

УДК 581.95: 581.54

**П.Е. БУЛАХ**

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины  
Украина, 01014 г. Киев, ул. Тимирязевская, 1

## **ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ УСТОЙЧИВОСТИ В ИНТРОДУКЦИИ РАСТЕНИЙ**

---

---

*Обсуждается возможность использования результатов статистической обработки данных фенологических наблюдений с целью определения устойчивости растений в условиях культуры.*

Изучение устойчивости организмов разного уровня организации к разнообразным факторам внешней среды является одной из важнейших проблем интродукции растений. С позиций системного анализа получили развитие теоретические аспекты устойчивости интродуцированных растений, представления о комбинированной устойчивости и принципах ее определения, построены модели, отражающие зависимость устойчивости организмов от одновременного действия двух и более факторов среды, разработаны многочисленные критерии устойчивости в интродукции растений [6—9, 19].

Существуют различные способы оценки устойчивости организмов к воздействию экстремальных факторов среды [4]. В ботанических садах и дендропарках перспективным является использование фенологических критериев устойчивости. Жизнедеятельность организмов в значительной степени проявляется в показателях их роста и развития, которые в интродукции растений используются в качестве оценки адаптационной возможности и устойчивости организмов в новых условиях [1]. Эти процессы носят ярко выраженный ритмический характер, зависят от многих внутренних и внешних факторов и являются результа-

том приспособления растений к условиям существования. Способность растений избегать экологического стресса за счет изменения ритмов роста и развития рассматривается как важный механизм их устойчивости к неблагоприятным новым факторам среды [14].

Фитофенологические наблюдения (визуальная регистрация сроков морфологических, а следовательно, и функциональных новообразований) имеют большое значение для познания ритма сезонных процессов растений. Они проводятся главным образом для изучения биогеографических закономерностей степени соответствия интродуцентов новым условиям среды. Соответствие эндогенных ритмов организма ритмике внешних условий достигается в результате адаптации растений. Сравнение фенологических спектров растений в условиях культуры и природных местообитаний позволяет определить степень адаптации интродуцентов.

Адаптивное смещение фенологических фаз является одним из примеров приведения сезонного ритма интродуцентов в соответствие с ритмом сезонных метеорологических процессов. Результаты фенонаблюдений могут быть представлены в различной форме и используются как один из основных критериев успешности интродукции.

Исследование и анализ таких показателей, как смещение фенофаз, изменение их продолжительности, а также длительности всего вегетационного периода, в интродукции растений связано с именем Н.А. Аврорина и его школой. Эколого-географический метод анализа итогов интродукции растений основан на простой и неоспоримой истине: "... успех интродукции зависит прежде всего от степени новизны для интродуцента совокупности условий среды интродукционного питомника по сравнению с его родиной, новизны ее изменений в суточном и годовом цикле" [1, с. 104—105].

Степень новизны изменившихся условий в полной мере отражается на фенологических показателях растений, характеризующих устойчивость интродуцентов. Они относятся к неспецифическим (интегральным) показателям успешности интродукции. Это объясняется тем, что наступление сроков каких-либо новообразований у растений зависит от множества метеорологических факторов и экологических условий произрастания. Для установления этой зависимости в определенных условиях (поиск лимитирующих факторов) обычно используется экспериментально-эмпирический подход, отличающийся высокой трудоемкостью и большими погрешностями (особенно при исследовании лесных биоценозов). Информацию о наиболее существенных экологических факторах воздействия на объект исследования, получаемую этим способом, затруднительно использовать в комплексных математических моделях прогноза. Вместе с тем, основные понятия фенологии (фенодаты и интервалы времени между ними) можно измерить количественно. Не случайно французский естествоиспытатель Р. Реомюр в своих классических работах начала XVIII в. применил математическое моделирование к биологическим сезонным явлениям [22], а в настоящее время этот метод используется для выделения активно действующих (лимитирующих) на интродуцент факторов среды. Ко-

личественный характер ритмики сезонных процессов позволяет в графической форме отразить их основные закономерности в местах естественного обитания растений и районе интродукции. Например, в интродукции растений (чаще всего в целях прогнозирования успешности интродукции) получило распространение использование климатодиаграмм и графиков встречных кривых, характеризующих основные параметры вегетационного периода [5, 11, 16].

Таким образом, различие основных эколого-географических особенностей района — донора интродукционного материала и места интродукции определяет характер приспособления растений к новым условиям, проявляется в их способности к изменчивости ритмики роста и развития и устанавливается с помощью количественных (статистических) интегральных показателей.

Все ботанические сады и дендропарки мира, как правило, располагают многолетними данными фенологических наблюдений за интродуцированными растениями. Однако эти результаты далеко не в полной мере востребованы и оценены. Статистическая их интерпретация чаще всего используется в практике декоративного озеленения [15], а в интродукции растений это направление (эколого-статистические методы в фенологии) получило развитие в работах Н.А. Аврорина и его учеников [1, 2, 13, 21]. Дальнейшее развитие количественных методов обработки данных фенонаблюдений нашло отражение в работах Г.Н. Зайцева [15,16].

Для оценки устойчивости растений в новых условиях представляют интерес показатели, характеризующие амплитуду изменчивости их ритмики роста и развития. Так, в практике интродукционных исследований применяется показатель среднего квадратического отклонения ( $\sigma$ ), адекватно оценивающий вариабельность (пластичность) сезонных процессов и отражающий степень консерватизма растений [13]. В рамках интродукционного эксперимента с

видами рода *Allium* L. природной флоры Средней Азии нами показана возможность использования этого показателя для оценки устойчивости растений в условиях культуры [5].

Существуют и другие статистические показатели — коэффициенты вариации ( $V$ ) и гомеостатичности или стабильности ( $K_{\text{hom}}$ ), характеризующие степень изменчивости данных фенологических наблюдений. Остается невыясненным характер зависимости между показателями  $\sigma$ ,  $V$  и  $K_{\text{hom}}$  и уровнем устойчивости растений. В связи с этим представляется целесообразным провести статистический анализ показателей изменчивости многолетних данных фенологических наблюдений на примере интродуцированных растений разных жизненных форм и систематической принадлежности с целью определения их устойчивости в новых условиях.

Объектами исследования служили интродуцированные виды родов *Acer*, *Allium*, *Armeniaca*, *Arum*, *Berberis*, *Cerasus*, *Crataegus*, *Juglans*, *Korolkowia*, *Leontice*, *Lonicera*, *Malus*, *Rhamnus*, *Rosa*, *Salix*, *Tamarix* и *Tulipa* природной флоры Средней Азии. Анализировались фенологические данные за последние пять лет (2000—2005), а для некоторых видов использованы результаты 10—17-летних фенонаблюдений, т. е. период регистрации данных (число лет) для отдельных объектов исследования был разным. В ряде случаев в исследование включались (сравнивались между собой по срокам наступления отдельных фенофаз) одни и те же интродуцированные виды, произрастающие в искусственных фитоценозах (ботанико-географический участок "Средняя Азия" НБС им. Н.Н. Гришко НАН Украины) и на грядах с использованием агротехнических приемов выращивания.

Фиксировались визуально различимые фенофазы: начало отрастания — дата появления проростков из подземных частей растений весной (для древесных растений регистрировалось начало вегетации — дата

появления первых листьев); начало цветения — дата появления первых цветков; конец цветения — дата окончания цветения, т. е. опадения околоцветников у последних цветков; продолжительность цветения — разница фенодат конца и начала цветения (строго говоря, продолжительность цветения следует называть фенологическим признаком, но для упрощения изложения материала этот признак, характеризующий разность фенодат, отнесен к фенофазам); созревание семян — дата созревания большинства семян растений (часто совпадает с пожелтением и отмиранием надземной части у травянистых многолетников, т. е. может служить указанием даты окончания вегетации).

Провести обработку результатов фенонаблюдений по статистическим показателям, характеризующим изменчивость всех пяти фенофаз, методически сложно вследствие большого объема вычислений. Поэтому представляется целесообразным выделить ведущую из них (в наибольшей степени сопряженную с другими фенофазами).

В соответствии с методикой корреляционного анализа найдены коэффициенты корреляции фенофаз растений. Их анализ показывает, что наибольшей сопряженностью отличаются фенофазы начала и конца цветения ( $r = 0,95$ ). Эту связь можно считать центральной, образующей структуру связей между фенофазами. Большая связь отмечена между концом цветения и продолжительностью периода цветения ( $r = 0,87$ ). Связь между периодом цветения и началом цветения меньше ( $r = -0,83$ ) и отрицательна по направлению (возрастание одного признака соответствует убыванию связанного с ним признака, в нашем случае большая продолжительность периода цветения влечет за собой запаздывание начала цветения), т. е. на продолжительность периода цветения большее влияние оказывает конец цветения, чем его начало. Таким образом, из двух ведущих фенофаз в структуре связей (начало и конец цветения)

**Таблица 1. Степень стабильности сроков начала цветения интродуцированных растений в условиях Киева**

Вид	Число наблюдений, лет	Средняя дата начала цветения	Среднее квадратическое отклонение ( $\sigma$ )
<i>Acer semenovii</i>	5	29.V	4,0
<i>A. turkomanicum</i>	5	08.V	3,5
<i>A. turkestanicum</i>	5	06.V	3,4
<i>Allium altissimum</i>	10	21.V	6,8
<i>A. barsczewskii</i>	5	14.VI	9,2
<i>A. caeruleum</i>	12	15.VI	9,2
<i>A. caesium</i>	12	16.VI	9,1
<i>A. carolinianum</i>	15	17.VII	7,8
<i>A. christophii</i>	17	29.V	7,3
<i>A. giganteum</i>	10	03.VI	7,1
<i>A. hymenorhizum</i>	5	15.VI	9,2
<i>A. karataviense</i>	7	15.V	6,8
<i>A. nutans</i>	15	23.VII	8,0
<i>A. ramosum</i>	15	02.VIII	7,9
<i>A. strictum</i>	7	17.VII	7,9
<i>A. suworowii</i>	6	10.VI	7,0
<i>Armeniaca vulgaris</i>	5	23.IV	3,5
<i>Arum korolkowii</i>	5	20.V	6,2
<i>Berberis heteropoda</i>	6	15.V	6,1
<i>B. nummularia</i>	6	10.V	5,3
<i>B. oblonga</i>	6	10.V	5,3
<i>Cerasus mahaleb</i>	5	21.V	4,0
<i>Crataegus dsungarica</i>	5	02.VI	4,1
<i>C. turkestanica</i>	5	05.V	3,7
<i>Juglans regia</i>	5	10.V	3,6
<i>Korolkowia sewerzowii</i>	7	07.V	6,5
<i>Leontice albertii</i>	5	14.IV	6,3
<i>Lonicera korolkowii</i>	7	13.V	5,2
<i>L. tatarica</i>	7	15.V	6,1
<i>Malus niedzwetzkyana</i>	5	03.V	3,8
<i>M. sieversii</i>	5	07.V	3,9
<i>Rhamnus cathartica</i>	5	28.V	4,2
<i>Rosa beggeriana</i>	8	27.V	5,3
<i>R. hissarica</i>	8	28.V	5,3
<i>R. spinosissima</i>	8	03.VI	6,1
<i>Salix caspica</i>	5	01.V	4,0
<i>Tamarix kotshyi</i>	7	07.V	5,0
<i>T. meyeri</i>	7	12.V	6,1
<i>T. ramosissima</i>	7	03.V	4,9
<i>Tulipa greigii</i>	5	07.V	6,7
<i>T. tarda</i>	5	03.V	6,8

меньше зависит от других фенофаз начала цветения. Она является центром корреляционной плеяды фенологических признаков, т. е. ведущей, или доминирующей. Поэтому при анализе фенологических данных в первую очередь следует обратить внимание на данные о времени зацветания растений. Они тесно коррелятивно связаны с остальными фенофазами и в определенной степени представляют последние. Этот вывод подтверждает предположение Г.Н. Зайцева [15] о приоритетной роли фазы начала цветения. Кроме этого, при ее определении допускается наименьшая ошибка, что в свою очередь влияет на точность статистической обработки [12].

Таким образом, о степени изменчивости всех фенологических фаз растений с достаточной достоверностью можно судить на основании изменчивости только одной из них (фаза начала цветения), связанной с остальными коррелятивной зависимостью.

Определить амплитуду изменчивости этой фазы можно с помощью показателя  $\sigma$  или коэффициентов  $V$  и  $K_{\text{hom}}$ . Оценка последних двух коэффициентов показывает ограниченность их применения (уменьшение абсолютных значений признаков приводит к увеличению значений коэффициентов), а в некоторых случаях ставится вопрос о правомерности их использования [20]. Показатель  $\sigma$  лишен этого недостатка. Он определяет средний уровень варьирования признака (степень его лабильности), за пределами которого варианты начинают постепенно становиться нетипичными для данного явления. Иными словами, среднее квадратическое отклонение является универсальной мерой типичности существующих в природе явлений и признаков. Это определило выбор показателя  $\sigma$  для определения степени отклонения фенофазы начала цветения у исследуемых видов от свойственной им нормы, т. е. для оценки амплитуды изменчивости феноритмики (степени лабильности) растений в новых условиях. Чем больше значения  $\sigma$ , тем

больше вариабельность фазы начала цветения, шире амплитуда ее изменчивости. Меньшие значения  $\sigma$  характеризуют стабильность наступления сроков начала цветения и свидетельствуют о большом консерватизме растений. В первом случае (высокие значения  $\sigma$ ) растениям присуща достаточная пластичность, позволяющая им приспособиться к новым условиям. Во втором (низкие значения  $\sigma$ ) — высокая стабильность показателя определяет меньшую интродукционную способность растений. Это консервативные по своей природе виды, характеризующиеся низкой устойчивостью в новых условиях.

Определим показатель  $\sigma$  для фазы начала цветения интродуцированных растений (табл. 1) на основании результатов многолетних фенонаблюдений по алгоритмам, традиционно используемым для биометрических расчетов [15].

Расположим интродуцированные виды в порядке возрастания показателя  $\sigma$ : *Acer turkestanicum*, *A. turkomanicum*, *Armeniaca vulgaris*, *Juglans regia*, *Crataegus turkestanica*, *Malus niedzwetzkyana*, *M. sieversii*, *Salix caspica*, *Cerasus mahaleb*, *Acer semenovii*, *Crataegus dsungarica*, *Rhamnus cathartica*, *Tamarix ramosissima*, *T. kotshyi*, *Lonicera korolkowii*, *Berberis nummularia*, *B. oblonga*, *Rosa beggeriana*, *R. hissarica*, *Lonicera tatarica*, *Berberis heteropoda*, *Rosa spinosissima*, *Tamarix meyeri*, *Arum korolkowii*, *Leontice albertii*, *Korolkowia sewerzowii*, *Tulipa greigii*, *T. tarda*, *Allium altissimum*, *A. karataviense*, *A. giganteum*, *A. suworowii*, *A. christophii*, *A. carolinianum*, *A. ramosum*, *A. strictum*, *A. nutans*, *A. caesium*, *A. caeruleum*, *A. hymenorhizum*, *A. barszczewskii*.

Анализ этого ряда показывает, что представители различных жизненных форм характеризуются разными показателями среднего квадратического отклонения от фазы начала цветения, определяющего стабильность сроков наступления фенофаз растений. Большая стабильность свидетельствует о большом консерватизме интродуцен-

тов, меньшей способности растений к вариабельности ритмики роста и развития в новых условиях, что является причиной их низкой адаптационной способности (интродукционной устойчивости). Такая группа растений отличается меньшими значениями  $\sigma$ .

Отмечена отчетливо проявляемая тенденция к повышению интродукционных возможностей растений в ряду от деревьев к травянистым многолетникам.

Наибольшим консерватизмом ритмики цветения (т. е. наименьшими адаптационными возможностями) обладают древесные растения ( $3,4 < \sigma < 4,2$ ;  $\sigma_{cp} = 3,8$ ). По особенностям вегетации их можно разделить на две фенологические группы. В первую мы отнесли растения с ранним началом вегетации и короткой продолжительностью периода между средними сроками начала вегетации и начала цветения, т. е. растения с коротким префлоральным периодом (менее 30 дней) и ранним цветением: *Acer turkestanicum*, *A. turkomanicum*, *Armeniaca vulgaris*, *Crataegus turkestanica*, *Juglans regia*, *Malus niedzwetzkyana*, *M. sieversii*, и *Salix caspica*. Во вторую феногруппу вошли растения с поздним началом вегетации и средним или длинным префлоральным периодом (более 30 дней): *Acer semenovii*, *Cerasus mahaleb*, *Crataegus dsungarica* и *Rhamnus cathartica*. По адаптационным возможностям, характеризующимся показателем  $\sigma$ , вторая феногруппа растений превосходит первую ( $\sigma_{cp}$  для растений первой феногруппы равна 3,7, а второй — 4,1). Ритмика роста и развития растений второй феногруппы в большей степени соответствует ритмике природных процессов в условиях Киева, что визуально проявляется в показателях жизненности, отсутствии признаков подмерзания побегов и высокой устойчивости к вредителям и болезням. Следует отметить, что виды одного родового комплекса древесных растений могут относиться к разным фенологическим группам. Например,

клены туркестанский и туркоманский отнесены нами к первой феногруппе (средние значения начала вегетационного периода, начала цветения и продолжительности их префлорального периода соответственно составляют: 15.IV; 05.V; 20 дней и 25.IV; 08.V; 13 дней), а клен Семенова — ко второй (аналогичные показатели составляют: 28.IV; 29.V; 31 день).

Более высокая адаптационная способность (пластичность) кустарников при переселении по сравнению с деревьями ( $5,0 < \sigma < 6,1$ ;  $\sigma_{cp} = 5,5$ ) объясняется нами интенсификацией (ускорением) этапов их индивидуального развития. Начальные этапы онтогенеза растений этой жизненной формы в новых условиях сжаты во времени, что значительно уменьшает вероятность гибели кустарников в ювенильный период жизни. Однако относительно высокий консерватизм ритма их цветения является одной из причин пониженной интродукционной возможности. Такие жизненные формы характеризуются, по терминологии Н.А. Аврорина [1], устойчивым типом цветения и не в состоянии привести ритмику фенофаз в соответствие с новой средой обитания (*Tamarix kotshyi*, *T. ramosissima*, *Lonicera korolkowii*, *Berberis nummularia*, *B. oblonga*, *Rosa beggeriana*, *R. hissarica*). Исключение составляют некоторые кустарниковые виды, обладающие "мечущимся" типом цветения и соответственно большей интродукционной способностью (*Lonicera tatarica*, *Berberis heteropoda*, *Rosa spinosissima*, *Tamarix meyeri*). По значению среднего квадратического отклонения ( $\sigma_{cp} = 6,1$ ) они превосходят виды с устойчивым типом цветения ( $\sigma_{cp} = 5,2$ ).

Высокой адаптационной способностью отличаются травянистые многолетники ( $6,2 < \sigma < 9,2$ ;  $\sigma_{cp} = 7,5$ ). Сравнение их жизненных форм по степени стабильности (лабильности) ритмики фенологических показателей в условиях культуры показывает, что наименьшей вариабельностью характеризуется феноритмика клубнелуко-

вичных и некоторых луковичных геофитов. Большинство из них являются ранневесенними эфемероидами с состоянием "жаропокоя" и в условиях культуры сохраняют свою ритмику развития несмотря на достаточное увлажнение в течение всего вегетационного периода. Эта группа травянистых многолетников характеризуется меньшими значениями среднего квадратического отклонения ( $\sigma_{cp} = 6,8$ ) и соответственно меньшей адаптационной способностью. К ним относятся клубнелуковичные геофиты *Arum korolkowii* и *Leontice albertii*, луковичные геофиты *Korolkowia sewerzowii*, *Tulipa greigii*, *T. tarda* и виды рода *Allium* из секции *Molium* (*A. altissimum*, *A. christophii*, *A. karataviense*, *A. giganteum*, *A. suworowii*), произрастающие в пустынных и предгорных районах Средней Азии. Климатические особенности их природных местообитаний и района интродукции значительно отличаются.

Большими значениями среднего квадратического отклонения ( $\sigma_{cp} = 7,9$ ) отличаются корневищные виды рода *Allium* секции *Rhiziridium* (*A. carolinianum*, *A. ramosum*, *A. strictum*, *A. nutans*), характеризующиеся отсутствием состояния летнего покоя, длительным периодом вегетации и поздним цветением (конец лета, осень). В природных условиях период их вегетации значительно короче. В условиях культуры эти виды проявляют высокие приспособительные возможности и характеризуются достаточной устойчивостью к совокупности новых факторов среды.

В пределах рода *Allium* по особенностям вегетации отчетливо выделяется третья группа видов (*A. caesium*, *A. caeruleum*, *A. hymenorrhizum*, *A. barsczewskii*), характеризующаяся в условиях Киева максимальными значениями среднего квадратического отклонения ( $\sigma_{cp} = 9,2$ ). В условиях культуры эти растения имеют очень короткий период летнего покоя, в августе-сентябре снова отрастают и уходят под снег с зелеными

листьями (зимнезеленые виды), что характерно для типичных средиземноморцев. В природных условиях такие виды или не имеют летнего периода покоя, или он недостаточно глубокий. Осенью надземные органы этих растений отмирают, и в таком состоянии они зимуют. Это виды древесно-кустарникового или степного поясов гор.

Результаты определения интродукционной способности растений разных жизненных форм и фенологических групп приведены в табл. 2.

Сравнивая успешность интродукции эфемероидных и длительновегетирующих травянистых растений, можно отметить, что первые сохраняют свойственный им на родине ритм развития, характеризуются меньшими показателями  $\sigma$  и соответственно более низкой адаптационной способностью.

Причины этого явления заключаются в различиях процессов морфогенеза подземных органов растений. По нашим наблюдениям [4], заложение соцветий в луковицах у видов, относящихся к истинным эфемероидам (*Allium altissimum*, *A. giganteum*, *A. christophii*, *A. karataviense*, *A. suworowii* и др.), в Киеве начинается в осенний период. У луков, относящихся к другим типам раз-

вития, меристематический бугорок соцветия в луковицах появляется значительно позже. Например, такие виды, как *Allium carolinianum*, *A. nutans*, *A. ramosum*, *A. strictum*, *A. humenorrhizum* характеризуются появлением зачатка соцветия лишь весной. Таким образом, между типом развития видов рода *Allium* и временем закладки органов в луковицах существует определенная взаимосвязь.

Объяснение этого явления мы видим в следующем. У настоящих эфемероидов, отрастающих ранней весной, вегетация носит "взрывной" характер и составляет 2—4 месяца. За такой короткий период растения успевают пройти все фазы своего развития — от прорастания почек возобновления до плодоношения и ухода в покой. Такой скоротечной вегетации должна предшествовать длительная подготовка. Поэтому у эфемероидов все органы закладываются и дифференцируются еще до зимы. Виды, не относящиеся к эфемероидному типу развития, а также псевдо- и гемизэфемероиды, характеризующиеся более длительным периодом вегетации, не нуждаются в продолжительной подготовке луковиц к этому периоду и поэтому зачатки всех органов у таких видов формируются позже. Аналогич-

Таблица 2. Адаптационная способность интродуцированных растений, рассчитанная по показателю  $\sigma$

Жизненная форма	Древесные растения		Кустарники		Травянистые многолетники		
	Префлоральный период		Тип цветения		Клубне-луковичные и луковичные геофиты	Корневищные виды	Корневищно-луковичные зимнезеленые виды
Фенологическая группа	Короткий (< 30 дней)	Длинный (> 30 дней)	Устойчивый	"Мечущийся"	Ранневесенние эфемероиды с состоянием "жаропокоя"	Длительно-вегетирующие, позднецветущие	Виды, характеризующиеся коротким (невыраженным) летним покоем
Среднее значение $\sigma$	3,7	4,1	5,2	6,1	6,8	7,9	9,2

ная закономерность обнаружена нами [3] и на примере других интродуцированных луковичных видов (*Galanthus woronowii* Losinsk., *Erythronium caucasicus* Woronow, *Leucojum vernalis* L., *L. aestivum* L., *Muscari leucostomum* Woronow). У первых трех видов меристематический бугорок соцветия формируется осенью, у остальных — только весной.

Сроки заложения зачатков соцветия в луковицах разных видов тесно коррелируют с показателем  $\sigma$ . Меньшие значения этого показателя характерны для видов, у которых меристематический бугорок соцветия формируется осенью ( $\sigma_{\text{ср}} = 6,8$ ), большие ( $\sigma_{\text{ср}} = 7,9$ ) — для видов, у которых зачаток соцветия формируется позже (зима-весна следующего года). Следовательно, интродукционная устойчивость видов первой группы (настоящие эфемероиды) меньше по сравнению с видами второй группы (растения с длительным периодом вегетации).

Аналогичная закономерность проявляется и в природных условиях (меристематический бугорок соцветия у эфемероидов закладывается в луковицах осенью, а у видов с длительным периодом вегетации — значительно позже, обычно весной). Следовательно, процессы морфогенеза в луковицах при переселении растений в нетипичные условия нарушаются в меньшей степени по сравнению с последующими этапами развития, осуществляющимися при непосредственном контакте органа с внешней средой. Таким образом, процессы морфогенеза в подземных органах луковичных растений характеризуются высокой стабильностью и в условиях культуры, и на родине интродуцентов, несмотря на значительные различия климатических условий, что согласуется с данными В.В. Скрипчинского [18].

Приведенные данные свидетельствуют о целесообразности наблюдения не только визуально различимых фенофаз. Использование простейшего оборудования позволяет определять сроки заложения органов

в луковицах разных видов, что помогает прогнозировать дальнейшее развитие растений и их устойчивость в новых условиях существования.

Отмеченная градация интродукционных возможностей различных жизненных форм растений проявляется не только в эксперименте по переселению среднеазиатских видов в Украину. Анализ литературных данных [1, 2, 13, 14] позволяет сделать заключение, что это явление относится не к частным, а к общим или универсальным закономерностям. Однако самой констатации факта лучшей приживаемости травянистых растений по сравнению с древесно-кустарниковыми при интродукции недостаточно. Необходим анализ структурных и функциональных возможностей разных биоморф, позволяющий оценить их адаптационные возможности и являющийся дополнительным аргументом для определения направления эволюции жизненных форм растений.

Объекты нашего исследования в коллекции НБС им. Н.Н. Гришко представлены как в питомнике с использованием элементарных агротехнических приемов выращивания, так и в искусственно созданном фитоценозе (ботанико-географический участок "Средняя Азия и Казахстан"). Способ содержания видов в коллекции отражается на их устойчивости к внешним факторам.

Оценим устойчивость интродуцированных видов рода *Allium* на грядках (1 вариант) и в культурфитоценозах (2 вариант) при помощи показателя  $\sigma$ . Средние квадратические отклонения для *Allium nutans*, *A. carolinianum*, *A. caeruleum* и *A. caesium* в первом варианте составляют соответственно 8,0; 7,8; 9,2; 9,1, а во втором — 9,7; 9,5; 11,1; 11,3). Следовательно, большей стабильностью феноритмики и соответственно меньшей адаптационной способностью отличаются растения, лишенные конкуренции, т. е. произрастающие в питомнике с использованием при необходимости прополки, полива и других мер ухода. У видов, произрастающих в искусственно создан-



ных ценозах, процессы цветения и плодоношения растянуты во времени и отличаются значительной лабильностью фенофаз. Вероятно, у растений в фитоценозе компенсаторные системы более подвижны и жизнеспособны, а система устойчивости формировалась в процессе конкуренции с другими видами как защитное приспособление, расширяющее адаптационные возможности организмов к изменившимся условиям.

Располагая только двухлетними результатами фенологических наблюдений за видами рода *Allium*, произрастающими в Западном Тянь-Шане, в экспедиционных условиях [5] невозможно корректно определить показатель  $\sigma$  и сопоставить его с аналогичными данными, полученными в условиях культуры. Поэтому воспользуемся данными Б.Н. Головкина [13, 14], характеризующими феноритмику травянистых многолетников в культуре (Полярно-Альпийский ботанический сад) и естественных местах произрастания и рассмотрим его вывод о том, что в интродукционном центре лабильность феноритмики интродуцентов, оцененная по среднему квадратическому отклонению даты начала цветения, больше, чем на родине этих видов.

Согласно нашим представлениям, высокая лабильность в отношении сроков наступления фенофаз отражает высокие приспособительные возможности растений, т. е. является показателем их высокой устойчивости. По данным, полученным в Полярно-Альпийском ботаническом саду, можно сделать вывод о том, что интродуцированные растения отличаются большей устойчивостью, чем у себя на родине. Вероятно, это не соответствует действительности потому, что растения в естественных местообитаниях, пройдя длительный путь эволюции, достигли высокой степени соответствия организма окружающей его среде, т. е. достаточно высокой устойчивости. Условия культуры — это за редким исключением несвойственная растениям экстремальная (или пессимальная) среда обитания и

трудно предположить, что в этих условиях устойчивость растений повышается.

Объяснить это противоречие можно следующим образом. Наследуемый растениями уровень устойчивости является потенциальной возможностью организма адаптироваться к экстремальным условиям. В оптимальных или близких к ним условиям, к которым и относятся естественные места произрастания растений, эта возможность остается не реализованной. Поэтому уровень устойчивости растений не может быть выявлен. Для этого необходимо наличие или создание длительных экстремальных условий. К ним в большинстве своем относятся условия культуры. Таким образом, присутствующим растениям устойчивость можно измерить только в системе "организм — экстремальная среда", и показатель  $\sigma$  не характеризует устойчивость растений в оптимальных условиях, к которым приближаются природные местообитания (исключение составляют погранично-ареальные виды).

Условия Киева для многих интродуцированных среднеазиатских видов далеки от оптимальных, но и не являются экстремальными. Мы их характеризуем как пессимальные. Поэтому найденные значения показателя  $\sigma$  отражают не реальную, а потенциальную устойчивость (адаптационную способность) интродуцентов. Подтверждением этого являются сравнительные данные изучения интродукционной способности среднеазиатских растений в условиях НБС им. Н.Н. Гришко НАН Украины (Киев) и ГБС РАН (Москва). В условиях Москвы *Allium altissimum*, *A. giganteum*, *Arum kookowii*, *Rosa beggeriana*, *Tamarix ramosissima* не устойчивы в культуре, у *Acer turkestanicum* побеги подмерзают до корневой шейки, *Juglans regia* не цветет и подмерзает зимой, *Cerasus mahaleb* не плодоносит, *Malus niedzwetzkyana* и *M. sieversii* подмерзают [17]. Эти виды в условиях Киева отличаются высокой устойчивостью, хотя и характеризуются самыми низкими показателями  $\sigma$  (для растений одинаковой

Таблица 3. Сравнительная оценка адаптационной способности растений флоры Средней Азии в условиях Киева и Москвы

Интродуцированный вид флоры Средней Азии	$\sigma$ (в Киеве)	Киев (пессимальные условия)	Москва (экстремальные условия)
<i>Acer semenovii</i>	4,0	+	+
<i>A. turkestanicum</i>	3,4	+	—
<i>Allium altissimum</i>	6,8	+	—
<i>A. caeruleum</i>	9,2	+	+
<i>A. caesium</i>	9,1	+	+
<i>A. carolinianum</i>	7,8	+	+
<i>A. christophii</i>	7,3	+	+
<i>A. giganteum</i>	7,1	+	—
<i>Arum korolkowii</i>	6,2	+	—
<i>Cerasus mahaleb</i>	4,0	+	—
<i>Juglans regia</i>	3,6	+	—
<i>Malus niedzwetzkyana</i>	3,8	+	—
<i>M. sieversii</i>	3,9	+	—
<i>Rosa beggeriana</i>	5,3	+	—
<i>R. spinosissima</i>	6,2	+	+
<i>Tamarix meyeri</i>	6,1	+	+
<i>T. ramosissima</i>	4,9	+	—

Примечание: "+" — высокая адаптационная способность; "—" — низкая.

фенологической группы). Интродуцированные в Киеве среднеазиатские виды с более высоким показателем  $\sigma$  и в условиях Москвы (т. е. в более экстремальных условиях) проявляют высокую устойчивость (*Acer semenovii*, *Allium caeruleum*, *A. caesium*, *A. carolinianum*, *A. christophii*, *Rosa spinosissima*, *Tamarix meyeri*) (табл. 3).

Анализ табл. 3 свидетельствует о том, что показатель устойчивости  $\sigma$  отчетливо проявляется только в экстремальных или близким к ним условиях (условия Москвы). В пессимальных условиях Киева этот критерий устойчивости позволяет судить только о потенциальных возможностях растений (независимо от значения  $\sigma$  все виды отличаются высокой устойчивостью).

Сравнительный анализ устойчивости интродуцированных растений с использованием показателя  $\sigma$  целесообразно прово-

дить в пределах определенной фенологической группы или фрагмента родового комплекса. В нашем примере в условиях Москвы высокой устойчивостью отличается *Acer semenovii* (длинный префлоральный период,  $\sigma = 4,0$ ) и *A. turkestanicum* (короткий префлоральный период,  $\sigma = 3,4$ ) подмерзают побеги. Адаптационная способность кустарников *Rosa spinosissima* и *Tamarix meyeri* ("мечущийся" тип цветения, в обоих случаях  $\sigma = 6,1$ ) выше, чем у *R. beggeriana* и *T. ramosissima* (устойчивый тип цветения,  $\sigma = 5,3$  и  $\sigma = 4,9$  соответственно). Устойчивы в культуре травянистые многолетники *Allium caeruleum*, *A. caesium* (зимнезеленые виды с коротким периодом покоя,  $\sigma = 9,1$  и  $\sigma = 9,2$  соответственно); *A. carolinianum* (длительно вегетирующий, позднецветущий вид,  $\sigma = 7,8$ ); *A. christophii* (луковичный эфемероид с состоянием "жаропокоя",  $\sigma = 7,3$ ). Неустойчивы в культуре травянистые многолетники *A. altissimum*, *A. giganteum*, *Arum korolkowii* (луковичные и клубнелуковичные эфемероиды с состоянием "жаропокоя",  $\sigma = 6,8$ ;  $7,1$ ;  $6,2$  соответственно).

Таким образом, среднее квадратическое отклонение от фазы начала цветения является чувствительным индикатором устойчивости растений и с учетом отмеченных нами ограничений может быть использовано в качестве достоверного показателя адаптационной способности интродуцентов.

1. Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный Север: эколого-географический анализ. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. — 286 с.

2. Александрова Н.М., Головкин Б.Н. Переселение деревьев и кустарников на Крайний Север. — Л.: Наука, 1978. — 116 с.

3. Артеменко В.С., Булах П.Е. Особенности онтогенеза луковичных видов в условиях культуры ЦРБС АН СССР // Рекомендации по размножению интродуцированных растений на основании изучения их биологии индивидуального развития. — К., 1988. — С. 11.

4. Булах П.Е. О сроках заложения соцветий в луковицах видов рода лук // Онтогенез интродуци-

рованных растений в ботанических садах Советского Союза. — Киев, 1991. — С. 26.

5. Булах П.Е. Луки природной флоры Средней Азии и их культура в Украине. — К.: Наук. думка, 1994. — 124 с.

6. Булах П.Е. Устойчивость интродуцированных растений с позиции общей теории систем // Интродукція рослин. — 2000. — № 1. — С. 13—19.

7. Булах П.Е. Понятие "жизненность" в интродукции растений как отражение устойчивости и энергетического состояния организмов // Интродукція рослин. — 2001. — № 3-4. — С. 13—23.

8. Булах П.Е. Устойчивость биологических систем и ее моделирование // Геоэкологические и биоэкологические проблемы Северного Причерноморья. Материалы междунар. науч.-практ. конф. (г. Тирасполь, 28—30 марта 2001 г.). — Тирасполь, 2001. — С. 46—47.

9. Булах П.Е. Понятие "надежность" в интродукции растений // Интродукція рослин. — 2002. — № 1. — С. 40—48.

10. Булах П.Е. Критерии устойчивости в интродукции растений // Интродукція рослин. — 2002. — № 2. — С. 43—53.

11. Булах П.Е., Козлов Р.В. Развитие идей климатической аналогии в интродукционном прогнозировании // Бюл. Никит. ботан. сада. — 2003. — Вып. 88. — С. 92—96.

12. Головкин Б.Н. Зависимость сроков фенофаз интродуцированных растений от метеорологических условий вегетационного периода // Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. — М.: Изд-во АН СССР, 1972. — С. 73—89. — Деп. в ВИНТИ 1973, № 5494—73.

13. Головкин Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ. — Л.: Наука, 1973. — 266 с.

14. Головкин Б.Н. Культурный ареал растений. — М.: Наука, 1988. — 184 с.

15. Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. — М.: Наука, 1978. — 150 с.

16. Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. — М.: Наука, 1983. — 269 с.

17. Скворцов А.К., Трулевич Н.В., Алферова З.Р. и др. Интродукция растений природной флоры СССР: Справ. — М.: Наука, 1979. — 431 с.

18. Скрипчинский В.В., Дударь Ю.А., Скрипчинский В.В., Шевченко Г.Т. Морфогенез монокарпических побегов многолетних растений в связи с их интродукцией // Успехи интродукции растений. — М.: Наука, 1973. — С. 114—127.

19. Трулевич Н.В. Эколого-фитоценологические основы интродукции растений. — М.: Наука, 1991. — 216 с.

20. Хангильдин А.В. О принципах моделирования сортов интенсивного типа // Генетика количественных признаков сельскохозяйственных растений. — Л.: Наука, 1978. — С. 37—51.

21. Шулькина Т.В. Биология некоторых травянистых интродуцентов в Ленинграде // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. — 1970. — Сер. 6, вып. 10. — С. 131—161.

22. Шульц Г.Э. Общая фенология. — Л.: Наука, 1981. — 188 с.

Рекомендовал к печати  
С.И. Кузнецов

*П.Е. Булах*

Національний ботанічний сад  
ім. М.М. Гришка НАН України,  
Україна, м. Київ

#### ФЕНОЛОГІЧНІ КРИТЕРІЇ СТІЙКОСТІ В ІНТРОДУКЦІЇ РОСЛИН

Обговорюється можливість використання результатів статистичної обробки даних фенологічних спостережень з метою визначення стійкості рослин в умовах культури.

*P.E. Bulakh*

M.M. Gryshko National Botanical Gardens,  
National Academy of Sciences of Ukraine,  
Ukraine, Kyiv

#### PHENOLOGICAL CRITERIA OF STABILITY IN INTRODUCTION OF PLANTS

The opportunity of use of results of statistical data processing of phenological supervision is discussed with the purpose of determination of stability of plants in conditions of culture.