

#### SUMMARY

The longevity of dry-stored seeds in steppe and desert plants of Kazakhstan and Mongolia has been considered. Five types of seeds are recognised according to their longevity, infra-, micro-, meso-, macro- and ultrabiotics. Five groups of seeds were distinguished by the pattern of their germinating power changes with the storing years. No relationship between the seed size and their longevity was found.

УДК 581.46 : 582.842.2 (571.1/1.5)

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© Т. В. Елисафенко

### ДВА ТИПА ЦВЕТЕНИЯ У РЕДКИХ СИБИРСКИХ ВИДОВ РОДА *VIOLA* (*VIOLACEAE*)

T. V. ELISAFENKO. THE TWO TYPES OF FLOWERING IN THE RARE SIBERIAN SPECIES OF *VIOLA*  
(*VIOLACEAE*)

У изученных интродуцированных редких сибирских видов рода *Viola* выявлены цветки двух типов: хазмогамные и клейстогамные, различающиеся по размеру, степени развития органов цветка, строению генеративных органов. Клейстогамное цветение является альтернативным хазмогамному и позволяет в неблагоприятных условиях обеспечить семенное размножение видов. Редким сибирским видам рода *Viola* клейстогамия позволила выжить в суровых неблагоприятных климатических условиях Сибири.

Впервые детальное исследование видов с клейстогамными цветками мы находим в работах Ч. Дарвина (1948). Он определил клейстогамию как приобретенную адаптацию в борьбе за жизнь, подчеркивал ненаследственный характер клейстогамии и впервые указал факторы, способные ее индуцировать. В последней обзорной работе на эту тему (Lord, 1981) предпринята попытка эволюционного анализа клейстогамии.

Клейстогамия — распространенное явление среди покрытосеменных: 12 % семейств покрытосеменных имеют виды с клейстогамными цветками и 6.17 % из них включают в себя амфигамные виды (Троицкий, 1925; Lord, 1981). Редкие сибирские виды рода *Viola* являются амфигамными видами, по классификации клейстогамии Ч. Дарвина (1948) и Е. Hackel (цит. по: Верещагина, 1976).

В сем. *Violaceae* имеются виды с примитивными и продвинутыми признаками, что свидетельствует о его древности. Род *Viola*, наиболее эволюционно продвинутый в этом семействе, является единственным ветропическим родом с обширным ареалом, многие виды которого имеют клейстогамные цветки.

Морфологическое строение хазмогамного цветка отражает приспособленность к энтомофильному опылению. Структура клейстогамного цветка гарантирует самоопыление и оплодотворение. Несмотря на принципиально различный способ опыления, два типа цветка имеют общие признаки в морфологии.

В настоящей работе представлен сравнительный морфологический анализ хазмогамных и клейстогамных цветков редких сибирских видов рода *Viola* L., интродуцированных в Центральный сибирский ботанический сад СО РАН.

## Материал и методика

Изучены редкие сибирские виды *V. alexandrowiana* (W. Beck) Juz., *V. dactyloides* Roem. et Schult. *V. incisa* Turcz., *V. ircutiana* Turcz. (Малышев, Пешкова, 1979; Редкие..., 1980); *V. incisa* включен в «Красную книгу СССР» (1984) и «Красную книгу РСФСР» (1988). *V. alexandrowiana* — эндемик средней Сибири, вероятно, реликт неморальной флоры (Малышев, Пешкова, 1979); *V. dactyloides* — третичный реликт (Ревердатто, 1940); *V. incisa* — эндемик южной Сибири (Красная..., 1988); *V. ircutiana* — эндемик Прибайкалья (Иванова, 1988; Зуев, 1996). Эти виды интродуцированы в Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (Семенова, 1993), с 1993 г. начато изучение их биологии.

При описании морфологии цветков использовали атлас по описательной морфологии высших растений (Федоров, Артюшенко, 1975). Для определения фертильности пыльцы использовали общепринятую методику (Голубинский, 1974). Свежесобранную пыльцу (от 21 VIII 1996) проращивали в 15 %-ном растворе сахарозы при  $t = +21$  °C в течение 24 ч. Семенную продуктивность определяли в плодах от обоих типов цветка в начале сентября 1994 г. Все данные обработаны статистически (Плохинский, 1980), в таблицах представлены среднеарифметические величины и критерии достоверности разности.

## Результаты и их обсуждение

Цветочная почка голая, функцию почечной чешуи выполняют молодые, еще не развитые листья, которые плотно облегают отдельные цветки. Цветочные почки обоих типов на ранних стадиях развития молочно-белые, зрелые почки у *V. alexandrowiana* и *V. incisa* зеленые, у *V. dactyloides* и *V. ircutiana* фиолетово-бурые. Бутон хазмогамного цветка яйцевидной формы с тупой верхушкой, а клейстогамного — продолговатый с заостренной верхушкой. Цветоножки длинные, тонкие, сначала прямые, при цветении изгибаются, а при созревании плода выпрямляются, голые, у *V. alexandrowiana* слабо опушенные. Цветоножки хазмогамных цветков в 1.5—3.0 раза короче, чем клейстогамных (табл. 1). Прицветники узкие, очередные, у *V. alexandrowiana* и *V. incisa* светло-зеленые, у *V. dactyloides* и *V. ircutiana* фиолетово-бурые, голые, у *V. alexandrowiana* слабо опушенные. В пазухах прицветников у *V. incisa* иногда может развиваться генеративный побег 2-го порядка. Чашечка подпестичная, несросшаяся, непадающая, увядающая, у *V. alexandrowiana* слабо опушенная. Чашелистики отстают от венчика и плода у хазмогамного цветка и плотно прижаты друг к другу у клейстогамного. Нижние чашелистики хазмогамного цветка отогнуты вниз, так как там проходит шпорец (см. рисунок). Листосложение — черепитчато-промежуточное.

Морфологические признаки перехода клейстогамных бутонов в цветок определить трудно, на это же указывает М. В. Ракова (1985) для редких дальневосточных видов рода *Viola*. Хазмогамные цветки — зигоморфные, 5-членные. Основной фон венчика у *V. alexandrowiana* — белый, *V. dactyloides* — голубой, *V. incisa* — синий, *V. ircutiana* — фиолетовый. Нижний лепесток у *V. dactyloides* часто 2—3-зубчатый, у остальных видов цельнокрайный. Боковые и нижний лепестки имеют окрашенные жилки: у *V. alexandrowiana* — розовые, у остальных видов — темно-синие. Боковые лепестки опушенные по бокам отгиба у всех видов. В клейстогамных цветках имеются лишь зачатки лепестков, но у *V. alexandrowiana* может присутствовать чешуевидный шпорцевый лепесток. Клейстогамные цветки в 2—3 раза мельче, чем хазмогамные. Кроме клейстогамных и хазмогамных цветков встречаются промежуточные формы цветков, на что указывают ряд авторов (Lord, 1981; Mayers, Lord, 1983). У изучаемых видов такие формы встречаются чаще в августе, когда начинается вторичное хазмогамное цветение. При неблагоприятных условиях окончательного развития хазмогамного цветка не происходит. У проме-

ТАБЛИЦА 1

Морфобиологическая характеристика клейстогамных и хазмогамных цветков видов рода *Viola*

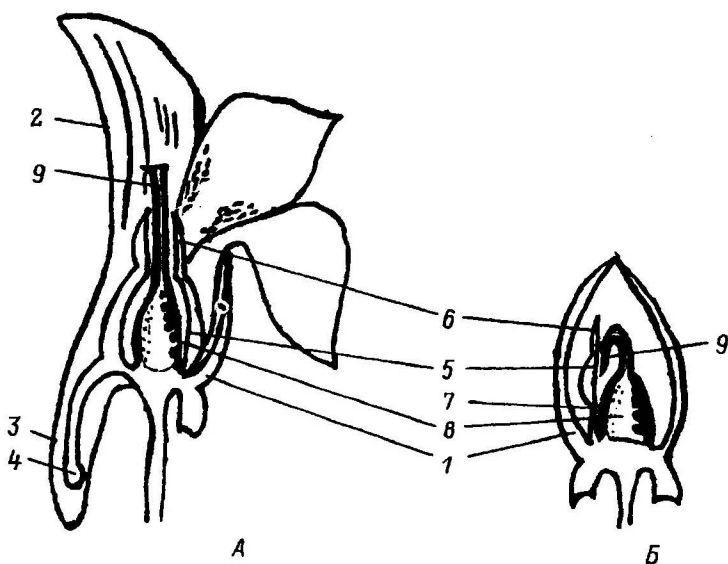
Вид	Признаки													
	период цветения, месяц		длина цветоножки, см		длина цветка, см		длина нектарника, см	число семянпочек			коэффициент завязывания семян в плоде			
	X	K	X	K	X	K	X	X	K	X	X	K	h <sub>1</sub>	h <sub>2</sub>
<i>V. alexandrowiana</i>	Май—июнь	Июнь—октябрь	3.80	8.88	1.34	0.62	0.34	—	43.15	—	—	90.54	—	—
<i>V. dactyloides</i>	Август—сентябрь	То же	5.00	7.14	1.87	0.65	0.34	51.38	44.85	0.96	51.38	75.92	2.88*	—
<i>V. incisa</i>	Май—июль, август—сентябрь	► ►	7.82	12.55	1.79	0.53	0.42	66.88	55.66	3.21*	37.86	74.35	6.47*	—
<i>V. irsutiana</i>	То же	► ►	2.12	6.2	1.55	0.47	0.48	32.60	34.55	0.62	78.55	94.67	1.58	—

Примечание. Тип цветка: X — хазмогамный, K — клейстогамный; ←→ — нет данных; \* — данные достоверно различаются; h<sub>1</sub>, h<sub>2</sub> — критерии достоверности различия (t = 2.07—2.03, при n = 7—38, p = 0.95).

жуточных форм цветка имеется один хорошо развитый шпорцевый лепесток, остальные лепестки редуцированы в разной степени, цветок полужакрытый.

Андроцей хазмогамного цветка пентамерный, тычинки супротивные чашелистикам, раздвинутые, сомкнутые сверху, тычиночные нити сильно укороченные, в клейстогамных цветках длина тычиночной нити равна длине пыльника или превышает ее (табл. 2). Тычинки у хазмогамных цветков короче пестика и венчика. В клейстогамных цветках чаще встречаются только 2 нижние тычинки. У *V. alexandrowiana* можно встретить все 5, но в опылении участвуют нижние тычинки, боковые и верхняя значительно редуцированы, чаще оказываются без пыльцы. Пыльник нижней тычинки у клейстогамных цветков в 2—4 раза мельче, чем у хазмогамных. Длина верхней, боковых и нижних тычинок достоверно различается между собой у *V. alexandrowiana*, а у *V. dactyloides* достоверно различается только длина верхней и нижней тычинок. Длина пыльников верхней и боковой тычинок достоверно различается у *V. dactyloides* и *V. incisa*. Связник, продолговатый, с оранжевым придатком на верхушке. Пыльник прикреплен дорсальной стороной к связнику по всей длине. Поверхность пыльника голая, светло-коричневого цвета. Пыльцевое зерно округлое, желтое. Вскрываются пыльники в хазмогамных цветках интрорзно сверху вниз, крупные придатки связников плотно смыкаются друг с другом и сжимают столбик ниже рыльца, образуя полый конус, куда высыпается пыльца. В клейстогамных цветках рыльца прорастает в пыльниках, пыльцевые трубки разрывают стенку пыльника сверху, ближе к придатку связника, и проникают в рыльцевую полость.

Завязь конусовидная, трехгранная, ребристая, голая, одногнездная с многочисленными семянками (32—67) на париетальной плаценте,



Морфология хазмогамного (А) и клейстогамного (Б) цветков видов рода *Viola*.

1 — чашелистик, 2 — нижний непарный лепесток, 3 — шпорец, 4 — нектарник, 5 — пыльник, 6 — придаток связника тычинки, 7 — тычиночная нить, 8 — завязь, 9 — рыльце.

семязачатки анатропные. Число семян в хазмогамном и клейстогамном цветках достоверно различается только у *V. incisa* ( $t = 3.21$ ). Столбик верхушечный, коленчато изогнутый, верхушка столбика крючковидно изогнута с простым, полым, неправильной формы рыльцем на верхушке, направленным вперед и вниз. В хазмогамном цветке рыльце выступает из конуса и закрывает вход в цветок. Столбик изогнут в основании, вращается в зоне изгиба и вновь возвращается в исходное положение после посещения насекомыми. Движение столбика вызывает выделение капли слизи из отверстия рыльцевой полости, к которой прилипает пыльцевое зерно. В клейстогамном цветке столбик не суживается у завязи, как в хазмогамном цветке, а перегибается на  $180^\circ$ , так что рыльцевая полость лежит смежно с нижними тычинками и все рыльце закрыто пыльниками, что гарантирует опыление. У *V. alexandrowiana* и *V. dactyloides* столбик и рыльце светло-зеленого цвета, у *V. incisa* столбик светло-зеленого, а рыльце может быть светло-зеленого и фиолетового цветов, у *V. irtutiana* столбик фиолетового цвета, рыльце — светло-зеленого.

Только в хазмогамных цветках имеются нектарники, которые образуются на связнике. Нектарники крючковидно изогнуты, на концах немного утолщены, обычно полностью светло-зеленые, но у *V. irtutiana* у основания фиолетового цвета. Нектарники выходят в шпорец, образованный нижним лепестком. *V. incisa* и *V. irtutiana*, имеющие наиболее длинные нектарники, обладают сильным ароматом.

Многие авторы указывают на стерильность хазмогамных цветков у амфигамных видов (Дарвин, 1948; Ракова, 1992). Исследование фертильности пыльцы у клейстогамных цветков показало высокую долю проросших пыльцевых зерен у *V. alexandrowiana*, *V. dactyloides*, *V. incisa*. Фертильность пыльцы у хазмогамных цветков, собранных 23 V 1996, у *V. irtutiana* была выше (50.71 %) и достоверно отличалась от таковой клейстогамных цветков (35.03 %), собранных 21 VIII 1996 ( $t = 2.33$ ). Промежуточные формы цветков никогда не образуют плодов.

Т. С Minter, Е. М. Lord (1983), опираясь на сравнительный биоморфологический анализ хазмогамных и клейстогамных цветков, предположили, что клейстогамия имеет наследственный характер. Клейстогамный цветок не является случаем задержки развития хазмогамного бутона под влиянием определенных факторов среды. Это

ТАБЛИЦА 2

Морфобиологическая характеристика андроеца хазмогамных и клейстогамных цветков видов рода *Viola*

Признак	Вид			
	<i>V. alexandrowiana</i>	<i>V. dactyloides</i>	<i>V. incisa</i>	<i>V. ircutiana</i>
Длина нижней тычинки, см				
Х	0.34	0.39	0.36	—
К	0.23	0.30	0.19	0.16
$t_1$	7.78*	6.36*	12.02*	—
Длина верхней тычинки, см				
Х	0.33	0.26	0.30	—
Длина боковой тычинки, см				
Х	0.30	0.34	0.34	—
$t_2$	2.83*	0.89	0.00	—
$t_3$	2.83*	1.21	1.41	—
$t_4$	5.66*	4.02*	1.41	—
Длина пыльника нижней тычинки, см				
Х	0.18	0.19	0.24	—
К	0.08	0.09	0.05	0.03
$t_5$	9.58*	7.07*	18.63*	—
Длина пыльника верхней тычинки, см				
Х	0.15	0.16	0.22	—
Длина пыльника боковой тычинки, см				
Х	0.16	0.17	0.22	—
$t_6$	0.68	0.71	2.87*	—
$t_7$	4.00*	1.41	2.12	—
$t_8$	2.87	2.12	1.41	—
Длина тычиночной нити нижней тычинки, см				
К	0.06	0.07	0.08	0.07
Доля проросших пыльцевых зерен, %				
К	74.42	81.76	52.42	35.03

Примечание. Тип цветка: Х — хазмогамный, К — клейстогамный; «—» — нет данных; «\*» — данные достоверно различаются;  $t$  — критерий достоверности разности между длиной:  $t_1$  — нижних тычинок хазмогамного и клейстогамного цветков,  $t_2$  — верхней и боковой тычинок хазмогамного цветка,  $t_3$  — нижней и боковой тычинок хазмогамного цветка,  $t_4$  — верхней и нижней тычинок хазмогамного цветка,  $t_5$  — пыльников нижних тычинок хазмогамного и клейстогамного цветков,  $t_6$  — пыльников верхней и боковой тычинок хазмогамного цветка,  $t_7$  — пыльников нижней и боковой тычинок хазмогамного цветка,  $t_8$  — пыльников верхней и нижней тычинок хазмогамного цветка ( $t = 2.03$ — $2.37$ , при  $n = 7$ — $38$ ,  $p = 0.95$ ).

подтверждается морфологическим строением органов клейстогамного цветка, которые модифицированы специальным образом для обеспечения самоопыления и для защиты пыльцы; крчочковидный столбик и рыльце сближены с пыльниками, удлинена тычиночная нить, пыльца прорастает внутри пыльника.

Поскольку центром происхождения рода *Viola* считают Южную и Центральную Америку, а центром видового разнообразия — Северную Америку, Восточную Азию и Средиземноморье (Серебрякова, Богомолова, 1984), вероятно, решающей причиной появления клейстогамии в роде *Viola* является отсутствие опылителей или пониженная их активность при неблагоприятных изменившихся климатических условиях вследствие естественного исторического развития (Дарвин, 1948; Фегри, Пэйл, 1982). К. Фегри и Л. ван дер Пэйл (1982) отмечали, что общее направление эволюции было связано с соединением опылителя и цветка, ведущим к тесным взаимосвязям и потенциальной уязвимости: если один из партнеров исчезает, то и другой тоже погибает, если не выработает компенсаторный механизм. Сочетание ксеногамии и автогамии привело к росту коэффициента размножения у редких сибирских видов рода *Viola*: повысился коэффициент завязывания семян, удлинился период плодоношения (с июня по октябрь). Таким образом, клейстогамия явилась необходимым компенсаторным механизмом.

W. Burck (цит. по: Uphof, 1938) предполагает, что клейстогамия появилась как мутация от хазмогамного вида. Можно предположить два принципиально различных пути появления клейстогамии в эволюционном аспекте. Во-первых, первичная адаптация закрепляется генетически, т. е. если ненаследственные фенотипические реакции на внешний раздражитель, как указывал И. И. Шмальгаузен (1938), возникшие на определенной стадии развития, ведут к повышению жизнеспособности данного организма в данной среде, то надежность ее реализации повышается при замене внешнего раздражителя внутренним (замена фенокопии генокопией). Во-вторых, у общих предков видов с клейстогамными цветками произошли дупликация кластерного генома и последующие его модификации, что привело к образованию альтернативного пути хазмогамному цветению — клейстогамного. Если такие изменения не мешали нормальной жизнедеятельности, то они могли не элиминироваться. Из опытных данных (Дарвин, 1948; Uphof, 1938; Donnelly, 1979; Lord, 1981) можно выделить факторы, индуцирующие клейстогамию: засуха, высокая влажность, затопление водой, низкая или высокая температура, глубокая тень, продолжительность фотопериода, скудное минеральное питание, механическое повреждение растений.

Результаты морфологического исследования цветков редких сибирских видов рода *Viola* подтверждают вывод D. W. Schemske (1978) о том, что появление клейстогамии позволило видам при в 2—3 раза меньшей затрате энергии на лепестки и андроцей гарантировать опыление и оплодотворение.

У исследованных видов *Viola* плодоношение клейстогамных цветков слабо зависит от климатических факторов благодаря специфическому строению цветка: плотно сомкнутые чашелистики защищают андроцей и гинецей от неблагоприятных абиотических и биотических факторов, а прорастание пыльцевых трубок непосредственно из пыльника в рыльцевую полость гарантирует оплодотворение. Однако при автогамии хотя и сохраняется возможность новых генных рекомбинаций и образования новых генотипов высокой селективной ценности, она уступает этим процессам при ксеногамии, и за энергетическую выгоду приходится платить утратой приспособленности, что будет резко ограничивать возможности растений заселять новые местообитания. При этом небольшие популяции автогамных видов, каковыми чаще всего являются популяции редких сибирских видов рода *Viola*, имеют меньшую генетическую изменчивость, чем ксеногамные. Является ли автогамия у рода *Viola* тупиком в развитии и предвещает ли деградацию и вымирание? Несомненно, что клейстогамия позволила древним видам рода *Viola* приспособиться к суровым условиям умеренного пояса и при низкой конкурентоспособности иметь репродуктивный успех за счет клейстогамного цветения и плодоношения в течение всего вегетационного сезона.

## Заключение

Проведенные исследования показали, что все редкие сибирские виды *Viola* имеют 2 типа цветков — хазмогамные и клейстогамные, которые различаются по размеру, степени развития органов цветка и строению генеративных органов. Хазмогамное цветение наблюдается в мае и августе—сентябре, цветение и плодоношение клейстогамных цветков продолжается с июня до заморозков. Семенное размножение изученных видов поддерживается за счет клейстогамных цветков. Независимость клейстогамного цветения от опылителей и климатических условий, морфологическое строение репродуктивных органов, гарантирующих оплодотворение и защиту пыльцы и плода, позволили сохраниться редким сибирским видам рода *Viola* в исторически изменившихся климатических условиях. Клейстогамия является альтернативой хазмогамии и реализуется при неблагоприятных экологических условиях. В благоприятных условиях генетические возможности хазмогамных цветков перевешивают энергетическую невыгоду. Несомненно, что амфигамные виды являются эволюционно продвинутыми благодаря сочетанию автогамии и ксеногамии.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бернье Ж., Кине Ж.-М., Сакс Р. Переход к репродуктивному развитию // Физиология цветения. М., 1985. Т. 2. С. 1—318.
- Верещкина В. А. Цитозмбриологическое изучение клейстогамии у роговника Хенке (*Ceratocloa haenkeana* С. Presl.) // Экология опыления. Пермь, 1976. С. 82—89.
- Голубинский И. Н. Биология прорастания пыльцы. Киев, 1974. 368 с.
- Дарвин Ч. Различные формы цветков // Соч. Т. 7. 1948. С. 231—251.
- Зуев В. В. Семейство *Violaceae* // Флора Сибири. Новосибирск. 1996. Т. 10. С. 82—101.
- Иванова М. М. Редкое растение Южной Сибири — фиалка иркутская // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук. 1988. Т. 14. № 2. С. 17—23.
- Красная книга РСФСР: Растения. М., 1988. 434 с.
- Красная книга СССР. М., 1984. Т. 2. 388 с.
- Мальшев Л. И., Пешкова Г. А. Нуждаются в охране — редкие и исчезающие растения Центральной Сибири. Новосибирск, 1979. 173 с.
- Плохинский Н. А. Алгоритмы биометрии. М., 1980. 152 с.
- Ракова М. В. Редкий вид фиалки *Viola hirtipes* S. Moore Южного Приморья // Охрана редких видов сосудистых растений советского Дальнего востока. Владивосток, 1985. С. 171—180.
- Ракова М. В. Биология редких видов растений заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1992. 175 с.
- Ревертатто В. В. Основные моменты развития послетретичной флоры средней Сибири // Сов. ботаника. 1940. № 2. С. 48—64.
- Редкие и исчезающие растения Сибири. Новосибирск, 1980. 224 с.
- Семенова Г. П. Итоги и проблемы интродукции редких и исчезающих видов флоры Сибири в Центральном сибирском ботаническом саду (1973—1992) // Экологические проблемы интродукции растений на современном этапе: вопросы, теория и практика: Матер. Междунар. науч. конф. Краснодар, 1993. Ч. 1. С. 95—98.
- Серебрякова Т. И., Богомолова Т. В. Модели побегообразования и жизненные формы в роде *Viola* L // Бот. журн. 1984. Т. 69. № 6. С. 729—741.
- Суходолец В. В. Модель эволюционных циклов // Успехи соврем. биологии. 1991. Т. 111. Вып. 4. С. 508—518.
- Троицкий Н. Подземные цветы // Журн. Рус. бот. о-ва. 1925. Т. 10. № 3-4. С. 217—236.
- Фегри К., ван дер Пэйл Л. Основы экологии опыления. М., 1982. 380 с.
- Федоров А. А., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Цветок. Л., 1975. 350 с.
- Шмальгаузен И. И. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.-Л., 1938. 135 с.
- Donnelly E. D. Selection for chasmogamy in *Sericeae* Lespedeza // Crop Science. 1979. Vol. 19. N 4. P. 528—531.

Lord E. M. Cleistogamy, a tool for the study of floral morphogenesis, function and evolution // Bot. Rev. 1981. Vol. 47. N 4. P. 421—449.

Mayers A. M., Lord E. M. Comparative flower development in the cleistogamous species *Viola odorata*. 1. A growth rate study // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 10. P. 1548—1555.

Minter C., Lord E. M. A comparison of cleistogamous and chasmogamous floral development in *Collonia grandiflora* Dougl. ex Lindl. (*Polemoniaceae*) // Amer. J. Bot. 1983. Vol. 70. N 10. P. 1499—1508.

Schemske D. W. Evolution of reproductive characteristics in *Impatiens* (*Balsaminaceae*): the significance of cleistogamy and chasmogamy // Ecology. 1978. Vol. 59. P. 596—613.

Uphof J. C. Th. Cleistogamic flowers // Bot. Rev. 1938. Vol. 1. N 4. P 21—49.

Центральный сибирский  
ботанический сад СО РАН  
Новосибирск

Получено 21 II 1997

## SUMMARY

All species studied have two types of flowers, chasmogamous and cleistogamous, which differ in the size, the degree of the development of the flower parts and in the wider sense the structure of the generative organs. The cleistogamy allowed the rare Siberian species of *Viola* to survive in the extreme climatic conditions of Siberia, where seed reproduction from cleistogamous flowers prevails.

УДК 581.543

Бот. журн., 1998 г., т. 83, № 6

© А. А. Минин

## ИЗМЕНЕНИЯ В СРОКАХ НАСТУПЛЕНИЯ НЕКОТОРЫХ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ ЯВЛЕНИЙ У ДЕРЕВЬЕВ НА РУССКОЙ РАВНИНЕ ЗА ПОСЛЕДНИЕ 30 ЛЕТ

A. A. MININ. CHANGES IN THE TIME OF SETTING IN SOME PHENOLOGICAL PHENOMENA IN TREES  
GROWING ON THE RUSSIAN PLAIN FOR THE LAST 30 YEARS

На основании анализа многолетних данных выявлены пространственно-временные особенности наступления таких фенологических явлений, как развертывание первых листьев и окончание листопада у *Betula pendula*, зацветание *Padus avium* на Русской равнине, в сопоставлении с динамикой некоторых климатических величин. Показано, что, в целом отражая глобальную тенденцию потепления климата, происходящие фенологические изменения в живой природе имеют определенную специфику.

Внутри- и межгодовая динамика состояния абиотических и биотических компонентов биосферы тесно связана с изменениями и колебаниями климата. Наблюдаемое потепление климата Северного полушария в текущем столетии, особенно ярко проявляющееся с середины 1960-х годов (Кондратьев, 1993; Trends' 93..., 1994), определенным образом отражается на смещениях (в сторону более ранних весной и поздних — осенью) сроков наступления различных сезонных процессов и явлений: начала ледохода и установления ледового покрова на реках; образования устойчивого снежного покрова (и на динамике его толщины); переходах средней суточной температуры воздуха через пороговые значения (Мещерская и др., 1995; Мирвис и др., 1996; Солдатова, 1996).

Даты начала фенологических явлений (в живой природе) в многолетнем аспекте также, с одной стороны, отражают тенденции изменений климата, а с другой — служат важной характеристикой многолетних изменений в состоянии и функционировании экосистем. Цель настоящей работы — анализ тенденций изменений сроков