

УДК 581.543:635.92(571.1)

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ ОТКЛИК РАСТЕНИЙ РАЗЛИЧНЫХ БИОМОРФ НА ИЗМЕНЕНИЕ КЛИМАТА В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

© 2024 г. Э. С. Фомин*, Т. И. Фомина**, @

*Федеральный исследовательский центр “Институт цитологии и генетики СО РАН”,
пр. Лаврентьева, 10, Новосибирск, 630090 Россия

**Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090 Россия

@E-mail: fomina-ti@yandex.ru

Поступила в редакцию 02.05.2023

После доработки 22.08.2023

Принята к публикации 22.08.2023

Приведены результаты 20-летнего исследования (1996–2015 гг.) фенологии 78 видов многолетних растений, относящихся к биоморфологическим группам хамефитов, гемикриптофитов и геофитов. На фоне рассчитанных линейных трендов температур воздуха и осадков за теплый сезон года в Новосибирске проанализировано смещение времени фенологических событий. Полученные тренды для групп видов разнонаправленны и значительно варьируют по величине. При этом большая часть смещений фенологии обусловлена не трендами, а межгодовой изменчивостью климатических показателей.

Ключевые слова: метеотренды, фенологические тренды, хамефиты, гемикриптофиты, геофиты, Западная Сибирь.

DOI: 10.31857/S1026347024030031, EDN: VAYSBX

В современных условиях существенно возрос интерес к фенологии растений как одному из надежных биоиндикаторов глобального изменения климата (Reñuelas *et al.*, 2009; Lippmann *et al.*, 2019). Многочисленные исследования последних десятилетий в умеренных экосистемах Северного полушария показывают продвижения в весенней фенологии растений и задержки осенних событий, при этом выявленные фенологические тренды в целом соответствуют паттернам изменения температуры (Walther *et al.*, 2002; Menzel *et al.*, 2006; Cleland *et al.*, 2007). Установлена высокая вариабельность смещений фенологии в зависимости от региона, видового состава, а также от длины временного ряда, дат его начала и окончания, которые имеют решающее значение для выявления тенденций (Sparks, Menzel, 2002; Bertin, 2008; Piao *et al.*, 2019). Даже в пределах одного местообитания растения проявляют контрастные реакции на долгосрочное изменение климата и его межгодовые флуктуации, обусловленные неодинаковой чувствительностью фенологических явлений и видов (Miller-Rushing *et al.*, 2008; Gordo, Sanz, 2010; Lehoczky *et al.*, 2016; Chmura *et al.*, 2019).

Поскольку фенологические признаки служат одним из проявлений жизненной формы (*growth form*), ряд авторов исследовали корреляции фенологических смещений с биоморфологическими особенностями видов. По данным Рут с соавт. (Root *et al.*, 2003), в умеренных и бореальных широтах весенняя

фенология травянистых растений более чувствительна к изменению климата, чем древесных. Аналогичные результаты получены для цветения, независимо от его сроков в течение сезона (Mo *et al.*, 2017). Однако в других работах показана противоположная тенденция изменения фенологии: деревья, кустарники и кустарнички в среднем опережают травы по интенсивности смещений фенофаз (Ge *et al.*, 2015; Rosbakh *et al.*, 2021; Kubov *et al.*, 2022). Полагают, что воздействие весеннего потепления или осеннего похолодания на травянистые растения смягчается снежным покровом, почвой и окружающей растительностью, тогда как деревья и кустарники, расположенные в воздушной среде, испытывают более сильное, непосредственное воздействие температур и инсоляции. Это косвенно подтверждается результатами двух метаанализов, в одном из которых изменение весенней фенологии не доказано у 68 % видов трав (Parmesan, Yohe, 2003), а в другом — у 59 % (Khanduri *et al.*, 2008), тогда как доля фенологически нечувствительных древесных видов составила всего 18 % и 14 % соответственно.

Имеющиеся данные касаются крупных подразделений жизненных форм, таких как древесные и травянистые растения. Немногие авторы при анализе смещений фенологии среди древесных выделяют вечнозеленые и листопадные виды, а среди травянистых — граминоиды и разнотравье (Iversen *et al.*, 2009; König *et al.*, 2018). Представляет интерес выявление

фенологических реакций в более мелких подразделениях биоморф, объединяющих функционально более близкие виды. К тому же крайне мало исследований и обобщений фенологических данных проведено *ex situ*. В последнее время акцентируется значение региональных работ, выполненных на многих видах, для выявления закономерностей смещений фенологии в связи с динамикой местного климата (Robbirt *et al.*, 2011; Berend *et al.*, 2019; Primack *et al.*, 2021). Полагают, что преимущественно фенотипическая пластичность функциональных признаков, включая сроки фенологического развития, обеспечивает адаптацию растений на фоне прогрессирующего изменения климата (Franks *et al.*, 2014; Gratani, 2014).

Настоящая работа является продолжением исследования фенологии многолетних растений в условиях лесостепи Западной Сибири. Ранее нами (Фомин, Фомина, 2021) изучались реакции различных феноритмотипов. Цель данного исследования состояла в оценке фенологических смещений у видов различных биоморф в связи с тенденцией изменения климата Новосибирска.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты и методики исследования. В коллекции декоративных растений природной флоры Центрального сибирского ботанического сада (ЦСБС СО РАН) изучали фенологию и жизненные формы 78 видов многолетников. Сбор данных осуществляли

в период 1996—2015 гг. Фенонаблюдения проводили регулярно, 2—3 раза в неделю, в течение всего сезона вегетации, используя методику для травянистых многолетних растений И. Н. Бейдеман (1974). Жизненные формы видов описывали в конце вегетационного периода у особей зрелого генеративного состояния с применением классических подходов биоморфологии растений (Raunkiaer, 1934; Серебряков, 1964). Многолетники произрастали на делянках 1—3 м², соответственно, число особей разных видов было неодинаковым и различалось по годам, но не менее 4—6 шт. каждого вида на момент наблюдения. Поскольку немаловажной задачей было поддержание декоративного состояния коллекции, нами проводились своевременные мероприятия по пересадке и делению растений, не допускающие перехода в старое генеративное состояние. Поэтому наблюдения охватывали особи зрелого генеративного состояния, а при наличии самосева у некоторых видов (*Allium ramosum*, *Hyssopus officinalis*, *Linum perenne*) — также молодые генеративные.

По классификации С. R. Raunkiaer (1934), исследованные виды составили биоморфологические группы хамефитов (12), гемикриптофитов (43) и геофитов (23) (табл. 1). Среди них *Hyssopus officinalis*, *Satureja montana* и *Thymus mongolicus* — полукустарнички, остальные виды принадлежат к травянистым поликарпикам (Фомина, 2012). Для характеристики климатических показателей за период исследования использовали данные по метеостанции Огурцово (№ 29638, <https://rp5.ru/> Архив погоды в Огурцово).

Таблица 1. Распределение исследованных видов по биоморфологическим группам

Хамефиты
<i>Aizopsis hybrida</i> (L.) Grulich, <i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch, <i>Eremogone saxatilis</i> (L.) Ikonn., <i>Hyssopus officinalis</i> L., <i>Hylotelephium ewersii</i> (Ledeb.) H. Ohba, <i>Phlox subulata</i> L., <i>Satureja montana</i> L., <i>Sedum album</i> L., <i>S. reflexum</i> L., <i>S. spurium</i> Bieb., <i>Thymus mongolicus</i> (Ronn.) Ronn., <i>Veronica incana</i> L.
Гемикриптофиты
<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Aizopsis aizoon</i> (L.) Grulich, <i>Anaphalis margaritacea</i> (L.) A. Gray, <i>Aquilegia sibirica</i> Lam., <i>Aster tataricus</i> L. fil., <i>Bistorta major</i> S. F. Gray, <i>Brunnera sibirica</i> Stev., <i>Campanula alliariifolia</i> Willd., <i>C. persicifolia</i> L., <i>C. rapunculoides</i> L., <i>C. trachelium</i> L., <i>Centaurea dealbata</i> Willd., <i>Clematis recta</i> L., <i>Coreopsis grandiflora</i> Hogg, <i>Dianthus versicolor</i> Fisch. ex Link, <i>Dracocephalum grandiflorum</i> L., <i>D. ruyschiana</i> L., <i>Filipendula palmata</i> (Pall.) Maxim., <i>F. rubra</i> (Hill) Rob., <i>F. ulmaria</i> (L.) Maxim., <i>F. vulgaris</i> Moench, <i>Gentiana macrophylla</i> Pall., <i>Geranium pratense</i> L., <i>G. sanguineum</i> L., <i>Heliopsis scabra</i> Dun., <i>Heuchera sanguinea</i> Engelm., <i>Lavatera thuringiaca</i> L., <i>Leontopodium leontopodioides</i> (Willd.) Beauv., <i>Lychnis chalconica</i> L., <i>Lysimachia punctata</i> L., <i>L. vulgaris</i> L., <i>Lythrum salicaria</i> L., <i>Mentha longifolia</i> (L.) Huds., <i>Monarda didyma</i> L., <i>M. fistulosa</i> L., <i>Nepeta sibirica</i> L., <i>Physostegia virginiana</i> (L.) Benth., <i>Polemonium caeruleum</i> L., <i>Primula macrocalyx</i> Bunge, <i>Rheum rhabarbarum</i> L., <i>Thalictrum aquilegifolium</i> L., <i>V. cucullata</i> Ait., <i>Viola hirta</i> L.
Геофиты
<i>Aconitum kusnezoffii</i> Reichenb., <i>Adonis vernalis</i> L., <i>Allium aflatunense</i> B. Fedtsch., <i>A. microdictyon</i> Prokh., <i>A. obliquum</i> L., <i>A. ramosum</i> L., <i>A. schoenoprasum</i> L., <i>A. senescens</i> L. ssp. <i>glaucum</i> (Schrud.) Friesen, <i>Anemonidium canadense</i> (L.) A. Löve & D. Löve, <i>A. dichotomum</i> (L.) Holub, <i>Anemonioides altaica</i> (C. A. Mey.) Holub, <i>Asparagus officinalis</i> L., <i>Convallaria majalis</i> L., <i>Corydalis bracteata</i> (Steph.) Pers., <i>Erythronium sibiricum</i> (Fisch. et C. A. Mey.) Kryl., <i>Hemerocallis minor</i> Mill., <i>Lilium pensylvanicum</i> Ker.-Gawl., <i>L. pilosiusculum</i> (Frey) Misch., <i>L. pumilum</i> Delile, <i>Paeonia lactiflora</i> Pall., <i>Platycodon grandiflorus</i> (Jacq.) A. DC., <i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce, <i>Thalictrum flavum</i> L.

Статистическая обработка результатов. Данные метеорологических и фенологических наблюдений обрабатывали стандартными методами с помощью пакета MS Excel и собственных программ, написанных на языке программирования C++. За период исследования вычислены метеорологические тренды температуры воздуха T и количества осадков R теплого сезона года. Использовали метод построения линейных трендов на каждую дату с 1 апреля по 31 октября с последующим вычислением простого скользящего среднего в окне шириной 30 суток с целью сглаживания краткосрочных флуктуаций и выявления основных изменений. Далее рассчитывали тренды фенологических событий для отдельных видов и биоморфологических групп.

Для построения трендов и оценки их достоверности применяли бутстреп (Efron, 1979; Singh, 1981). Нами проанализированы даты фенологических событий за 20-летний период и их смещения, обусловленные линейными трендами за тот же период времени. Поскольку большая часть анализируемых распределений признаков не является нормальной, для представления данных вместо средних арифметических значений со среднеквадратическим отклонением использовали медианные значения (Me) с доверительным интервалом $\sigma_{68,2}$, который включает 68.2 % наиболее вероятных событий. Расчет корреляций производили с использованием линейного коэффициента Пирсона r . Для интерпретации величины корреляции применяли шкалу, в которой границы категорий смещены в сторону низких значений: $|r| \leq 0.1$ — слабая; $0.1 < |r| < 0.3$ — средняя и $|r| \geq 0.3$ — высокая, при этом малое значение r необязательно означает малые последствия (Котеров и др., 2019). Такой подход оправдан для анализа фенологических реакций растений, проявляющих высокую инерционность в ответ на непрерывные, разномасштабные и разнонаправленные изменения погодных условий. В качестве уровня значимости принято $\alpha = 0.05$.

Климатические условия пункта исследования. Город Новосибирск (55°2'29.4" N, 82°56'4.6" E) расположен в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины (Приобское плато), в лесостепной зоне, на стыке подзон гемибореальных лесов и северной лесостепи. Климат местности континентальный, умеренно-холодный с недостаточным увлажнением. Средние температуры зимних месяцев равны $-15...-18^\circ\text{C}$, летних $16...19^\circ\text{C}$. Безморозный период длится 96—146 дней. Среднегодовое количество осадков равно 440 мм, из них в теплый сезон выпадает 320 мм. Среднегодовое значение продолжительности солнечного сияния составляет 2088 часов. Тенденция потепления климата в Новосибирске за последние полвека проявилась ростом среднегодовой температуры воздуха на 0.27°C за десятилетие, в основном за счет переходных сезонов, а температурный фон летних месяцев остается практически постоянным. Изменился режим увлажнения:

в теплый сезон года количество осадков сократилось на 11 мм, тогда как высота снежного покрова увеличивалась на 4 см за десятилетие и период его устойчивого залегания удлинился почти на две декады. Характерной чертой текущего изменения климата в Новосибирске является увеличение амплитуды межгодовой изменчивости климатических показателей, при общей тенденции потепления отмечаются циклические колебания метеоусловий в сторону похолодания (Воронина, Гриценко, 2011; Лучицкая и др., 2014).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Метеорологические тренды. Теплый сезон года (апрель—октябрь) за период исследования характеризовался высокой изменчивостью по условиям увлажнения ($V = 32\%$). Наиболее засушливым выдался сезон 1999 г. (101 мм), по сравнению с которым в самые влажные сезоны 1996 и 2013 гг. осадков выпало более, чем в 4 раза. Среднее значение за период составило 271 ± 19 мм, что на 15 % меньше климатической нормы. Температурный фон отличался несущественными колебаниями ($V = 6.3\%$) с минимальным значением 12.1°C для 1996 и 2013 гг. и максимальными — для 1999 г. (14.9°C) и 2012 г. (15.3°C) при средней величине показателя $13.4 \pm 0.2^\circ\text{C}$. Тренды климатических параметров теплого сезона за 20-летний период незначительны: средняя температура воздуха повысилась на 0.16°C , а количество осадков практически не изменилось (-0.01 мм).

Нами обнаружены существенные внутрисезонные тренды метеоусловий (суммы температур и количества осадков), в соответствии с которыми выделены фенологические субсезоны на основе работы Г. Э. Шульца (1981) (рис. 1). Ранней весной заметно потеплело ($+39.6^\circ\text{C}$), тогда как зеленая весна стала более влажной и значительно более холодной (-63.1°C ; $+16.6$ мм). В перволетье возросла вероятность жаркой и сухой погоды ($+32.7^\circ\text{C}$; -40.7 мм), но в разгар лета количество осадков заметно увеличилось ($+33.7$ мм). В первоосень сложились условия относительного тепла и сухости ($+28.7^\circ\text{C}$; -14.4 мм), а в субсезон золотой осени при тех же значениях температур повысилось увлажнение ($+15.9$ мм). Продолжительность вегетационного периода со среднесуточными температурами воздуха выше 5°C достоверно увеличилась на 12 дней, периода с активными температурами выше 10°C — на 8 дней. При этом безморозный период сократился на 5 дней за счет смещения даты последнего весеннего заморозка (из-за похолодания в мае). Сход снежного покрова отмечался 12 апреля, с задержкой на 4 дня, при той же среднемноголетней дате установления — 1 ноября.

Фенологические тренды. Вычисление трендов $\Delta\eta$ производили путем построения линейной

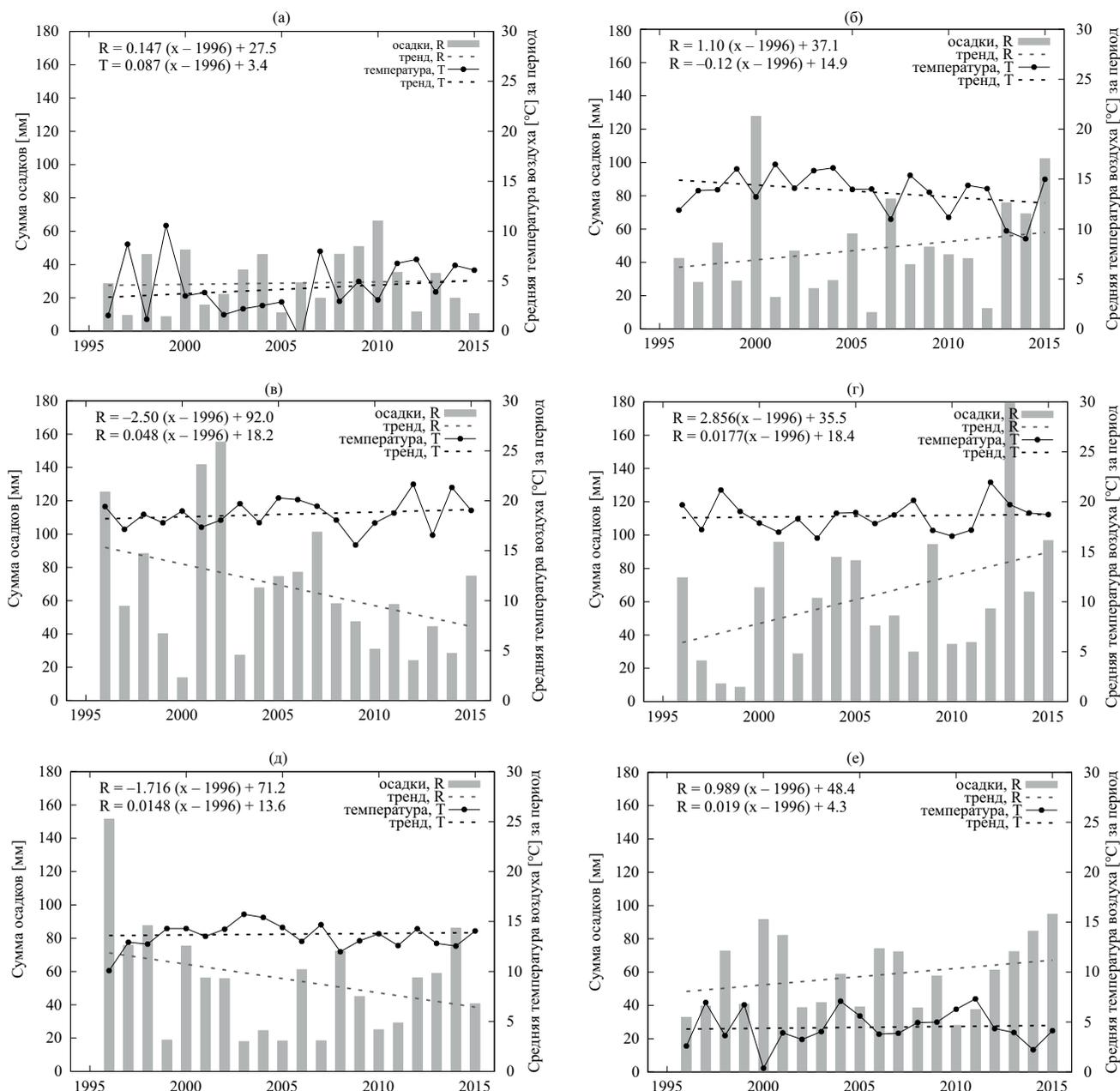


Рис. 1. Тренды метеорологических показателей субсезонов теплого периода года в Новосибирске: а — ранняя весна (1 апреля — 5 мая); б — зеленая весна (6 мая-10 июня); в — первоцветье (11 июня — 15 июля); г — полное лето (16 июля — 15 августа); д — первоосень (16 августа — 20 сентября); е — золотая осень (21 сентября — 31 октября).

регрессии η (год) = $\alpha + \beta$ (год — 1996), где η — дата наступления фенофазы или ее продолжительность; α — значение η в 1996 году, β — скорость изменения η . В таблицах 2 и 3 приведены результаты статистического анализа смещения дат фенологических событий (фенофаз и межфазных периодов) по биоморфологическим группам видов. Обработка данных на уровне групп за счет значительного увеличения объема выборок, до нескольких тысяч записей, позволяет повысить точность и достоверность полученных трендов. Виды каждой

группы в процентном выражении распределились на поддерживающие тренд N^+ и отклоняющиеся в противоположную сторону N^- ($p_v \leq \alpha$), при этом разность $100 - N^+ - N^-$ представляет долю видов, индифферентных к изменению климата.

Корреляции фенофаз с метеоусловиями. Рис. 2 демонстрирует зависимость средних дат начала вегетации в группах от погодных условий весны — даты схода снежного покрова и сумм температур воздуха выше 5°C , а также средних дат начала цветения от сумм температур воздуха выше 10°C . Корреляции

Таблица 2. Тренды вегетации биоморфологических групп

Группа	$Me\{\sigma_{68,2}\}$	$\Delta L\{\sigma_{68,2}\}$	R^2	N^-	N^+
Начало вегетации					
Хамефиты	27.04 {-6, 7}	4{-2, 3}	0.08	10	51
Гемикриптофиты	03.05 {-6, 7}	4{-5, 5}	0.11	21	60
Геофиты	03.05 {-5, 6}	3{-4, 5}	0.09	22	51
Конец вегетации					
Хамефиты	29.10 {-10, 10}	-3{-2, 3}	0.07	11	46
Гемикриптофиты	20.10{-10, 9}	-1{-5, 7}	0.07	36	42
Геофиты	16.09 {-9, 8}	2{-5, 5}	0.17	28	46
Период вегетации, дни					
Хамефиты	180 {-10, 12}	-8{-7, 5}	0.08	10	55
Гемикриптофиты	172 {-10, 10}	-6{-7, 11}	0.13	31	52
Геофиты	140 {-9, 9}	~ 0{-10, 7}	0.26	32	41

Примечание. $Me\{\sigma_{68,2}\}$ — медианное значение дат фенофаз с доверительным интервалом; $\Delta L\{\sigma_{68,2}\}$ — медианное значение смещения дат в днях, при этом отрицательное значение означает более раннее наступление фенофазы или сокращение межфазного периода, а положительное — более позднее наступление фенофазы или удлинение межфазного периода; R^2 — коэффициент детерминации тренда; N^- — процент видов группы, не поддерживающих тренд ($p_v \leq \alpha$), N^+ — процент видов группы, поддерживающих тренд ($p_v \leq \alpha$).

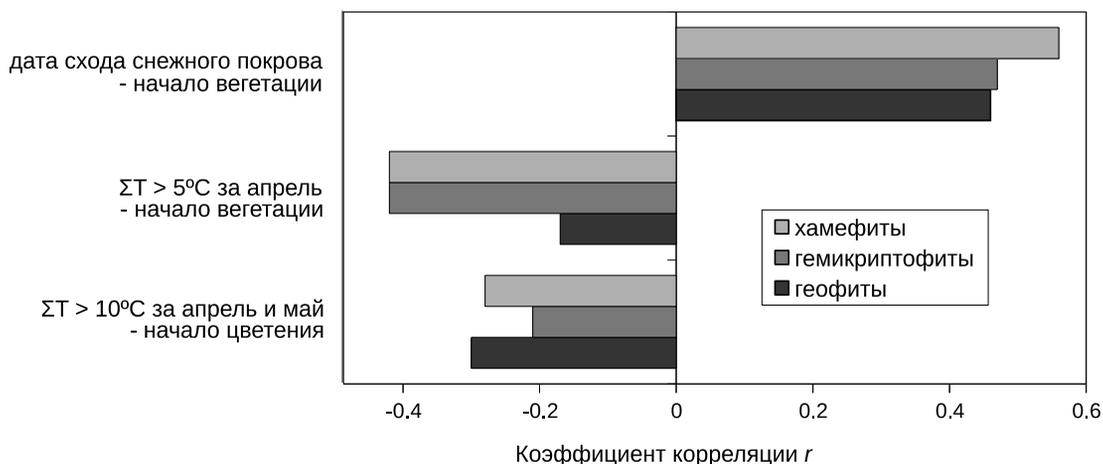


Рис. 2. Корреляции фенофаз начала вегетации и начала цветения в группах многолетников с погодными условиями весны.

со снеготаянием высокие и положительные, т. е. более длительное сохранение снежного покрова задерживает вегетативную фазу. Напротив, корреляции с температурными условиями отрицательные и наиболее высокие в начале сезона: накопление тепла стимулирует рост, особенно у хамефитов и гемикриптофитов, но при переходе к репродуктивной фазе эта зависимость ослабевает.

Мы также рассчитали корреляции средних дат начала цветения по группам с суммами температур воздуха выше 5°C и выше 10°C на разных

промежутках от времени наступления фенофазы, определив таким образом продолжительность предшествующих периодов с максимальным влиянием температур на начало цветения (рис. 3). Для пар значений смещение — коэффициент корреляции построены квадратичные регрессионные кривые по группам видов. Уравнения позволяют вычислить позицию и значение минимума каждой кривой: $R = (x - x_{\min})^2 / c + y_{\min}$, где коэффициенты x_{\min} и y_{\min} указывают на координаты минимума кривой.

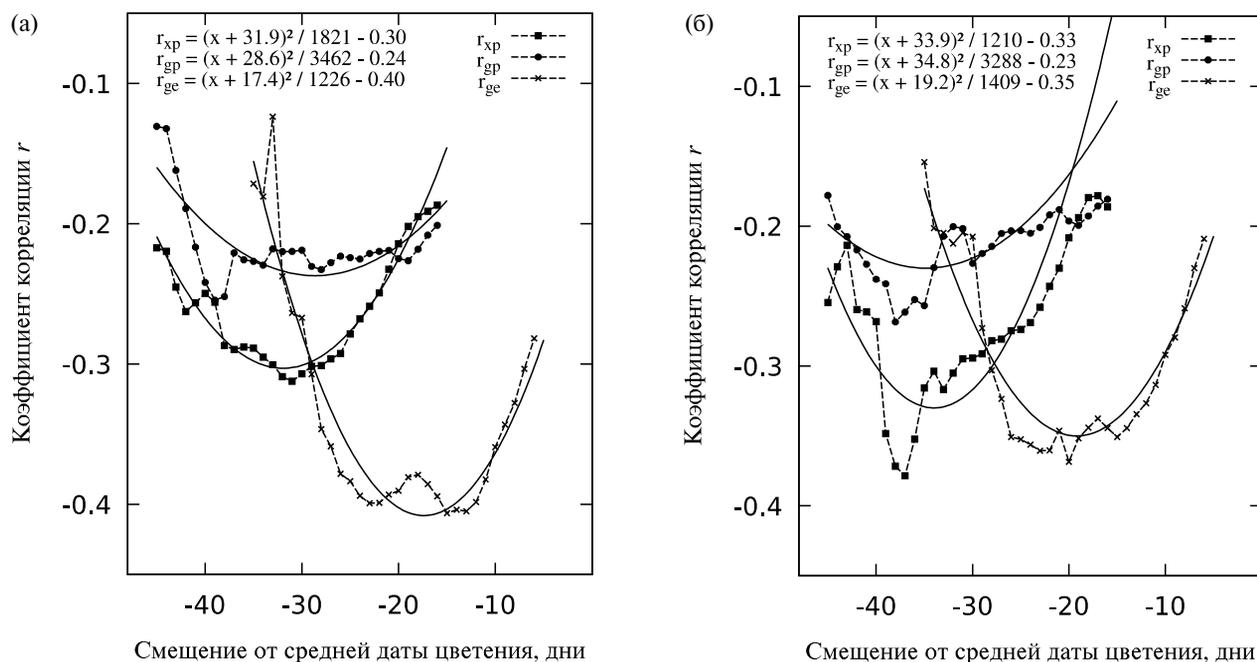


Рис. 3. Корреляции средних дат начала цветения в группах многолетников с суммами температур воздуха предшествующего периода: а — выше 5°C, б — выше 10°C. Обозначения: *xp* — хамефиты, *gp* — гемикриптофиты, *ge* — геофиты. Сплошные линии — квадратичные регрессионные кривые.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

В исследованиях по влиянию изменения климата на фенологию растений в умеренном поясе Северного полушария показана высокая чувствительность весенних фенологических событий, таких как распускание почек, разворачивание листьев, начало цветения к потеплению в конце зимы и ранней весной (Sparks, Menzel, 2002; Cleland *et al.*, 2007; Gordo, Sanz, 2010). У многолетников фенофаза начала вегетации в лесостепи Западной Сибири приходится на субсезон ранняя весна и для зимнезеленых видов означает возобновление фотосинтеза перезимовавших листьев, а для остальных видов — отрастание побегов. Начало вегетации коррелирует с температурными условиями и датой снеготаяния, которая зависит, в свою очередь, от количества накопленного тепла и высоты снежного покрова (рис. 2).

В исследуемый период рост снежного покрова составил около 8 см, достигнув 43 см (Лучицкая и др., 2014), а период его залегания удлинился, по нашим данным, на 4 дня. Несмотря на заметное потепление в апреле, сдвиг снеготаяния на более поздние сроки оказался основным фактором, влияющим на весеннюю фенологию многолетников. Ранее показано (Yun *et al.*, 2018), что высокий снежный покров и длительное снегозалежание задерживают начало вегетации из-за снижения поглощения солнечной радиации и потребления большего тепла на таяние снега. Поэтому увеличение снегопадов зимой может обнулить

воздействие повышенных температур на весенние фенофазы растений (Bertin, 2008).

По нашим данным, высокие положительные корреляции ($r = 0.46...0.56$) дат начала вегетации с датой схода снежного покрова означают, что сроки наступления фенофазы согласованы с направлением тренда во всех биоморфологических группах, при задержке на 3—4 дня в 2015 г. по сравнению с 1996 г. Корреляции средних дат начала вегетации с накопленными суммами активных температур отрицательные, но варьируют по величине. Менее зависимыми от температур воздуха оказались геофиты: это холодостойкие ранневесенние эфемероиды (*Anemoides altaica*, *Corydalis bracteata*, *Erythronium sibiricum*) или луковичные и корневищные виды с хорошо защищенными от внешних условий почками возобновления. У гемикриптофитов и хамефитов вегетативный рост происходит с одинаковой интенсивностью при температурах выше 5°C ($r = -0.42$), но у последних он возобновляется в среднем на 6 дней раньше (табл. 2). Анализ табл. 2 показывает, что тренд запаздывающего начала вегетации отмечался немногим более чем у половины многолетников, у 19—39 % видов даты начала вегетации не изменились, а для 10—22 % видов выявлено опережение.

По средним датам окончания вегетации установлена небольшая задержка для геофитов (+2 дня), небольшое опережение — для гемикриптофитов и хамефитов (−1 и −3 дня соответственно). При этом распределение видов в группах по направлению

смещений вегетативной фазы свидетельствует о том, что тренды осенних фенодат явно слабее весенних. Продолжительность вегетации у геофитов практически не изменилась, но сократилась значительно у гемикриптофитов (–6 дней) и хамефитов (–8 дней). Отчасти это обусловлено более поздним началом вегетации. Но в целом, как показали исследования, зависимость осенних фенофаз от внешних условий сложнее, чем весенне-летних (Menzel *et al.*, 2006; Ge *et al.*, 2015).

Один из механизмов сокращения периода вегетации заключается в том, что повышение сезонных температур усиливает поглощение углерода листьями и приводит к росту продуктивности, но из-за физиологических ограничений этот процесс вызывает более раннее старение листьев и сокращение продолжительности вегетации (Zani *et al.*, 2020). В случае травянистых многолетников смещение дат окончания вегетации имеет неоднородный характер. Действительно, у некоторых длительно вегетирующих гемикриптофитов с одной генерацией побегов в течение сезона (*Aizopsis aizoon*, *Anaphalis margaritacea*, *Lythrum salicaria*) период вегетации сократился на 4–9 дней, в то время как у других произошло его удлинение, например, у *Dracosephalum ruyschiana* — на 2 недели. Среди безрозеточных геофитов длительность вегетации также изменилась разнонаправленно, с увеличением до 15 дней у *Anemonidium dichotomum* и с уменьшением до 27 дней у *Adonis vernalis*.

Имеются данные, что повышение летних температур ускоряет окончание вегетации травянистых растений, а увеличение количества осадков его задерживает (Huang *et al.*, 2020). Наши расчеты показали, что даты окончания вегетации многолетников практически не зависят от суммы осадков в первоосень ($r = -0.05...-0.10$), но в предшествующий субсезон полное лето выявлены существенные отрицательные корреляции для гемикриптофитов ($r = -0.25$) и хамефитов ($r = -0.67$). Повышение влажности во второй половине лета привело к сокращению длительности вегетации этих групп многолетников (при этом зимнезеленые виды из расчетов были исключены). Большая разнородность смещений осенней фенологии, чем весенней, может быть обусловлена влиянием фотопериода или эндогенных факторов, механизмы которых недостаточно изучены (Карпиусова, 1985; Жмылев и др., 2001; Menzel *et al.*, 2020).

Примечательно, что в группе хамефитов процент видов, отклоняющихся от тренда по срокам начала, окончания и длительности вегетации, в 2–3 раза ниже, чем у гемикриптофитов и геофитов, а также самый высокий процент индифферентных видов. Вероятное объяснение состоит в том, что большинство хамефитов — растения, круглогодично сохраняющие зеленые листья, которые обеспечивают им более низкую фенологическую чувствительность. По некоторым данным (Aerts, 1995), благодаря наличию

тканей с высоким уровнем резистентности, как в долго живущих листьях, уменьшаются потери питательных веществ и тем самым снижается зависимость от климатических условий.

Фаза цветения большинства многолетников в Новосибирске приходится на субсезоны зеленая весна и первоцветье, поэтому нами вычислены корреляции дат начала цветения с суммами температур воздуха выше 10°C за апрель–май. Зависимость оказалась средней ($r = -0.21...-0.30$) для всех биоморфологических групп. Полагая, что на величину данной связи влияют разные сроки начала цветения видов, мы вычислили также корреляции дат начала цветения в группах с суммами активных температур воздуха за предшествующие периоды различной продолжительности (рис. 3). Это позволило установить временные промежутки до начала фазы цветения с максимальной зависимостью от суммы температур выше 5°C: 32 дня в среднем для хамефитов ($r = -0.30$), 29 дней — для гемикриптофитов ($r = -0.24$) и 17 дней — для геофитов ($r = -0.40$). При суммах температур выше 10°C соответствующие периоды составили: 35 дней для гемикриптофитов ($r = -0.23$), 34 дня — для хамефитов ($r = -0.33$) и 19 дней — для геофитов ($r = -0.35$). Таким образом, даты начала цветения отрицательно коррелируют с накопленными температурами, притом температурная чувствительность геофитов заметно выше.

Из данных табл. 3 следует, что среди признаков репродуктивной фенологии наиболее сильные отрицательные тренды показаны для длительности префлорального периода у хамефитов (–9 дней) и гемикриптофитов (–7 дней). Префлоральный период в этих группах существенно сократился, а продолжительность цветения, напротив, увеличилась на 3–4 дня, отчасти за счет более раннего начала цветения. У геофитов выявлены слабые отрицательные тренды длительности префлорального периода и периода цветения (–1 день) при небольшой задержке начала цветения (+2 дня). Выраженная тенденция к ускорению начала цветения у хамефитов при потеплении ранней весной обусловлена, как правило, наличием зимующих листьев, что позволяет перераспределять питательные вещества в пользу образования цветков, а не новых листьев (Iversen *et al.*, 2009). У геофитов большие траты на вегетативный рост, тем более в условиях запаздывающего начала вегетации, отсрочивают фазу цветения. Промежуточное положение занимают гемикриптофиты, 21% которых составляют зимнезеленые и факультативно зимнезеленые виды. Средние даты появления зрелых семян во всех группах приурочены к полному лету, но их тренды разнонаправленны: для хамефитов и геофитов показана задержка, тогда как у большинства гемикриптофитов семена созревали заметно быстрее (–5 дней).

При сравнении биоморфологических групп многолетников становится очевидным, что более слабые фенологические тренды в исследуемый

Таблица 3. Тренды репродуктивной фенологии биоморфологических групп

Группа	$Me\{\sigma_{68,2}\}$	$\Delta L\{\sigma_{68,2}\}$	R^2	N^-	N^+
Префлоральный период, дни					
Хамефиты	57 {–9, 7}	–9{–4, 5}	0.19	10	61
Гемикриптофиты	53 {–9, 8}	–7{–4, 6}	0.14	16	66
Геофиты	37 {–7, 7}	–1{–7, 4}	0.16	29	46
Начало цветения					
Хамефиты	26.06 {–5, 6}	–1{–6, 2}	0.08	19	37
Гемикриптофиты	25.06 {–6, 7}	–3{–5, 7}	0.12	31	51
Геофиты	09.06 {–6, 6}	2{–3, 3}	0.11	23	48
Период цветения, дни					
Хамефиты	41{–10, 8}	4{–7, 6}	0.11	21	41
Гемикриптофиты	39{–11, 11}	3{–11, 13}	0.18	31	52
Геофиты	18{–5, 6}	–1{–7, 3}	0.18	29	43
Зрелые семена					
Хамефиты	06.08{–6, 6}	4{–7, 5}	0.24	19	46
Гемикриптофиты	10.08{–7, 8}	–5{–7, 13}	0.25	28	56
Геофиты	08.08{–8, 7}	1{–8, 8}	0.21	31	44

Примечание. Обозначения — см. табл. 2.

период наблюдались у геофитов: меньше величина смещений фенофаз ΔL , ниже процент видов N^+ , поддерживающих тренды, и выше процент видов N^- с противоположным изменением фенологии. Это связано, по-видимому, с характером почек возобновления геофитов: они лучше защищены от перепадов температур в начале сезона и у многих видов хорошо дифференцированы, что снижает зависимость от погодных флуктуаций. По результатам интродукционных исследований, луковичные, клубнелуковичные и клубневые геофиты представляют наиболее консервативную группу травянистых многолетников с точки зрения их сезонной фенологии (Головкин, 1988). Хамефиты более устойчивы к колебаниям метеоусловий благодаря медленному расходованию запасов питательных веществ в зимующих листьях, о чем свидетельствует самая высокая среди биоморфологических групп доля видов, которые не изменили свою фенологию, как вегетативную, так и репродуктивную. Большинство хамефитов следуют доминирующим трендам фенологических смещений.

Наиболее отзывчивой на межгодовые колебания климатических показателей выглядит группа гемикриптофитов, судя по трендам начала вегетации, длительности префлорального периода, начала цветения и созревания семян. Их почки возобновления, расположенные у поверхности почвы, испытывают прямое воздействие снеготаяния и солнечной инсоляции ранней весной, в отличие от геофитов. Более высокая фенологическая чувствительность гемикриптофитов может быть обусловлена также

типом развития побегов: среди них гораздо больше видов с моноциклическими побегами (чем у геофитов), темпы формирования которых в значительной степени опосредованы условиями текущего сезона.

Обзор литературных источников показывает, что у большинства растений разных жизненных форм смещения фенофаз следуют за изменением климатических показателей, у 10–12 % видов наблюдается противоположная тенденция, а 16–18 % индифферентны к текущим трансформациям климата (Parmesan, Yohe, 2003; Khanduri *et al.*, 2008). Полученные нами данные показывают, что около половины фенологических событий не синхронизированы с межгодовыми метеотрендами. Это может быть связано с периодом исследования, для большей части которого по всему Северному полушарию отмечалось замедление темпов потепления и даже похолодание, когда тренды в фенологии растений не прослеживались (Piao *et al.*, 2019; Wang *et al.*, 2019). В Западной Сибири темпы потепления были значительно ниже, чем в Европейской части, а в период до 2012 г. отмечалось похолодание ($-0.6^\circ\text{C}/10$ лет); из месяцев теплого сезона года более холодным стал май (Лучицкая, 2014; Седьмое..., 2017). Другим фактором, затрудняющим выявление фенологических трендов, выступают сильные межгодовые колебания климатических показателей (Badeck *et al.*, 2004). Вычисленные нами смещения фенологических событий на уровне групп статистически недостоверны из-за наличия разнонаправленных тенденций у отдельных видов, составляющих группы. При этом коэффициенты детерминации

выше нулевых значений ($0.07 < R^2 < 0.26$) указывают на весомый вклад трендов — до 26% в межгодовую вариабельность фенологии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведена оценка фенологических тенденций у многолетних растений *ex situ* в условиях лесостепи Западной Сибири на фоне изменения регионального климата. Выявлены неоднородные смещения в биоморфологических группах видов, которые отражают сложную реакцию многолетников на межгодовые флуктуации климатических показателей. Установлено, что доминирующие тренды фенологии (запаздывания начала вегетации, сокращения префлорального периода и длительности вегетации) обусловлены внутрисезонными трендами погоды. При этом тренды летних и осенних фенологических событий менее последовательны по направлению и величине, чем весенние. Результаты нашего исследования подтверждают влияние жизненной формы на фенологический отклик растений. Реакции гемикриптофитов и хамефитов свидетельствуют о большей пластичности в меняющихся условиях, чем у геофитов. Фенология всех изученных многолетников за 20-летний период значительно изменилась, но статистическая достоверность этих изменений по большей части не доказана.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственного задания по проекту АААА-А21-121011290025-2 “Оценка морфогенетического потенциала популяций растений Северной Азии экспериментальными методами” и в рамках бюджетного проекта № FWNR-2022-0020 “Системная биология и биоинформатика: реконструкция, анализ и моделирование структурно-функциональной организации и эволюции генных сетей человека, животных, растений и микроорганизмов”. При подготовке статьи использовались материалы Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ “Коллекции живых растений в открытом и закрытом грунте”, USU44053.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бейдеман И. Н.* Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ. Новосибирск: Наука. Сиб. отд., 1974. 155 с.
- Воронина Л. В., Гриценко А. Г.* Климат и экология Новосибирской области. Новосибирск: СГГА, 2011. 227 с.
- Головкин Б. Н.* Культурный ареал растений. М.: Наука, 1988. 184 с.
- Жмылев П. Ю., Жмылева А. П., Карпухина Е. А., Титовцев А. В.* Возможные причины изменения сезонного развития растений в связи с потеплением климата // Вестник РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2001. № 9. С. 98—103.
- Карпионовна Р. А.* Травянистые растения широколиственных лесов СССР: эколого-флористическая и интродукционная характеристика. М.: Наука, 1985. 205 с.
- Котеров А. Н., Ушенкова Л. Н., Зубенкова Э. С., Калинина М. В., Бирюков А. П., Ласточкина Е. М., Молодцова Д. В., Вайнсон А. А.* Сила связи. Сообщение 2. Градации величины корреляции // Медицинская радиология и радиационная безопасность. 2019. Т. 64. № 6. DOI: 10.12737/1024-6177-2019-64-6-12-24
- Луицкая И. О., Белая Н. И., Арбузов С. А.* Климат Новосибирска и его изменения / Под ред. Р. А. Ягудина. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2014. 224 с.
- Седьмое национальное сообщение Российской Федерации, представленное в соответствии со статьями 4 и 12 Рамочной Конвенции Организации Объединенных Наций об изменении климата и статьей 7 Киотского протокола. М., 2017. 270 с.
- Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение // Полевая геоботаника. М.-Л., 1964. Т. 3. С. 146—205.
- Фомина Т. И.* Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири. Новосибирск: Академическое изд-во «ГЕО», 2012. 179 с.
- Фомин Э. С., Фомина Т. И.* Изменение фенологии многолетних растений в Западной Сибири на фоне глобального потепления климата // Сиб. экол. журн. 2021. № 5. С. 543—556. [Fomin E. S., Fomina T. I. Changes in the phenology of perennial plants in Western Siberia against the background of global climate warming // Contemp. Probl. Ecol. 2021. N 5. P. 543—556]. DOI:10.15372/SEJ20210504
- Шульц Г. Э.* Общая фенология. Л.: Наука, 1981. 188 с.
- Aerts R.* The advantages of being evergreen // TREE. 1995. V. 10(10). P. 402—407.
- Badeck F.-W., Bondeau A., Böttcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S.* Responses of spring phenology to climate change // New Phytologist. 2004. V. 162. P. 295—309. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2004.01059.x
- Berend K., Haynes K., McDonough MacKenzie C.* Common garden experiments as a dynamic tool for ecological

- studies of alpine plants and communities in North-eastern America: Featured review // *Rhodora*. 2019. V. 121. № (987). P. 174—212. DOI: 10.3119/18—16
- Bertin R. I.* Plant phenology and distribution in relation to recent climate change // *J. Torrey Bot. Soc.* 2008. V. 135. № (1). P. 126—146. DOI: 10.3159/07-RP-035R.1
- Chmura H. E., Kharouba H. M., Ashander J., Ehlman S. M., Rivest E. B., Yang L. H.* The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts // *Ecol. Monogr.* 2019. V. 89. № (1). P. e01337. DOI: 10.1002/ecm.1337
- Cleland E. E., Chuine I., Menzel A., Mooney H. A., Schwartz M. D.* Shifting plant phenology in response to global change // *Trends Ecol. Evol.* 2007. V. 22. № (7). P. 357—365. DOI: 10.1016/j.tree.2007.04.003
- Efron B.* Bootstrap methods: Another look at the jackknife // *Ann. Stat.* 1979. V. 7. № (1). P. 1—26. DOI: 10.1214/aos/1176344552
- Franks S. J., Weber J. J., Aitken S. N.* Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations // *Evol. Appl.* 2014. V. 7. № (1). P. 123139. DOI: 10.1111/eva.12112
- Ge Q., Wang H., Rutishauser T., Dai J.* Phenological response to climate change in China: A meta-analysis // *Glob. Chang. Biol.* 2015. V. 21. № (1). P. 265—274. DOI: 10.1111/gcb.12648
- Gordo O., Sanz J.* Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems // *Glob. Chang. Biol.* 2010. V. 16. P. 1082—1106. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2009.02084.x
- Gratani L.* Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors // *Advances in Botany*. V. 2014. Article ID 208747. DOI: 10.1155/2014/208747
- Huang W., Dai J., Wang W., Li J., Feng C., Du J.* Phenological changes in herbaceous plants in China's grasslands and their responses to climate change: a meta-analysis // *Int. J. Biometeorol.* 2020. V. 64. P. 1865—1876. DOI: 10.1007/s00484-020-01974-1
- Iversen M., Bråthen K. A., Yoccoz N. G., Ims R. A.* Predictors of plant phenology in a diverse high-latitude alpine landscape: growth forms and topography // *J. Veg. Sci.* 2009. V. 20. P. 903—915. DOI: 10.1111/j.1654—1103.2009.01088.x
- Khanduri V. P., Sharma C. M., Singh S. P.* The effects of climate change on plant phenology // *Environmentalist*. 2008. V. 28. P. 143—147. DOI: 10.1007/s10669-007-9153-1
- König P., Tautenhahn S., Cornelissen J. H. C., Kattge J., Bönsch G., Römermann C.* Advances in flowering phenology across the Northern Hemisphere are explained by functional traits // *Glob. Ecol. Biogeogr.* 2018. V. 27. № (3). P. 310—321. DOI: 10.1111/geb.12696
- Kubov M., Schieber B., Janík R.* Effect of selected meteorological variables on full flowering of some forest herbs in the Western Carpathians // *Atmosphere*. 2022. V. 13. Article 195. DOI: 10.3390/atmos13020195
- Lehoczyk A., Szabó B., Pongrácz R., Szentkirályi F.* Testing plant phenophase as proxy: Sensitivity analysis of first flowering data from the 19th century // *Appl. Ecol. Environ. Res.* 2016. V. 14. № (2). P. 213—233. DOI: 10.15666/aeer/1402_213233
- Lippmann R., Babben S., Menger A., Delker C., Quint M.* Development of wild and cultivated plants under global warming conditions // *Curr. Biol.* 2019. V. 29. P. 1326—1338. DOI: 10.1016/j.cub.2019.10.016
- Menzel A., Sparks T. H., Estrella N., Koch E., Aasa A., Ahas R., Kübler K. A., Bissolli P., Braslavská O., Briede A., Chmielewski F. M., Crepinsek Z., Curnel Y., Dahl A., Defila C., Donnelly A., Filella Y., Jatzcak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remišová V., Scheifinger H., Striz M., Susnik A., Vanvliet A. J. H., Wielgolaski F. E., Zach S., Züst A.* European phenological response to climate change matches the warming pattern // *Glob. Chang. Biol.* 2006. V. 12. P. 1969—1976. DOI: 10.1111/j.1365—2486.2006.01193.x
- Menzel A., Yuan Y., Matiu M., Scheifinger H., Gehrig R., Estrella N.* Climate change fingerprints in recent European plant phenology // *Glob. Chang. Biol.* 2020. V. 26. P. 2599—2612. DOI: 10.1111/gcb.15000
- Miller-Rushing A. J., Inouye D. W., Primack R. B.* How well do first flowering dates measure plant responses to climate change? The effects of population size and sampling // *J. Ecol.* 2008. V. 96. P. 1289—1296. DOI: 10.1111/j.1365—2745.2008.01436.x
- Mo F., Zhang J., Wang J., Cheng Z.-G., Sun G.-J., Ren H.-X., Zhao X.-Z., Cheruiyot W. K., Kavagi L., Wang J.-Y., Xiong Y.-C.* Phenological evidence from China to address rapid shifts in global flowering times with recent climate change // *Agric. For. Meteorol.* 2017. V. 246. P. 22—30. DOI: 10.1016/j.agrformet.2017.06.004
- Parmesan C., Yohe G.* A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature*. 2003. V. 421. P. 37—42. DOI: 10.1038/nature01286
- Peñuelas J., Rutishauser T., Filella I.* Phenology feedbacks on climate change // *Science*. 2009. V. 324(5929). P. 887—888. DOI: 10.1126/science.1173004
- Piao S., Liu Q., Chen A., Janssens I. A., Fu Y., Dai J., Liu L., Lian X., Shen M., Zhu X.* Plant phenology and global climate change: Current progresses and challenges // *Glob. Chang. Biol.* 2019. V. 25. P. 1922—1940. DOI: 10.1111/gcb.14619
- Primack R. B., Ellwood E. R., Gallinat A. S., Miller-Rushing A. J.* The growing and vital role of botanical gardens in climate change research // *New Phytologist*. 2021. V. 231. P. 917—932. DOI: 10.1111/nph.17410
- Raunkiaer C. R.* The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford: Clarendon Press, 1934. 719 p.
- Robbirt K. M., Davy A. J., Hutchings M. J., Roberts D. L.* Validation of biological collections as a source of phenological data for use in climate change studies: a case study with the orchid *Ophrys sphegodes* // *J. Ecol.* 2011. V. 99. P. 235—241. DOI: 10.1111/j.1365—2745.2010.01727.x
- Root T. L., Price J. T., Hall K. R., Schneider S. H., Rosenzweig C., Pounds J. A.* Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature*. 2003. V. 421. P. 57—60. DOI: 10.1038/nature01333

- Rosbakh S., Hartig F., Sandanov D. V., Bukharova E. V., Miller T. K., Primack R. B.* Siberian plants shift their phenology in response to climate change // *Glob. Chang. Biol.* 2021. V. 27. P. 4435—4448. DOI: 10.1111/gcb.15744
- Singh K.* On the asymptotic accuracy of Efron's bootstrap // *Ann. Stat.* 1981. V. 9. № (6). P. 1187—1195. DOI: 10.1214/aos/1176345636
- Sparks T. H., Menzel A.* Observed changes in seasons: An overview // *Int. J. Climatol.* 2002. V. 22. P. 1715—1725. DOI: 10.1002/joc.821
- Walther G.-R., Post E., Convey P., Menzel A., Parmesan C., Beebee T. J. C., Fromentin J.-M., Hoegh-Guldberg O., Bairlein F.* Ecological responses to recent climate change // *Nature.* 2002. V. 416. P. 389—395.
- Wang X., Xiao J., Li X., Cheng G., Ma M., Zhu G., Arain M. A., Black T. A., Jassal R. S.* No trends in spring and autumn phenology during the global warming hiatus // *Nat. Commun.* 2019. V. 10. Article 2389. DOI: 10.1038/s41467-019-10235-8
- Yun J., Jeong S.-J., Ho C.-H., Park C.-E., Park H., Kim J.* Influence of winter precipitation on spring phenology in boreal forests // *Glob. Chang. Biol.* 2018. V. 11. P. 5176—5187. DOI: 10.1111/gcb.14414
- Zani D., Crowther T. W., Mo L., Renner S. S., Zohner C. M.* Increased growing-season productivity drives earlier autumn leaf senescence in temperate trees // *Science.* 2020. V. 370. P. 1066—1071. DOI: 10.1126/science.abd8911

Phenological response of plants of different biomorphs to climate change in Western Siberia

© 2024 E. S. Fomin*, T. I. Fomina**, #

**Institute of Cytology and Genetics, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Lavrentyev av., 10, Novosibirsk, 630090 Russia*

***Central Siberian Botanical Garden, Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Zolotodolinskaya str., 101, Novosibirsk, 630090 Russia*

#*E-mail: fomina-ti@yandex.ru*

The results of a phenology study of 78 species of perennial plants from biomorphological groups of chamaephytes, hemicryptophytes and geophytes over a 20-year period (1996—2015) are discussed. Against the background of air temperature and precipitation changes of the warm season in Novosibirsk, the timing shift in phenological events have been analyzed using calculated linear trends. It is found that the trends for species groups are multidirectional and vary significantly in magnitude. At the same time, most of the shifts in phenology are due not to trends, but to the interannual variability of climatic indicators.

Keywords: meteorological trends, phenological trends, chamaephytes, hemicryptophytes, geophytes, Western Siberia.