

КЛИМАТИЧЕСКИЕ ПРЕДПОСЫЛКИ ЦИКЛИЧНОСТИ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ РИТМОВ ИНТРОДУЦЕНТОВ РОДА *FICUS* L.

*Приведены результаты изучения цикличности фенологических проявлений 7 видов рода *Ficus* L. в условиях интродукции. Предложен вариант анализа фенологических спектров методом периодограмм. Установлено, что склонность видов к цикличности ритмов развития связана с такими показателями климата природных ареалов, как количество осадков в самую сухую и/или холодную четверть года.*

Ключевые слова: *Ficus* L., фенология, цикличность, климат.

По мнению А.М. Гродзинского, одной из основных задач фитодизайна является изучение состояния растений в интерьерах для подбора наиболее эффективных видов [4]. При оценке качеств растений в условиях интродукции в защищенный грунт необходимо учитывать результаты фенологических исследований. Такой показатель, как цикличность прохождения фенологических фаз, может быть информативным для оценки успешности акклиматизации. Для представителей рода *Ficus* L. важность устойчивости феноритмов детерминирована особенностями симбиотической системы опыления, которая требует строгой периодичности процессов цветения. Разными авторами обнаружена положительная связь между успешностью акклиматизации фикусов и ежегодной цикличностью фенологических фаз [3, 5]. Кроме того, показано, что цикличность фенологического ритма является информативным признаком при оценке адаптивного потенциала представителей рода к экстремальным условиям обитания в естественной среде [14]. Согласно общепринятой концепции предадаптации экологические условия в пределах ареалов естественного обитания — это наиболее значимые предпосылки успешной акклиматизации растений.

Для рода *Ficus* роль биотических факторов в формировании фенологических особенностей

широко освещена в литературе, однако отмечается, что влияние опылителей на формирование фенологических ритмов носит долгосрочный (филогенетический) характер [10]. Онтогенетические изменения определяются в основном климатическими факторами [12]. По нашим данным, работы по выявлению связи между климатическими условиями природного обитания и способностью вида проявлять цикличность фенологии в несвойственных условиях не проводились. Поскольку род *Ficus* является перспективным для привлечения новых видов в практику фитодизайна, актуальным является выявление факторов естественной среды обитания, которые определяют интродукционный потенциал видов. На основании этих данных можно определить наиболее перспективные географические районы для подбора новых видов-интродуцентов.

Цель работы — изучить возможность конкретного фактора природного ареала предопределять способность вида формировать фенологические ритмы с той или иной цикличностью, а также уровень такой детерминации.

Материал и методы

Работа проведена на базе оранжерейного коллекционного фонда Донецкого ботанического сада НАН Украины. Объектами исследования были 7 видов рода *Ficus*: *F. benghalensis* L.,

F. benjamina L., *F. craterostoma* Mildbr. & Burret, *F. retusa* L., *F. rubiginosa* Desf. ex Vent., *F. thonningii* Blume, *F. watkinsiana* F. M. Bailey. Эти виды представляют три основных региона распространения рода: Центральная Африка, Юго-Восточная Азия и Австралия.

Цикличность наступления фенофаз анализировали по данным 11-летнего наблюдения (2001–2012). Фенологические наблюдения проводили по стандартным методикам [1]. Полученные данные анализировали как временные ряды. Для этого период в 11 лет разбивали на 5-дневные отрезки. Для каждого из отрезков по журналам наблюдений определяли фенологическую фазу. При этом считали, что фаза имела место, только если она длилась в течение всего временного отрезка. Так, если фактическая дата наблюдения новой фазы приходилась на 5-дневный интервал, то ее отмечали со следующего отрезка. Для представления фенологических спектров в качестве временных серий фенофазам присваивали следующие числовые значения: покой — 1, замедленный рост — 5, линейный рост — 7, образование сиконий — 11, опадание сиконий — 3. Числа подбирали таким образом, чтобы сумма любых двух из них оставалась уникальной, так как в случае, если две фенофазы приходились на один временной отрезок, их значения суммировали. Выделяли только универсальные для всех видов фенологические фазы. Не во всех случаях можно было выявить периоды активной смены листьев, поэтому эти процессы не учитывали. Этапы линейного роста разграничивали по доле вовлеченных побегов. Так, в состоянии покоя прирост побегов вообще не наблюдался. Фазы замедленного и линейного роста определяли по наличию прироста соответственно на меньше и больше 30 % побегов.

Для выявления цикличности фенологических ритмов использовали метод периодограмм [2]. Для этого исходный ряд сглаживали скользящим средним шагом в 10 наблюдений. Далее программными методами определяли спектральную плотность гармоник, полученные результаты отображали в

форме периодограммы. Показателем цикличности фенологических спектров служило значение наиболее выраженного пика на периодограмме, что соответствует максимальной интенсивности на частоте, отвечающей этому периоду. Помимо данных, полученных с помощью анализа временных серий, в качестве показателей цикличности фенологии использовали значения описательных статистик феноспектров. Для этого рассчитывали частоту плодоношения как суммарное количество фаз плодоношений, деленное на количество лет наблюдений. Для анализа также использовали коэффициент вариации продолжительности периода плодоношения.

Климатические показатели ареалов распространения видов определяли методами ГИС (геоинформационные системы). Для этого путем совмещения двух полигональных слоев подготовили карты распространения видов. На первой из них были указаны границы административных территорий, для которых имелись литературные данные о встречаемости видов. Второй слой включал результаты моделирования экологических ниш. Картографические модели биоклиматического пространства подготавливали с помощью пакета OpenModeler Desktop 1.1.0. [11]. Рабочим алгоритмом был выбран Bioclim [6]. В качестве входных данных о биоклиматических переменных применяли 19 растровых слоев [8], которые отображают глобальное распределение основных показателей температуры и осадков (табл. 1).

Детализация названных карт составляет 2,5', что равняется 5 км на экваторе. Кроме того, использовали глобальную карту высот с дискретизацией 30". Исходные данные о координатах находок видов получали из базы данных проекта Global biodiversity information facility. При составлении таблицы с указанием местоположения находок учитывали только данные натуральных сборов или наблюдений. По визуальной оценке исключали из таблиц наблюдения, достоверность которых вызывала сомнение, так для ряда видов в базе данных указаны места сборов на территориях, которые заведомо не принадлежат к ареалам

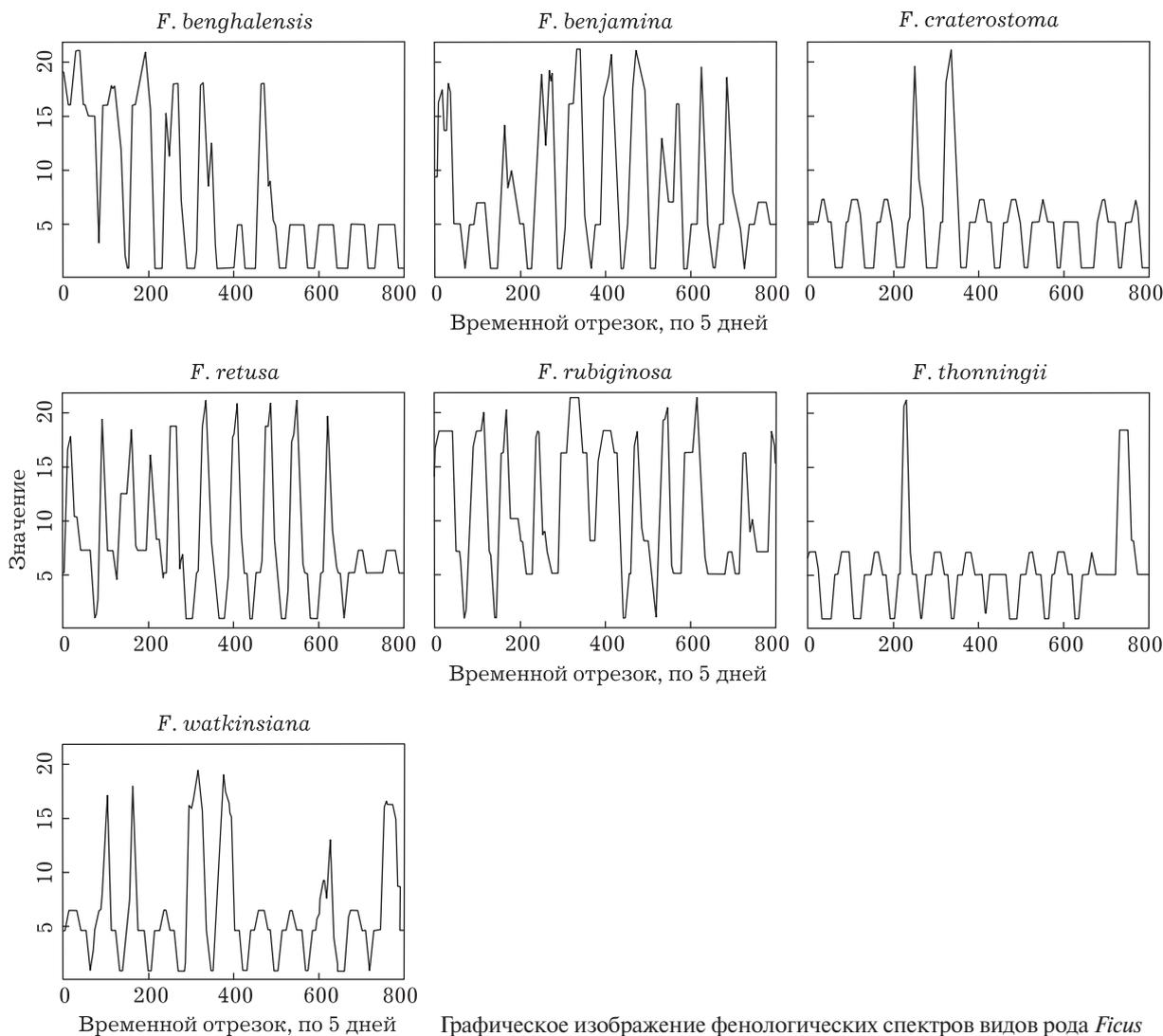
Таблица 1. Значение климатических показателей

Шифр	Значение	Шифр	Значение
Bio1	Средняя годовая температура	Bio11	Средняя температура самой холодной четверти
Bio2	Показатель средней дневной температуры	Bio12	Среднегодовые осадки
Bio3	Изотермичность (Bio2/Bio7)·100	Bio13	Осадки самого влажного месяца
Bio4	Температурная сезонность	Bio14	Осадки самого сухого месяца
Bio5	Максимальная температура самого теплого месяца	Bio15	Сезонность осадков (коэффициент вариации)
Bio6	Минимальная температура самого холодного месяца	Bio16	Осадки самой влажной четверти
Bio7	Отношение средних годовых температур	Bio17	Осадки самой сухой четверти
Bio8	Средняя температура самой влажной четверти	Bio18	Осадки самой теплой четверти
Bio9	Средняя температура самой сухой четверти	Bio19	Осадки самой холодной четверти
Bio10	Средняя температура самой теплой четверти		

природного распространения (места интродукции на других континентах или в закрытом грунте). Из выборки исключали так же наблюдения, относящиеся к искусственным насаждениям или городским территориям. После построения модели получали глобальные растровые покрытия со значениями от 0 до 1. Такие карты показывают, насколько совокупность климатических факторов в каждой точке соответствует экологической валентности конкретного вида. Для дальнейшего анализа участки покрытия со значениями выше 0,8, считали территориями, подходящими для произрастания вида (пространственным отображением потенциальной экологической ниши вида). Такие участки объединяли в один полигональный объект. На следующем этапе проводили процедуру пересечения между полученными полигональными объектами и объектами, являющимися границами административных территорий, на которых, по данным флористических списков, встречаются анализируемые виды. Полученные результирующие области считали ареалами естественного распространения видов. Климатические характеристики ареалов получали путем учета всех значений пикселей исходных климатических карт, которые попадали в пределы ареала. Таким образом по-

лучали сводные таблицы с распределением климатических признаков в пределах ареалов для каждого вида. С учетом того, что исходные карты являются результатом интерполяционных моделей, отдельные значения переменных биоклимата, по сути, не могут считаться независимыми наблюдениями.

Многомерные таблицы экологических факторов сложны для обработки стандартными методами. Исходя из этого, для дальнейшего анализа нами был выбран непараметрический тест Мантеля с проверкой методом перестановок [9]. Для каждого из параметров цикличности и биоклимата строили матрицы расстояний между видами. Использовали евклидову метрику. Далее тестировали наличие значимых связей между парами матриц (цикличность—биоклимат), количество перестановок — 10 000. В данном случае тест Мантеля позволяет определить, связаны ли различия между видами по одному фактору с различиями по другому фактору. Таким образом проверяли рабочую гипотезу о том, что параметры цикличности фенологии видов связаны с одним из климатических параметров ареалов распространения. Знак зависимости определяли по корреляции между средними значениями климатических показателей и показателями цикличности.



Статистическую обработку проводили с использованием R 2.15.1 [13], манипуляции с картографическим материалом выполняли в среде Quantum GIS Worclow 1.8.0. [7].

Результаты

При визуальной оценке графиков фенологических спектров было установлено, что все виды в той или иной степени проявляют цикличность, приуроченную к смене времен года. У всех видов хотя бы один раз за наблюдаемый период имел место процесс образования сикониев. *Ficus rubiginosa* образовывал

сиконии во все годы наблюдений, а *Ficus craterostoma* и *F. thonningii* — только дважды. Графическое изображение фенологических спектров, переведенных в числовой формат, приведено на рисунке.

Анализ периодограмм позволил установить, что у всех изучаемых видов можно выделить наиболее выраженный пик интенсивности. Периоды, которым соответствуют эти пики, имеют значения от 75,67 до 76,18 пятидневных отрезков, что соответствует периоду наблюдения в 376–380 дней, то есть основной период циклического повторения фено-

логических паттернов является близким к годовому. Данные о величине наиболее выраженных пиков периодограмм и показатели

Таблица 2. Показатели цикличности фенологических ритмов

Вид	Интенсивность	Частота плодоношения	Вариация периодов плодоношения
<i>Ficus benghalensis</i>	5 493,72	0,54	1,22
<i>Ficus benjamina</i>	13 764,35	0,72	0,70
<i>Ficus craterostoma</i>	3 684,67	0,18	2,44
<i>Ficus retusa</i>	7 473,32	0,72	0,69
<i>Ficus rubiginosa</i>	6 684,87	1,00	0,62
<i>Ficus thonningii</i>	2 480,61	0,18	2,47
<i>Ficus watkinsiana</i>	5 234,21	0,45	1,69

частоты и вариации периодов плодоношения представлены в табл. 2.

Визуальная оценка периодограмм показала, что для *F. benghalensis* свойственно формирование пологого пика интенсивности на периоде, близком к 11 годам (интенсивность — 2916,76). Данный факт свидетельствует о значительной зашумленности фенологических спектров данного вида. Несмотря на это, самый высокий пик на периоде приблизительно в один год является достоверным при $p = 0,05$.

В результате проведения процедуры моделирования экологических ниш и ограничения моделей по данным флористических списков получены карты наиболее вероятных территорий распространения изучаемых видов. Согласно им составлены выборки климатических параметров в границах ареалов. В соответствии с выбранной схемой анализа полу-

Таблица 3. Результаты теста Мантеля

Параметр	Высота пика		Вариации периода плодоношения		Частота плодоношения	
	Stat.	Sig.	Stat.	Sig.	Stat.	Sig.
Bio1	-0,33	0,824	-0,15	0,631	0,08	0,367
Bio2	0,05	0,444	-0,13	0,577	0,00	0,355
Bio3	-0,01	0,497	0,25	0,205	0,17	0,283
Bio4	-0,31	0,880	0,11	0,189	0,14	0,252
Bio5	-0,28	0,818	-0,17	0,743	-0,14	0,625
Bio6	-0,24	0,756	0,00	0,437	0,14	0,276
Bio7	-0,27	0,849	-0,12	0,652	-0,05	0,486
Bio8	-0,43	0,936	-0,18	0,660	0,00	0,468
Bio9	-0,23	0,734	0,11	0,331	0,32	0,054
Bio10	-0,34	0,883	-0,18	0,752	-0,15	0,675
Bio11	-0,26	0,764	0,08	0,382	0,23	0,194
Bio12	0,28	0,146	-0,20	0,812	-0,07	0,538
Bio13	-0,05	0,603	-0,32	0,910	-0,12	0,636
Bio14	0,62	0,012	0,05	0,211	0,09	0,276
Bio15	-0,14	0,552	0,16	0,165	0,24	0,123
Bio16	0,01	0,605	-0,31	0,904	-0,12	0,625
Bio17	0,61	0,009	0,05	0,202	0,09	0,277
Bio18	0,23	0,274	-0,02	0,440	0,00	0,419
Bio19	0,57	0,017	0,41	0,087	0,30	0,115

Примечание: Stat. — значение статистики теста Мантеля; Sig. — эмпирический уровень значимости, установленный методом перестановок. Жирным шрифтом выделены достоверные значения.

чены матрицы математического расстояния между видами: 19 матриц по климатическим показателям и 3 матрицы по показателям цикличности фенологии. Между этими группами матриц проверены корреляционные связи. Результаты теста Мантеля представлены в табл. 3.

Из данных табл. 3 следует, что достоверными являются зависимости между высотой пика периодограмм и климатическими показателями Bio14, Bio17 и Bio19. Для этих пар связанных параметров были получены коэффициенты корреляции. Установлено, что все связи являются прямо пропорциональными.

Обсуждение

Установлено, что для всех изученных видов характерна выраженная годовая ритмичность наступления фенологических событий. Это может свидетельствовать о высоком адаптивном потенциале представителей рода *Ficus*. Выявленные признаки цикличности значительно отличаются у разных видов. Исходя из результатов периодограмм можно предположить, что виды африканской флоры менее склонны к акклиматизации в сезонных условиях, но данное предположение необходимо проверить дополнительными исследованиями. Сопоставление фенологических особенностей видов с их географическим распространением показало, что широтное распространение и связанное с ним изменение длины светового дня или приуроченность к разным полушариям, по-видимому, не детерминируют уровень цикличности феноспектров при интродукции в выраженные сезонные условия. Так *F. benjamina* и *F. thonningii* распространены практически в одинаковых широтных границах, но проявляют соответственно самую высокую и самую низкую цикличность, в то же время *F. watkinsiana* и *F. benghalensis* имеют сходную цикличность, но произрастают в разных полушариях и климатических зонах.

Согласно результатам статистического анализа цикличность фенологического ритма изученных видов достоверно связана с сезонной неоднородностью увлажнения в есте-

ственных ареалах. Наибольшая цикличность феноритмов была характерна для видов, произрастающих в условиях с большим количеством осадков в самый сухой период года. Логично предположить, что виды, произрастающие в сезонных условиях, должны иметь ряд преадаптаций, направленных на устойчивость к периодическим колебаниям климатических параметров. Результаты нашей работы данное предположение опровергают. Если учесть, что увлажнение в условиях оранжереи является достаточным в течение всего года, то можно предположить, что отсутствие периода относительного недостатка влаги может быть причиной низкой успешности акклиматизации некоторых видов фикусов. Согласно выводам М. Tweheyo и G. Zhang [14, 15], смена влажного и относительно сухого периода оказывает воздействие на процесс смены листьев у фикусов разных подродов. Исходя из этого, можно предположить, что сезонные колебания доступности влаги необходимы для адекватного протекания неких физиологических процессов. При этом виды, для ареалов которых цикличность осадков не свойственна, не требуют периода недостаточного увлажнения, а следовательно, условия оранжерей являются для них адекватными. Данное предположение также нуждается в экспериментальной проверке.

Нами установлено только фактическое наличие связи между цикличностью фенологического ритма при интродукции и климатом естественных ареалов. Для прогнозирования перспективных источников интродукции необходимо установить количественные характеристики зависимостей.

1. Александрова М.С., Бульгин Н.Е., Ворошилов В.Н. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. — М.: ГБС АН СССР, 1975. — 28 с.
2. Бокс Д., Дженкинс Г. Анализ временных рядов, прогноз и управление. Ч. 1. — Л.: Наука, 1974. — 403 с.
3. Горницкая И.П., Ткачук Л.П. Итоги интродукции тропических и субтропических растений в Донецком ботаническом саду НАН Украины. — Донецк: Донбасс, 1999. — 288 с.

4. Иванченко В.А., Гродзинский А.М., Черевченко Т.М. и др. Фитоэргономика. — К.: Наук. думка, 1989. — 296 с.
5. Серая А.Л. Интродукция некоторых видов рода *Ficus* L. и использование их в фитодизайне: Автореферат дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. — Новосибирск, 2008. — 22 с.
6. Anderson R.P., Lewc D., Peterson A.T. Evaluating predictive models of species' distributions: criteria for selecting optimal models // Ecological Modelling. — 2003. — **162**. — P. 211–232.
7. Development Team (2013). Quantum GIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation Project. Режим доступа: <http://qgis.osgeo.org>.
8. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // Int. J. Climatol. — 2005. — **25**. — P. 1965–1978.
9. Lichstein J.W. Multiple regression on distance matrices: a multivariate spatial analysis tool // Plant Ecology. — 2007. — **131**. — P. 188–117.
10. Mcpherson J.R. Phenology of Six *Ficus* L., *Moraceae*, species and its effects on pollinator survival // Geographical Research. — 2005. — **43** (3). — P. 297–305.
11. Muñoz M.E., Giovanni R., Siqueira M.F. openModeler: a generic approach to species' potential distribution modeling // GeoInformatica. — 2011. — **15** (1). — P. 111–135.
12. Pereira R.A.S., Rodrigues E., Jr A.O.M. Phenological patterns of *Ficus citrifolia* (*Moraceae*) in a seasonal humid-subtropical region in Southern Brazil // Plant Ecol. — 2007. — **188**. — P. 265–275.
13. R Core Team (2012). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>.
14. Tweheyo M., Lye K.A. Phenology of figs in Budongo Forest Uganda and its importance for the chimpanzee diet // African Journal of Ecology. — 2003. — **41**. — P. 306–316.
15. Zhang G., Song Q., Yan D. Phenology of *Ficus racemosa* in Xishuangbanna, South-west China // Biotropical. — 2006. — **38** (3). — P. 334–341.

Рекомендовал к печати Р.В. Иванников

I.I. Стрельников

Донецкий ботанический сад НАН України,
Україна, м. Донецьк

КЛІМАТИЧНІ ПЕРЕДУМОВИ ЦИКЛІЧНОСТІ ФЕНОЛОГІЧНИХ РИТМІВ ІНТРОДУЦЕНТІВ РОДУ *FICUS* L.

Наведено результати вивчення циклічності фенологічних виявів 7 видів роду *Ficus* L. в умовах інтродукції. Запропоновано варіант аналізу фенологічних спектрів методом періодограм. Установлено, що схильність видів до циклічності ритмів розвитку пов'язана з такими показниками клімату природних ареалів, як кількість опадів у найсухішу і/або найхолоднішу чверть року.

Ключові слова: *Ficus* L., фенологія, циклічність, клімат.

I.I. Strelnikov

Donetsk Botanical Garden,
National Academy of Sciences of Ukraine,
Ukraine, Donetsk

CLIMATIC BACKGROUND OF CYCLIC PHENOLOGICAL RHYTHMS OF INTRODUCED *FICUS* L. SPECIES

The results of investigation of phenological cyclic patterns of seven species from genus *Ficus* L. in conditions of introduction are given. We propose the variant of phenological spectrum analysis with the periodogram method. Analysis shows that the species ability to cyclic development connect with some climate factors in natural geographical ranges. Those factors are precipitation amount in the most dry or/and the most cold quarter of year.

Key words: *Ficus* L., phenology, cyclic, climate.