этих фенофаз совпадает с поздним началом некоторых других.

Результаты данной главы позволяют сформулировать следующее. Хвойным растениям, главным образом, присуща тенденция к сдвигу сроков наблюдения фенофаз на позднее время. Для рассмотренных лиственных объектов, в основном, характерна тенденция к смещению сроков наступления фенофаз на ранние даты.

Увеличение числа поздних сроков начала фаз роста, одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки вызывает ухудшение

адаптивного состояния хвойных растений. Особенность многолетней сезонной динамики лиственных видов состоит в том, что у обозначенных фенофаз количество ранних и поздних сроки прохождения не зависит от адаптивного состояния.

Глава 6

Оценка сопряженности фенологических фаз

Выбор объектов для межфазового корреляционного анализа осуществлен аналогично выбору интродуцентов для описания многолетней фенологической динамики.

Материалом для проведения корреляционного анализа послужили 6-летние фенологические данные 1998 - 2003гг. Вычисление коэффициентов корреляции Пирсона проводилось по стандартным методикам (Зайцев, 1990). Далее полученные коэффициенты оценивали на достоверность на 95%- ном уровне значимости (Зайцев, 1990, табл. 20П). В дальнейшей работе рассматривали только достоверные сопряженные связи, коэффициент корреляции которых выше табличного значения.

В данной главе используется та же дифференциация фенофаз как и в главе 5. В работе применяются следующие понятия. Корреляционно ведущая фенологическая фаза – фенофаза, обладающая максимальным количеством корреляционных связей с другими фазами. Корреляционно независимая фенофаза – фаза, которая не входит ни в одну пару сопряженных фенологических фаз.

Для оценки межфазовой сопряженности ввели корреляционные параметры (КП), а именно среднее количество корреляционных связей на каждую фенофазу (КП1), на одну фенофазу роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки (КП2), число корреляционно независимых фенофаз (КП3). Данные о значении КП растений, характеризующихся сходным отношением к зимним условиям, группировались с последующим вычислением средней арифметической величины.

У описанных видов хвойных интродуцентов фенофаза Пч¹ является корреляционно независимой. В целом незначительно уменьшается значение КП1. Также ухудшение адаптивного состояния сопровождается сокращением числа корреляционных связей между ФФ2, полное и своевременное прохождение которых является важным условием успешной перезимовки. У наиболее адаптированных растений КП2 = 1.5, у менее адаптированных – 0.6. Значение КП3 не изменяется. Эти факты можно интерпретировать следующим образом. Определяющее место в оценке адаптации хвойных растений занимает характеристика именно фенологических фаз роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки. Общеизвестный факт о значимости наступления таких фенофаз, как Пб² и О² для адаптации к зимним условиям может послужить подтверждением выведенного положения.

Обобщение результатов анализа сопряженности фенологических фаз лиственных образцов показывает, что, как и у хвойных, с ухудшением адаптивного состояния сокращается среднее значение КП1. Аналогично происходит сокращение значения КП2 со снижением степени адаптации. КП3 имеет значения 16, 18, 22% для образцов с 1, 2, 3-м баллом перезимовки соответственно. Это свидетельствует о том, что количество обособленных фенофаз возрастает с увеличением балла перезимовки, тогда как у хвойных растений этот показатель во всех случаях неизменен. Значит, при оценке адаптивного состояния лиственных растений играют роль все предложенные КП.

Сравнение системы межфазовой сопряженности хвойных и лиственных растений по предложенным корреляционным параметрам показывает, что у лиственных растений на каждую фенофазу приходится больше корреляционных связей по сравнению с хвойными видами.

В целом у всех растений различного адаптивного состояния со снижением адаптивного уровня происходит сокращение количества корреляций между ФФ2. Увеличение доли корреляционно обособленных фаз приводит к снижению степени адаптации.

Таким образом, системы сопряженности фенофаз хвойных и лиственных растений, в основном, различны, но имеют и общие черты. У лиственных образцов отмечено большее число корреляций на каждую фенофазу по сравнению с хвойными. Общим для хвойных и лиственных образцов является сокращение числа корреляций в группе фенофаз роста и одревеснения годовых побегов и обособления верхушечной зимующей почки со снижением адаптивного состояния. С биологической точки зрения, это свидетельствует о том, что адаптивная стабильность и фенологическая надежность снижается при корреляционной разобщенности фаз указанной группы.

Для лиственных растений с низкой степенью адаптации характерна потеря целостности сопряженной системы фенофаз. У хвойных образцов данный показатель не зависит от уровня адаптации. Иными словами, адаптивное состояние хвойных видов не зависит от степени целостности системы сопряженности фенологических фаз.

Заключение

Комплекс проведенных исследований позволяет оценить адаптивные состояния древесных растений в неординарных условиях существования, выявить основные черты фенологической динамики и сопряженные связи фенологических фаз.

Анализ типичных и отклоняющихся фенодат показал, что для изученных древесных интродуцентов, в основном, свойственны средние сроки наступления фенофаз. Отклоняющиеся сроки начала фенологических фаз отмечены в

незначительных количествах у некоторых лиственных растений. Показано, что адаптивное состояние растений определяет степень доминирования начальных классов размерности распределения плотностей вероятности фенотат (глава 3).

Полученные полиномиальные уравнения позволили описать фенодинамические характеристики исследуемых объектов в течение отдельных вегетационных сезонов и в многолетних фенологических рядах (главы 4, 5). Комплекс проведенных исследований показывает, что динамические свойства фенологических процессов подлежат биологической интерпретации и объективно отражают закономерности адаптационных процессов.

Систематическая принадлежность обуславливает порядок фенологических фаз и закономерности фенодинамики в течение сезона для хвойных растений. Внутрисезонное фенологическое развитие хвойных интродуцентов имеет строго детерминированный характер. Последовательность фенофаз лиственных растений имеет перестановки от сезона к сезону и определяется достижением различных фенологических состояний. Адаптивное состояние определяет закономерности внутрисезонной фенологической динамики лиственных видов (глава 4).

Тенденция к сдвигу сроков регистрации большинства фенологических фаз на позднее время установлена для сезонной динамики хвойных образцов. Лиственным видам, напротив, в основном, характерна тенденция к смещению сроков наступления большей части фенофаз на ранние сроки. Увеличение числа поздних сроков наступления фенологических фаз роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки характерен для хвойных видов, находящихся в наилучшем адаптивном состоянии. Особенность многолетней сезонной динамики лиственных видов состоит в том, что ранние или поздние сроки наступления указанной группы фаз встречаются примерно одинаково часто независимо от адаптивного состояния. Тенденция к раннему прохождению фаз цветения и плодоношения обеспечивает адаптивную стабильность (глава 5).

Изучены корреляционные структуры комплекса фенологических фаз интродуцированных древесных видов (глава 6). Для лиственных растений характерно большее число корреляций на каждую фенофазу по сравнению с хвойными видами. Общей чертой хвойных и лиственных образцов является сокращение числа корреляций в группе фенофаз роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки со снижением адаптивного состояния. С биологической точки зрения, это свидетельствует о том, что корреляционная разобщенность фаз указанной группы снижает адаптивную стабильность и фенологическую надежность.

Для лиственных растений с низкой степенью адаптации характерна потеря целостности сопряженной системы фенофаз. Адаптивное состояние хвойных видов не зависит от степени целостности системы сопряженности фенологических фаз.

Проведенные исследования, основанные на репрезентативных выборках, обработанных с использованием статистических методов, позволили создать систему отображения адаптивных состояний древесных растений в неоптимальных условиях существования.

В теоретическом плане работа является значимой для разработки схемы систематизированного описания и отображения адаптивных состояний древесных интродуцентов и формирования основ адаптации растений неординарных условиях существования.

В прикладном отношении полученные теоретические решения представляют собой фундаментальную основу для разработки методов количественного анализа состояний растительных организмов, интродуцированного прогнозирования.

Выводы

1. Установлено, что для древесных интродуцентов, главным образом, свойственны средние сроки наступления фенологических фаз независимо от характера вегетационного сезона. Отклоняющиеся сроки начала фенологических фаз отмечены в незначительных количествах у некоторых лиственных растений. Большее доминирование начальных классов распределения плотности вероятностей фенологических дат соответствует более высокому уровню адаптации.

2. Фенологическая динамика хвойных видов в течение сезона является детерминированной и определяется систематическим положением растения. Адаптивное состояние определяет закономерности внутрисезонного фенологического развития лиственных интродуцентов. Динамика развития лиственных видов в течение вегетационного сезона является пластичной за счет достижения различных фенологических состояний.

3. Хвойным растениям, главным образом, присуща тенденция к сдвигу сроков наблюдения фенофаз на позднее времени. Для рассмотренных лиственных объектов, в основном, характерна тенденция к смещению сроков наступления фенологических фаз на ранние даты.

4. Увеличение числа поздних дат начала фенологических фаз роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки характерен для хвойных видов, находящихся в наилучшем адаптивном состоянии. Особенность многолетней сезонной динамики лиственных видов состоит в том, что адаптивное состояние не зависит от соотношения ранних и поздних сроков наступления фенофаз указанной группы.

5. Адаптации древесных интродуцированных растений имеют системный характер. Корреляционная структура фенологических фаз хвойных растений имеет детерминированный характер. Ведущим структурным звеном является

корреляционная характеристика фенофаз роста, одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки.

6. Система сопряженности фенологических фаз лиственных растений имеет относительно пластичный характер. Ведущими в структуре сопряженности являются следующие корреляционные параметры: количество корреляционных связей на одну фенофазу, фенофазу роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки, количество корреляционно независимых фенофаз.

7. Адаптивную стабильность и фенологическую надежность хвойных и лиственных видов снижает корреляционный разрыв фаз роста и одревеснения годичных побегов и обособления верхушечной зимующей почки

8. Для лиственных растений с низкой степенью адаптации характерна потеря целостности сопряженной системы фенофаз. Адаптивное состояние хвойных видов не зависит от степени целостности системы сопряженности фенологических фаз.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Гончарова О.А. Сохранение и использование дендропродуцентов в условиях Кольского Севера / О.А. Гончарова, А.В. Кузьмин, О.В. Кудрявцева // Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения: Материалы между. конф. Архангельск, 2002. - Т. 2. - С.966-971.

2. Кузьмин А.В. Процедуры логического моделирования фенологических процессов в условиях неопределенности / А.В. Кузьмин, О.А. Гончарова, Е.Ю. Полоскова // Биология - наука XXI века: Тез. 6-й Пушкинской школы – конф. молодых ученых, 14-18 апр. 2002г., Пушкино. - Пушкино, 2002. - Т. 3. - С. 184.

3. Кузьмин А.В. Классификация хвойных интродуцентов по степени устойчивости на основе анализа распределения плотности вероятностей фенологических фаз / А.В. Кузьмин, О.А. Гончарова // Биология - наука XXI века: Тез. 7-й Пушкинской школы – конф. молодых ученых, 14-18 апр. 2003г. Пушкино. - Пушкино, 2003. - С. 251-252.

4. Гончарова О.А. Анализ адаптивных состояний интродуцированных древесных растений на основе частотных характеристик распределения плотности вероятностей фенологических фаз / О.А. Гончарова // Вестник Нижегородского университета им. Н.И. Лобачевского. Серия Биология. Выпуск 2 (8). – Н. Новгород: изд-во ННГУ, 2004а. – С. 40-46.

5. Гончарова О.А. Внутрисезонная динамика фенологических процессов хвойных дендропродуцентов на Кольском Севере / О.А. Гончарова // Биология -

наука XXI века: Тез 8-й Междунар. Пушкинской школы – конф. молодых ученых, 8-10 мая 2004г., Пушкино. - Пушкино, 2004б. - С. 239-240.

6. Гончарова О.А. Многолетняя фенологическая динамика некоторых видов *Picea A. Dietr.* в условиях Кольского Севера / О.А. Гончарова // Актуальные проблемы сохранения устойчивости живых систем: Матер. докл. VIII междунар. науч. эколог. конф., 27 - 29 сент. 2004г, Белгород. – Белгород: изд-во БелГУ, 2004в. - С. 46-47.

7. Гончарова О. А. Древесные растения Крыма интродуцированные на Кольский полуостров / О.А. Гончарова // Заповедники Крыма: заповедное дело, биоразнообразие, экообразование. Ч. I. География. Заповедное дело. Ботаника. Лесоведение. - Симферополь: КРА "Экология и мир", 2005а. - С. 155-158.

8. Гончарова О.А. Дифференцированная оценка фенологического развития дендроинтродуцентов в последовательном ряду вегетационных сезонов на Кольском полуострове / О.А. Гончарова // Биология - наука XXI века: Тез. 9-й Пушкинской школы – конф. молодых ученых, 18-22 апр. 2005б., Пушкино. - Пушкино, 2005б. - С. 325

9. Гончарова О.А. Древесные растения Кавказа, интродуцированные на Кольский Север / О.А. Гончарова // Биологическое разнообразие Кавказа: Матер. VII Междунар. конф., 14-16 окт. 2005г., Теберда. – Теберда, 2005в. – С. 44-46.

10. Гончарова О.А. Род *Rhododendron L.* и некоторые особенности фенологического развития его отдельных представителей в ПАБСИ / О.А. Гончарова // Актуальные проблемы сохранения биоразнообразия растительного и животного мира Северной Финноскандии: Докл. Междунар. конф., 26-28 нояб. 2002г., Апатиты. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2005г. - С.101 – 104.

11. Кузьмин А.В. Оценка степени адаптации лиственных интродуцированных видов на основе анализа системы межфазовых корреляций / А.В. Кузьмин, О.А. Гончарова // Ботанические сады как центры сохранения биоразнообразия и рационального использования растительных ресурсов: Матер. Междунар. конф., посвященной 60-летию Главного ботанического сада им. Н.В. Цицина, 5-7 июля 2005г., Москва. - М.: ГБС, 2005. – С. 291-293.

12. Гончарова О.А. Интродукция карпатских лиственных деревьев и кустарников на Кольский Север / О.А. Гончарова // Бюлл. Глав. ботан. сада, 2006. - Вып. 190. – С. 19-25.

13. Кузьмин А.В. Дифференцированный анализ влияния элементарных климатических факторов нетемпературной группы на формирование сосновых древостоев Кольского региона в пространстве географических градиентов. / А.В. Кузьмин, Е.Ю. Полоскова, О.М. Распопов, Л.И. Кузьмина, О.А. Гончарова. - Апатиты: изд. Кольского научного центра РАН, 2006. – 66с.

Автореферат
ГОНЧАРОВА Оксана Александровна

**АНАЛИЗ АДАПТИВНЫХ СОСТОЯНИЙ И ДИНАМИКИ
ФЕНОЛОГИЧЕСКОГО РАЗВИТИЯ ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ
ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ КОЛЬСКОГО РЕГИОНА**

Технический редактор В.А.Ганичев

Лицензия ПД 00801 от 06 октября 2000 г.

Подписано к печати 30.10.2006

Формат бумаги 60x84 1/16.

Бумага офсетная. Печать офсетная. Гарнитура Times/Cyrllic
Уч.изд.л. 1.3. Заказ № 58. Тираж 100 экз.

Российская Академия Наук

Ордена Ленина Кольский научный центр им.С.М.Кирова
184209, Апатиты, Мурманская область, ул.Ферсмана, 14

