

ЭКОЛОГИЯ**ЗИМНИЙ ПОКОЙ И ВЕСЕННЕЕ РАСПУСКАНИЕ ПОЧЕК
ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ****Е.А. Карпухина¹, П.Ю. Жмылев², А.П. Жмылева²**¹Экологический факультет Российского университета дружбы народов,
Подольское шоссе, 8/5, 113093, Москва, Россия²Биологический факультет Московского государственного университета,
Воробьевы горы, 119899, Москва, Россия

Обсуждаются оригинальные и литературные данные влияния потепления климата на начало активной вегетации лесных растений с вынужденным и глубоким покоем в зимний период года. Результаты проведенного анализа не противоречат предположению о том, что время схода снегового покрова влияет на начало распускания почек растений в зависимости от особенностей их зимнего покоя.

В сезонном климате ежегодное возобновление роста и продолжительность покоя растений синхронизированы с периодическими изменениями погоды и контролируются длиной дня и температурой. Хорошо известно, что прекращение роста и наступление глубокого (эндогенного) покоя индуцируется уменьшением длины дня и температуры в конце лета и осенью, а выход из этого физиологического состояния происходит в последующий период низких зимних температур [1-3, и др.]. При этом результаты ряда исследований свидетельствуют о том, что продолжительность теплого периода (число дней с положительной температурой) до распускания почек уменьшается с увеличением продолжительности охлаждения вплоть до минимального значения, при котором окончание покоя совпадает с прекращением воздействия отрицательными температурами [1, 4]. Иначе говоря, время весеннего распускания почек (начала активной вегетации) у растений с глубоким покоем оказывается связанным с продолжительностью и температурным фоном зимнего периода года.

Глобальное потепление климата в бореальной зоне Северного полушария наиболее резко отражается в повышении температуры зимнего и весеннего периодов [5]. Теоретически возможны два результата дальнейшего потепления зимы и, как следствие, более раннего схода снегового покрова. У видов с вынужденным покоем такие изменения должны провоцировать более раннее распускание почек. Напротив, растения, которые требуют для своего развития продолжительный период пониженных температур (глубокий покой), в условиях неадекватной «яровизации» будут приступать к активной вегетации позднее обычного. Однако результаты экспериментального изучения *Alnus incana*, *A. glutinosa*, *Betula alba*, *B. pendula*, *Corylus avellana*, *Populus tremula*, *Padus avium*, *Rubus idaeus* и *Sorbus aucuparia* не полностью подтверждают такой сценарий. Все эти виды хотя и обладают глубоким покоем, но повышение температуры воздуха зимой даже на 5-8⁰С не должно вызывать у них отсроченного распускания почек из-за компенсирующего эффекта увеличения длительности дня весной [1].

Очевидно, что фенологическая реакция растений на глобальное потепление климата должна проявляться в более раннем начале весеннего развития и в более продолжительной вегетации [6, 7]. Об этом свидетельствуют данные многолетних биоклиматических исследований [8-11, и др.]. Например, за прошедшие 50 лет продолжительность вегетации растений в Западной Европе увеличилась в среднем почти на 11 дней, главным образом за счет более ран-

него наступления сезонного развития. Причины такой фенологической реакции растений на потепление климата кроются в следующем:

1. Выход из эндогенного покоя многолетних растений обусловлен аккумулятивным эффектом низкой температуры осенне-зимнего периода. Так что во второй половине зимы многие растения пребывают в состоянии вынужденного покоя [12, 13].

2. Основным триггером весеннего раскрывания почек у большинства видов бореальной зоны является весеннее повышение температуры воздуха [1]. Исключения составляют ряд хвойных и лиственных деревьев и кустарников, у которых, аналогично *Fagus sylvatica*, выход из покоя контролируется не только температурой, но и фотопериодом [14].

3. Для многих растений бореальной зоны пороговые температуры начала активной вегетации относительно невысокие [15].

В результате перечисленных процессов у многих растений почки раскрываются сразу или почти сразу после схода снегового покрова весной. Поэтому не удивительно, что время схода снега, особенно в условиях непродолжительного вегетационного сезона, рассматривают как один из важных факторов начала весеннего развития растений. В частности, хорошо известно, что экотопическая изменчивость даты зацветания арктических растений обусловлена гетерогенностью ландшафта тундр по глубине снегового покрова и продолжительности его сохранения весной [16-18 др.]. Однако результаты экспериментальных исследований влияния потепления климата на сезонное развитие высокогорных растений свидетельствуют о том, что это справедливо только для ранневесенних видов. Напротив, у растений, которые цветут позднее, начало цветения сопряжено не со временем схода снега, а с достижением пороговых значений других абиотических факторов [19-22].

Результаты этих исследований интересны в связи с предположением, что время зацветания растений тесно связано со временем раскрывания их почек весной [1, 13]. Если это так, то изменение начала активной вегетации в результате потепления зимы и, как следствие, более раннего схода снегового покрова должно быть связано с продолжительностью глубокого покоя растений.

В связи с этим рассмотрены результаты фенологического изучения растений в четырех типах леса Звенигородской биологической станции МГУ (Московская область): разнотравно-елово-березовый лес, зеленомошно-кустарничково-еловый лес, сфагново-кустарничково-сосновый лес и разнотравно-кустарничково-смешанный лес. Все фенологические площадки расположены на ровных участках водораздела. Исключения составляют только площадки в смешанном лесу, который занимает крутой склон юго-восточной экспозиции.

Фенологические наблюдения проводились за маркированными особями 24 модельных видов (по 30 особей в каждом типе леса) с 10 марта по 1 июля с частотой 1-2 раза в неделю в 2000-2002 гг. и ежедневно в 2003-2004 гг. Для каждой особи отмечалась дата схода снега, раскрывания почек и зацветания.

Характер зимнего покоя модельных видов. Глубокий покой представляет одно из основных приспособлений растений для переживания неблагоприятного периода года. Его выраженность и продолжительность в течение зимы не одинакова у разных видов, на основании чего выделяют несколько типов покоя [12, 23]. Судя по литературным данным все модельные виды можно объединить в следующие группы:

1. Растения с длительным глубоким покоем, который заканчивается в марте-апреле-ле месяце (например, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Picea abies*, *Tilia cordata*).

2. Растения с непродолжительным глубоким покоем, который заканчивается в январе-феврале месяце (например, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*, *Betula alba*).

3. Растения с коротким глубоким покоем, который заканчивается в ноябре-декабре месяце (например, *Carex digitata*, *Corylus avellana*, *Melampyrum pratense*).

4. Растения с вынужденным покоем. Период глубокого покоя зимой отсутствует (например, *Luzula pilosa*, *Ajuga reptans*).

Начало активной вегетации модельных видов. Исключая эпизодические случаи подснежного развития, у всех модельных видов почки раскрываются сразу после схода снега или спустя какое-то время. На основании этого признака можно выделить следующие группы модельных видов:

1. *Ранее начало активной вегетации.* Эта группа объединяет виды, у которых почки раскрываются обычно сразу после схода снега или в течение первой недели. В основном это летнезеленые и летне-зимнезеленые травянистые растения с вынужденным покоем или с коротким глубоким покоем в зимний период года (*Luzula pilosa*, *Carex digitata*, *Calamagrostis arundinacea*, *Asarum europaeum* и др.).

2. *Позднее начало активной вегетации.* Эта группа объединяет виды, у которых почки раскрываются обычно в течение второй недели после схода снега. В основном это летнезеленые и летне-зимнезеленые травянистые растения с непродолжительным глубоким покоем в зимний период года (*Carex pilosa*, *Maianthemum bifolium*, *Trientalis europaea*, *Rubus saxatilis* и др.).

3. *Очень позднее начало активной вегетации.* Эта группа объединяет виды, у которых почки раскрываются обычно спустя 2 недели после схода снега. В основном это хамефиты и фанерофиты с длительным глубоким покоем в зимний период года (*Orthilia secunda*, *Tilia cordata*, *Picea abies*, *Frangula alnus* и др.).

Как видно, каждая группа модельных видов характеризуется относительным однообразием по характеру покоя в зимний период года. Косвенно это свидетельствует о том, что время весеннего раскрывания почек обусловлено не только температурным порогом, но и особенностями эндогенного ритма сезонного развития (биологические часы).

Экологическая изменчивость начала активной вегетации *Luzula pilosa* и *Solidago virgaurea* в 2002 г. Сход снегового покрова. Вторая половина зимы 2001-2002 гг характеризовалась аномально теплой погодой. В январе и феврале средняя температура воздуха превышала климатическую норму соответственно на 4 и 8⁰ С, что в свою очередь обусловило относительно ранний сход снегового покрова весной 2002 г. Раньше всего от снега освободились растения смешанного леса (14 марта). В остальных местообитаниях снег сошел почти на месяц позднее, в период с 8 апреля (сосновый лес) по 17 апреля (елово-березовый лес).

Развитие Luzula pilosa. Летне-зимнезеленый травянистый многолетник с вынужденным покоем (Серебряков, 1959) и полностью сформированными почками возобновления. Во всех местообитаниях активная вегетация начинается сразу или почти сразу после схода снега (табл. 1). Среднее число дней от момента схода снега до раскрывания почек возобновления составляет от 0 (еловый лес) до 5 дней (смешанный лес). Со временем схода снега было связано и начало цветения. Средняя дата зацветания в смешанном лесу – 18 апреля, еловом лесу – 23 апреля, сосновом лесу – 24 апреля, елово-березовом лесу – 26 апреля.

Таблица 1

Средняя дата схода снега в 2002 г.

Популяции	Тип леса*			
	1	2	3	4
<i>Luzula pilosa</i>	15,04	10,04	10,04	14,03
<i>Solidago virgaurea</i>	14,04	10,04	-	14,03

Примечание: * 1 - разнотравно-елово-березовый лес; 2 - зеленомошно-кустарничково-еловый лес; 3 - сфагново-кустарничково-сосновый лес; 4 - разнотравно-кустарничково-смешанный лес

Развитие Solidago virgaurea. Летнезеленый (летне-зимнезеленый) травянистый многолетник с непродолжительным глубоким покоем [23] и с не полностью сформированными почками возобновления. Цветет во второй половине лета. Почка возобновления раскрывается в среднем через 2 недели после схода снега. Исключение составляют только растения смешанного леса, активная вегетация которых началась через 38-59 дней после схода снега. В результате средние даты раскрывания почек во всех местообитаниях почти не отличались: еловый лес — 30 апреля, смешанный лес — 1 мая, елово-березовый лес — 9 мая.

В целом, результаты фенологического изучения этих и других модельных видов свидетельствуют о том, что экотопическая изменчивость средней даты раскрывания почек в связи со временем схода снегового покрова характерна главным образом для видов с ранним началом активной вегетации и с вынужденным покоем в зимний период года.

Погодичная изменчивость начала активной вегетации модельных видов. У многих модельных видов средняя дата раскрывания почек значительно изменялась от года к году. Особенно характерно это для видов с вынужденным покоем и ранним началом активной вегетации. Например, весной 2003 г. почки *Carex digitata* и *Luzula pilosa* открылись почти на 3 недели позже обычного. Напротив, у растений с более или менее продолжительным глубоким покоем и очень поздним началом активной вегетации почки раскрывались каждый год примерно в одни и те же сроки (*Tilia cordata*, *Picea abies*, *Frangula alnus*, *Orthillia secunda*, *Vaccinium vitis-idaea* и др). Для проверки этой закономерности был проведен корреляционный анализ (табл. 2).

Как видно, у всех видов время раскрывания почек весной связано с датой схода снежного покрова (табл. 2). Однако уровень этой связи разный, что позволяет выделить две группы видов [24].

Т а б л и ц а 2

Значение коэффициента корреляции между датами схода снега и раскрывания почек видов
(достоверность 99%)

Вид	Коэффициент корреляции	Глубокий покой в зимний период года
<i>Anemone ranunculoides</i>	0,94	отсутствует
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	0,90	короткий
<i>Corydalis solida</i>	0,80	короткий
<i>Luzula pilosa</i>	0,74	отсутствует
<i>Carex digitata</i>	0,73	короткий
<i>Vaccinium myrtillus</i>	0,73	длительный
<i>Melampyrum pratense</i>	0,64	короткий
<i>Asarum europaeum</i>	0,62	длительный
<i>Trientalis europaea</i>	0,40	непродолжительный
<i>Vaccinium vitis-idaea</i>	0,22	длительный
<i>Orthilia secunda</i>	0,21	длительный
<i>Solidago virgaurea</i>	0,17	непродолжительный

Первая группа (уровень связи от очень высокого до среднего) включает в основном виды с вынужденным покоем или с коротким глубоким покоем в зимний период года. Как правило, это растения с ранним началом активной вегетации.

Вторая группа (уровень связи слабый или очень слабый) включает виды с непродолжительным или длительным глубоким покоем в зимний период года. В основном это виды с поздним или очень поздним началом активной вегетации.

Исключение составляет только *Vaccinium myrtillus*, которая, несмотря на длительный глубокий покой и позднее начало активной вегетации, относится к первой группе видов. Примечательно, что в Хибинах начало видимого роста

побегов этого кустарничка также зависит от времени схода снегового покрова [25]. Причины этого, скорее всего, кроются в характере экзогенного контроля раскрывания почек. Результаты экспериментального изучения деревянистых листопадных растений бореальной зоны свидетельствуют о том, что они по-разному реагируют на изменение температуры и фотопериода весной [1].

У большинства из них с увеличением светлого времени суток уменьшается продолжительность теплого периода (число дней с положительной температурой) до распускания почек (например, *Betula alba*, *Populus tremula*, *Corylus avellana*). У других раскрывание почек индуцируется только достижением порогового значения температуры (например, *Sorbus aucuparia*, *Rubus idaeus*). Возможно, к этой группе относится и *Vaccinium myrtillus*.

Таким образом, рассмотренные результаты хорошо иллюстрируют общую закономерность и, следовательно, не отвергают предположения о том, что изменение начала активной вегетации лесных растений в результате потепления зимы (раннего схода снегового покрова) зависит от выраженности у них глубокого зимнего покоя.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ 06-04-48483а, НШ-7063.2006.4.

ЛИТЕРАТУРА

1. Heide O.M. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some deciduous trees.// *Physiol. Pl.* – 1993. – V. 88. – P. 531-540.
2. Туманов И.И. Физиология закаливания и морозостойкости растений. – М.: Наука, 1979. – 352 с.
3. Vegis A. Dormancy in higher plants// *Ann. Rev. Pl. Physiol.* – 1964. – V. 15. – P. 185-224.
4. Murray M.B., Cannel M.G.R., Smith R.I. Date of budburst of fifteen tree species in Britain following climatic warming// *Journ. Appl. Ecol.* – 1989. – V. 26. – P. 693-700.
5. Ефимова Н.А., Строчкина Л.А. Эмпирические оценки изменений климата на континентах северного полушария в конце XX века/ *Изменения климата и их последствия.* – СПб: Наука, 2002. – С. 7-12.
6. Жмылев П.Ю., Карпухина Е.А., Жмылева А.П. Изменения ритма сезонного развития растений в связи с глобальным потеплением климата./ *Актуальные проблемы экологии и природопользования (вып.3).* – М.: Изд-во РУДН, 2002. – С. 41-46.
7. Жмылев П.Ю., Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Прилепский Н.Г., Рибан А., Шоттл А. Фенологическая пластичность растений и возможные механизмы изменения феноритмотипа в связи с потеплением климата: обсуждение результатов многолетних и краткосрочных наблюдений// *Труды Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского. Т. 4.* – М.: МГУ, 2005. – С. 154-165.
8. Menzel A., Fabian P. Growing season extendend in Europe. *Nature.* 1999., N 397. - P. 659.
9. Menzel A. Trends in phenological phases in Europe between 1951 and 1996// *Inter. Journ. Biomet.* – 2000. – V. 44, Iss. 2 – P. 76-81.
10. Defila C., Clot B. Phytophenological trends in Switzerland.// *Int. Journ. Biomet.* – 2000. – V. 45, P. 203-207.
11. Sparks T. H., Jeffree E. P., Jeffree C. E. An examination of the relationship between flowering times and temperature at the national scale using long-term phenological records from the UK.// *Inter. Journ. Biomet.* – 2000. – V. 44, Iss. 2 – P. 82-87.
12. Горышина Т.К. Экология растений. – М.: Высш. школа, 1979. – 368 с.
13. Battey N.H. Aspects of seasonality.// *Journ. Exper. Bot.* – 2000. – V. 51, N 352. – P. 1769-1780.
14. Falusi M., Calamassi R. Bud dormancy in beech (*Fagus sylvatica* L.). Effect of chilling and photoperiod on dormancy release of beech seedlings// *Tree Physiol.* – 1990. – V. 6. – P. 429-438.
15. Лархер В. Экология растений. – М.: Мир, 1978. – 382 с.

16. Тихомиров Б.А. Очерки по биологии растений Арктики. – М., Л. : АН СССР, 1963. – 152 с.
17. Klaveness D., Wielgolaski F.-E. Plant phenology in Norway – a summary of past and present first flowering dates (FFDs) with emphasis on conditions within three different areas // Phenology and Seasonality. – 1996. – V.1, N.1. – P. 47-61.
18. Molau U., Eriksen B. Onset of flowering and climate variability in an alpine landscape: a 10-year study from Swedish Lapland // Amer. Journ. Bot. – 2005. – №92. – P. 422-431.
19. Price M.V., Waser N.M. Effects of experimental warming on plant reproductive phenology in a subalpine meadow.// Ecology – 1998. – V. 79, N 4. – P. 1261-1271
20. Rixen C., Stoeckli V., Huovinen C., Huovinen K. The phenology of four subalpine herbs in relation to snow cover characteristics./ Soil-Vegetation-Atmosphere Transfer Schemes and Large-Scale Hydrological Models. – Proc. Sympos. Sixth IAHS Sci. Ass. Maastricht, Netherlands, July 2001. – IAHS Publ. no. 270, 2001 – P. 359-362.
21. Dunne J.A., Harte J., Taylor K.J. Subalpine meadow flowering phenology responds to climate change: integrating experimental and gradient methods// Ecol. Mon. – 2003. – V. 73, № 1. – P. 69-86.
22. Hollister R.D., Webber P.J., Bay C. Plant response to temperature in northern Alaska: implications for predicting vegetation change// Ecol. – 2005. – V. 86. – P. 1562-1570.
23. Серебряков И.Г. Период покоя у некоторых травянистых и древесных растений Подмосковья// Вопросы биологии/ Учен. зап. МГПИ. каф. Ботаники. – 1959. – Т. 100, вып. 5. – С. 39-51.
24. Жмылев П.Ю., Жмылева А.П., Карпухина Е.А., Титовец А.В. Влияние времени схода снега на начало активной вегетации растений с эндогенным и экзогенным покоем/ Актуальные проблемы экологии и природопользования. Вып. 8 (часть 1). Системная экология. – М.: Изд-во РУДН, 2006. – С. 9-15.
25. Филиппова Л.Н. Влияние экспозиции склона, вертикальной зональности и фитоценологических условий на феноэкологию некоторых видов в Хибинах / Географ. о-во СССР. Доклады фенологического сектора. Вып. 2(18). – М.: 1966. – С. 14-42.

FOREST PLANTS WINTER DORMANCY AND SPRING BUDBURST

E.A. Karpukhina¹, P.Yu. Zhmylev², A.P. Zhmyleva²

¹*Ecological Faculty, Russian Peoples Friendship University,
Podolskoye shosse, 8/5, 113093, Moscow, Russia*

²*Biological Department of Moscow State University,
Vorobjevi gori, 119899, Moscow, Russia*

Original and literature data concerning climate warming influence on active vegetation start of forest plants with different winter dormancy types are discussed. The results of the analysis don't contradict the supposition that time of snow cover melting influences the budburst beginning in dependence of winter dormancy type.