

## Фенологические реакции многолетних растений на изменение климата в Западной Сибири

Э. С. ФОМИН<sup>1</sup>, Т. И. ФОМИНА<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт цитологии и генетики СО РАН  
630090, Новосибирск, просп. Академика Лаврентьева, 10  
E-mail: fomin@bionet.nsc.ru

<sup>2</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолгинская, 101  
E-mail: fomina-ti@yandex.ru

Статья поступила 15.03.2023

После доработки 22.03.2023

Принята к печати 22.03.2023

### АННОТАЦИЯ

Обсуждаются результаты 20-летнего исследования (1996–2015) фенологии 78 видов многолетних растений в условиях западносибирской лесостепи. На фоне рассчитанных метеорологических трендов теплового сезона года в Новосибирске проанализировано смещение времени фенологических событий у отдельных видов и экологических групп путем построения линейных трендов. Установлено, что сроки начала вегетации у подавляющего большинства многолетников запаздывали (+3 ... +7 дней), а сроки окончания вегетации изменились неодинаково (–4 ... +1), при этом длительность вегетации уменьшилась во всех группах. Продолжительность префлорального периода существенно сократилась (–6 ... –9 дней) за счет более позднего начала вегетации и более раннего начала цветения (–1 ... –2 дня). Тренды плодоношения различались по направлению и величине. Темпы сезонного развития видов в целом ускорились за рассматриваемый период. Тренды описывают 6–32 % изменений фенологических событий в экологических группах.

**Ключевые слова:** изменение климата, фенологические тренды, экологические группы, многолетники, Западная Сибирь.

### ВВЕДЕНИЕ

Фенология растений служит одним из самых надежных биоиндикаторов текущего изменения климата. Наблюдаемые и прогнозируемые фенологические смещения имеют значительные последствия для биоразнообразия [Reñuelas et al., 2009; Rai, 2015]. Подавляющее большинство исследований *in situ* в умеренных экосистемах Северного полушария показывает опережение сроков весенних фенофаз и задержку осенних, при этом выявленные

фенологические тренды в целом соответствуют паттернам изменения температуры и продолжительности вегетационного периода [Walther et al., 2002; Parmesan, Yohe, 2003; Menzel et al., 2006; Cleland et al., 2007; Khanduri et al., 2008].

Однако амплитуда изменений фенологии неодинакова в зависимости от региона, изучаемых видов, а также от длины временного ряда, дат его начала и окончания, которые имеют решающее значение для выявления тенденций [Sparks, Menzel, 2002; Bertin, 2008].

Изменения весенней фенологии в Северной Америке происходили медленнее, а в Китае быстрее, чем в Европе. При этом временные тренды осенних явлений по величине значительно слабее весенних, особенно в Европе. Напротив, результаты сопоставимых исследований в Восточной Азии показали, что осенняя фенология меняется быстрее, чем весенняя [Pabáñez et al., 2010; Piao et al., 2019].

Данные о средней глобальной температуре приземного воздуха указывают на перерыв в глобальном потеплении в период 1998–2012 гг. [Wang et al., 2019]. При прогрессирующих тенденциях изменения фенологии растений темпы замедлились или даже повернулись вспять [Piao et al., 2019]. По данным S. J. Jeong et al. [2011], SOS продвинулась на 5,2 дня в 1982–1999 гг., но только на 0,2 дня в 2000–2008 гг. в среднем по всему Северному полушарию, хотя продолжительность вегетационного периода возросла. Задержка EOS составила 4,3 и 2,2 дня соответственно. Сезонные модели потепления, очевидно, имеют пространственные и временные вариации, контролируемые фенологические события [Menzel et al., 2020].

Показано, что паттерны реакции организмов на потепление климата не являются универсальными. Даже в пределах одного местообитания различные виды демонстрируют контрастные долгосрочные реакции на направленное изменение климата, а также на его межгодовые колебания. Различия во временных ответах фенологии растений на изменение климата обусловлены неодинаковой чувствительностью фенологических явлений и видов [Miller-Rushing et al., 2008; Gordo, Sanz, 2010; Chmura et al., 2019].

Весенние фенологические признаки, такие как распускание листьев, цветение умеренных и бореальных многолетников, являются функцией дневного накопления тепла, следующего за зимним охлаждением. Необходимость в воздействии на растения низких температур может задержать развитие весной, когда более высокие зимние температуры удлиняют период, необходимый для охлаждения [Bertin, 2008]. Кроме того, повышение зимних температур может сопровождаться усилением снегопадов и задержкой времени таяния снега, что оказывает существенное влияние на сроки весенних фенофаз [Inouye

et al., 2003]. Осенние фенологические признаки, включая формирование почек, листопад и формирование холодостойкости у многолетних растений, обычно вызываются фотопериодом и менее зависимы от температуры. Однако экстремальная жара и засуха в отдельные годы в сочетании с биотическими нарушениями могут привести к преждевременному старению листьев [Franks et al., 2013; Menzel et al., 2020].

Фенологическая чувствительность видов может сильно варьировать в разных частях ареала вследствие адаптации к местному климату, но причины этих региональных различий в настоящее время неизвестны [Park et al., 2019]. Например, метаанализ фенологии степных растений показал неодинаковые реакции видов на фоне общих фенологических трендов, которые имеют место не только между популяциями по всему видовому ареалу, но и между особями внутри популяции [Huang et al., 2020]. Наземные наблюдения дают информацию об ответных реакциях отдельных видов и внутривидовой изменчивости на данном микроучастке [Badeck, 2004; Khanduri et al., 2008].

В большинстве случаев единственным источником долгосрочных фенологических данных служат коллекции живых растений и гербарных образцов [Robbirt et al., 2011]. Перемещение растений в эксперименте (интродукция) позволяет обеспечить ряды локальных наблюдений для многих видов, тем самым выявить нормы фенологических реакций в различных экологических условиях [Wolkovich et al., 2014; Berend et al., 2019; MacKenzie et al., 2020]. Благодаря наличию коллекций, ботанические сады занимают выгодное положение для проведения наблюдений и экспериментов, касающихся сохранения растений или глобальных изменений [Donaldson, 2009].

Исследования по влиянию глобального потепления на фенологию растений в последнее десятилетие активизировались на территории Российской Федерации [Барина, Кохановская, 2015; Бобрецов и др., 2017; Зорина и др., 2018]. Данные наблюдений и модельных расчетов показывают, что скорость роста температуры в среднем по России в полтора раза выше, чем по суше Северного полушария, составив за 1976–2016 гг. +0,45 °C за десятилетие. Наибольшая скорость роста температуры воздуха регистрируется весной (+0,62 °C / 10 лет), летом и осенью

(+0,42 °C / 10 лет). Повышение зимних и осенних температур неустойчиво, отмечалось похолодание с середины 90-х годов до 2010 г., кроме полярной зоны. Также наблюдается тенденция к росту годовых сумм осадков, наиболее значительная весной и особенно заметная на Северном Кавказе, юге европейской части, Урале и в Сибири [Седьмое национальное сообщение..., 2017].

В Сибири крайне мало исследований изменения фенологии растений, основанных на долгосрочных наземных наблюдениях. Так, S. Rosbakh et al. [2021] проанализировали фенологические смещения у 67 видов древесных и травянистых растений на территории Баргузинского природного заповедника за период 1976–2018 гг. Показано продвижение весенних и летних событий, задержка осенних. Вегетационный период в сибирских бореальных лесах удлинился примерно на 15 дней. При этом изменение фенологии отдельных видов было неоднозначным как по направлению, так и по величине.

Нами [Фомин, Фомина, 2021] показана согласованность изменений фенологии с трендами климатических показателей у растений различных феноритмотипов в условиях лесостепи Западной Сибири. Более раннее накопление сумм активных температур ускорило развитие многолетников, особенно летнецветущих. У длительно вегетирующих осенне- и зимнезеленых видов период вегетации значительно сократился, повторяя тренд снегозалегания. Таким образом, хотя накапливаются данные о смещениях в фенологии растений под влиянием изменения климата, реакции отдельных видов остаются непредсказуемыми, и без долгосрочных фенологических данных невозможно предсказать последствия глобального потепления на биоразнообразии.

Цель настоящего исследования заключалась в оценке изменения сроков фенологических событий у многолетних растений из различных экологических групп в связи с тенденцией изменения климата Новосибирска.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование выполнено в Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН, г. Новосибирск (55°2'29.4" с. ш., 82°56'4.6" в. д.).

Объектами послужили 78 видов многолетних растений из коллекции декоративных видов природной флоры, по которым фенологические наблюдения проводили в течение 1996–2015 гг. Для характеристики климатических показателей за период исследования использовали данные по метеостанции Огурцово (№ 29638)\*.

Данные метеорологических и фенологических наблюдений обработаны стандартными статистическими методами с помощью пакета MS Excel и собственных программ, написанных на C++. За период исследования вычислены метеорологические тренды для показателей температуры воздуха ( $T$ ), количества осадков ( $R$ ) и гидротермического коэффициента ( $ГТК$ ) теплого сезона. Использован метод построения отдельных 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 нами рассчитаны фенологические тренды фенофаз и межфазных периодов как для каждого вида отдельно, так и для экологических групп.

Для построения трендов и оценки их достоверности применяли бут-стреп (bootstrap) – компьютерный статистический метод исследования вероятностных распределений, основанный на многократной генерации и анализе случайных выборок на базе имеющейся экспериментальной выборки [Efron, 1979]. При высоких вычислительных затратах преимущество бутстрепа заключается в том, что метод применим к любому распределению и различным размерам выборок, обеспечивая такие же или более точные результаты по сравнению с общепринятыми статистическими методами [Singh, 1981]. Поскольку большая часть анализируемых распределений не является нормальной, для представления данных вместо средних арифметических значений со среднеквадратичным отклонением использовали их аналоги, применимые для любого типа распределения, – медианные значения ( $Me$ ) с доверительным интервалом  $\sigma_{68,2}$ , который включает 68,2 % наиболее вероятных событий.

Нами проанализированы даты фенологических событий за 20-летний период и их смещения, обусловленные линейными трендами,

\* <https://rp5.ru/> Архив\_погоды\_в\_Огурцово

за тот же период времени. Расчет корреляций и коэффициентов детерминации 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. Это оправданно для анализа фенологических реакций растений, проявляющих высокую инерционность в ответ на непрерывные, разномасштабные и разнонаправленные изменения погодных условий, при этом малое значение  $r$  необязательно означает малые последствия [Котеров и др., 2019]. В качестве уровня значимости принято  $\alpha = 0,05$ . Таким образом, вероятность ошибки  $p_v \leq 0,05$  означает достоверность тренда.

Пункт исследования – г. Новосибирск – 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  $-15 \dots -18$  °С, летних –  $16 \dots 19$  °С. 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  $0,27$  °С за десятилетие, при этом наибольшее повышение температур отмечается

для переходных сезонов, но 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, а период его устойчивого залегания удлинился почти на две декады (до 160 дней в среднем). Характерной чертой текущего изменения климата является увеличение амплитуды межгодовых колебаний климатических показателей. Как и в целом по Северному полушарию, при общей тенденции потепления климата в Новосибирске отмечаются циклические колебания метеоусловий в сторону похолодания [Воронина, Гриценко, 2011; Лучицкая и др., 2014].

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Анализ метеоданных за период исследования показал рост средней температуры воздуха в теплый сезон года в Новосибирске на  $0,16$  °С, при том что суммарное количество осадков с апреля по октябрь не изменилось ( $-0,01$  мм). Выявлены внутрисезонные периоды с существенными изменениями основных метеорологических показателей (рис. 1). Апрель заметно потеплел ( $+39,6$  °С), тогда как май стал более холодным и влажным ( $-63,1$  °С;  $+16,6$  мм). В первой половине лета возросла вероятность жаркой и сухой погоды ( $+32,7$  °С;  $-40,7$  мм), а во второй количество осадков значительно увеличилось ( $+33,7$  мм). Начало осени стало более теплым

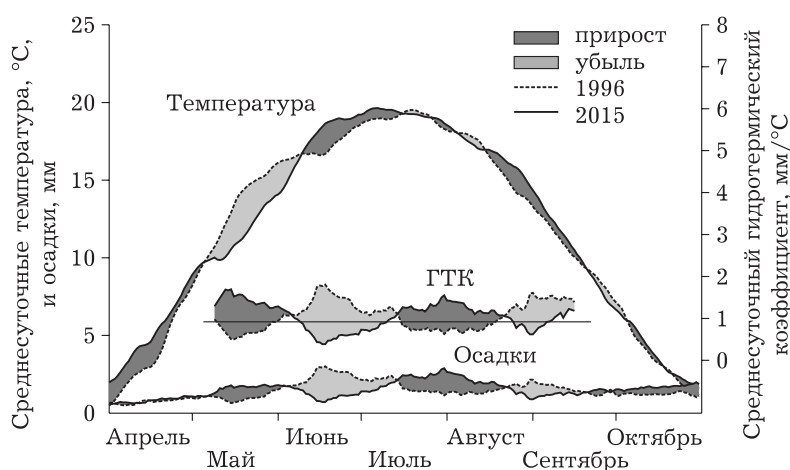


Рис. 1. Метеорологические тренды теплого сезона в Новосибирске за период исследования

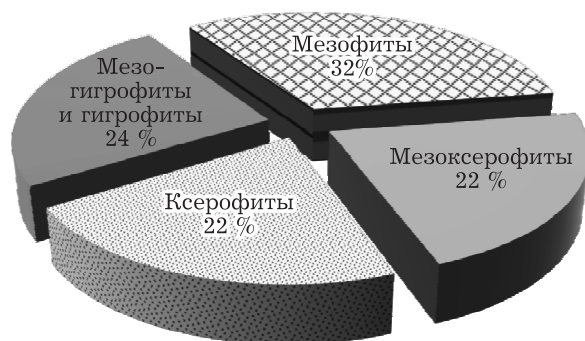


Рис. 2. Распределение исследованных видов по экологическим группам

и сухим (+28,7 °С; -14,4 мм). В октябре увлажнение повысилось (+15,9 мм), но температурный фон не изменился. Продолжительность вегетационного периода со среднесуточными температурами воздуха выше 5 °С достоверно увеличилась на 12 дней, периода с активными температурами выше 10 °С – 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 задерживался на 4 дня при той же среднесуточной дате установления. Значения ГТК в течение сезона существенно отклонялись от среднесуточного, равного 1,0. Осадки распределялись крайне неравномерно, но в целом изменение показателя увлажненности не было значимым.

Исследованные виды распределены в четыре экологические группы (рис. 2) в соответствии с работой Т. И. Фоминой [2012]. Для получения более сопоставимых выборок мезогигрофиты и гигрофиты объединены в одну группу. Фенологические тренды  $\Delta t$  рассчитывали путем построения линейной регрессии  $t(\text{год}) = \alpha + \beta \times \text{год}$ , где  $\alpha$  – параметр (дата наступления фенофазы или ее продолжительность);  $\beta$ ,  $\alpha$  – параметры линейной регрессии, с дальнейшим вычислением разности между

Т а б л и ц а 1  
Тренды вегетации для различных экологических групп (1996–2015 гг.)

Группа	Начало вегетации (весеннее отрастание)		$R^2$	$N^-$	$N^+$
	$Me\{\sigma_{68.2}\}$	$\Delta L\{\sigma_{68.2}\}$			
Ксерофиты	04.05 {-6; 7}	7 {-5; 3}	0,09	7	65
Мезоксерофиты	04.05 {-5; 6}	3 {-5; 2}	0,07	21	48
Мезофиты	29.04 {-6; 7}	5 {-8; 10}	0,12	20	61
Мезогигрофиты и гигрофиты	04.05 {-6; 6}	5 {-6; 7}	0,10	17	58
Конец вегетации					
Ксерофиты	25.10 {-10; 10}	-2 {-3; 12}	0,09	32	38
Мезоксерофиты	17.10 {-10; 9}	1 {-8; 7}	0,12	34	36
Мезофиты	06.10 {-9; 8}	0 {-7; 10}	0,10	33	42
Мезогигрофиты и гигрофиты	02.10 {-9; 9}	-4 {-6; 7}	0,10	27	48
Период вегетации, дни					
Ксерофиты	174 {-10; 11}	-10 {-6; 17}	0,14	24	59
Мезоксерофиты	166 {-9; 9}	-5 {-4; 11}	0,13	32	42
Мезофиты	168 {-10; 10}	-1 {-21; 12}	0,16	37	45
Мезогигрофиты и гигрофиты	153 {-12; 11}	-14 {-16; 34}	0,21	27	58

П р и м е ч а н и е.  $Me\{\sigma_{68.2}\}$  – медианные значения дат фенофаз с доверительным интервалом;  $\Delta L\{\sigma_{68.2}\}$  – медианные значения смещения дат фенофаз в днях, при этом отрицательное значение означает более раннее наступление фенофазы или сокращение продолжительности межфазного периода, а положительное – более позднее наступление фенофазы или увеличение продолжительности межфазного периода;  $R^2$  – коэффициент детерминации тренда;  $N^-$  – процент видов группы, достоверно не поддерживающих тренд ( $p_0 \leq \alpha$ );  $N^+$  – процент видов группы, достоверно поддерживающих тренд ( $p_0 \leq \alpha$ ).

значениями регрессии на границах интервала лет  $\Delta\zeta = \zeta(2015) - \zeta(1996)$ . Полученные тренды сравнивали с метеотрендами на уровне отдельных видов и их групп.

В табл. 1 и 2 приведены результаты статистического анализа смещения дат фенологических событий (фенофаз и межфазных периодов) по экологическим группам видов. Поскольку фенологические признаки, как правило, отклоняются в распределении от нормального, с учетом большого разброса фенодат для представления данных использовали медиану (Me) и стандартное отклонение  $\sigma$  с доверительными интервалами 68,2%. Обработка фенодат на уровне групп за счет значительного увеличения объема выборок (до 4000 записей на группу) позволяет повысить точ-

ность и достоверность полученных трендов. Виды каждой группы в процентном выражении распределились на достоверно поддерживающие тренд ( $N^+$ ) и достоверно отклоняющиеся в противоположную сторону ( $N^-$ ), при этом разность  $100 - N^+ - N^-$  представляет долю видов, фенология которых достоверно не изменилась.

Важно, что в полученном распределении фенологических признаков силен групповой эффект. Например, точно определив значение  $N^+$ , мы не можем также точно обозначить видовой состав – всегда присутствует часть видов, которые балансируют на грани достоверности; тем самым тренд поддерживается то одними, то другими участниками в зависимости от метеоусловий конкретного сезона.

Т а б л и ц а 2

**Тренды репродуктивной фенологии для различных экологических групп (1996–2015 гг.)**

Группа	Me{ $\sigma_{68.2}$ }	$\Delta L\{\sigma_{68.2}\}$	$R^2$	$N^-$	$N^+$
Префлоральный период, дни					
Ксерофиты	54 {-9; 8}	-9 {-5; 5}	0,18	6	71
Мезоксерофиты	52 {-9; 8}	-6 {-8; 14}	0,16	26	53
Мезофиты	50 {-7; 7}	-6 {-8; 10}	0,15	17	63
Мезогигрофиты и гигрофиты	43 {-8; 9}	-7 {-8; 9}	0,13	22	58
Начало цветения					
Ксерофиты	24.06 {-5; 6}	-2 {-4; 4}	0,06	24	44
Мезоксерофиты	21.06 {-7; 7}	-2 {-8; 8}	0,16	30	48
Мезофиты	19.06 {-6; 6}	-1 {-5; 7}	0,08	37	41
Мезогигрофиты и гигрофиты	11.06 {-5; 5}	2 {-9; 8}	0,16	32	45
Период цветения, дни					
Ксерофиты	49 {-11; 11}	-5 {-23; 16}	0,16	26	53
Мезоксерофиты	35 {-11; 11}	5 {-11; 13}	0,19	30	51
Мезофиты	26 {-7; 8}	2 {-11; 12}	0,14	29	51
Мезогигрофиты и гигрофиты	29 {-8; 10}	4 {-12; 11}	0,20	27	53
Зрелые семена					
Ксерофиты	11.08 {-7; 6}	10 {-20; 11}	0,25	27	54
Мезоксерофиты	07.08 {-7; 7}	-10 {-5; 28}	0,32	27	59
Мезофиты	06.08 {-7; 8}	1 {-14; 13}	0,18	31	48
Мезогигрофиты и гигрофиты	10.08 {-7; 8}	-7 {-8; 2}	0,22	19	67

П р и м е ч а н и е . Обозначения см. табл. 1.

Коэффициенты детерминации выше нулевых значений ( $R^2 \geq 0,1$ ) показывают, что в межгодовой вариабельности сроков фенологических событий присутствует заметная доля ( $\geq 10\%$ ), обусловленная трендом.

Диаграммы на рис. 3 отображают ожидаемые (т. е. наиболее вероятные) сроки фенологических событий для видов по группам, полученные из трендов для начала (1996 г.) и конца (2015 г.) периода исследования. Феноспектры дают представление о направлении фенологических смещений у отдельных видов, а также позволяют приблизительно оценить амплитуду этих смещений. На рис. 4 показаны фенологические тренды для ряда сибирских видов. Медианные значения фенодат (Me) обозначены кружками, размеры бокса соответствуют границам доверительного интервала  $\pm 68,2\%$ , а протяженность усов отражает диапазон “выбросов” (всех возможных значений).

## ОБСУЖДЕНИЕ

Фенология многолетников за рассматриваемый период времени претерпела заметные изменения, которые происходили на фоне внутрисезонных, с апреля по октябрь, трендов температуры воздуха и осадков. При этом наблюдаемые вариации фенологических событий отражали неоднозначные реакции видов на изменение климатических показателей. Ранее нами [Фомин, Фомина, 2021] выявлены положительные корреляции сроков начала вегетации и начала цветения с датой схода снежного покрова, а также датами перехода среднесуточных температур воздуха весной через 5 и 10 °C в сторону повышения. Между тем смещения дат наступления фенофаз и сроков межфазных периодов различаются по направлению и амплитуде изменчивости.

Даты начала вегетации (весеннего отрастания) во всех экологических группах достоверно сдвинулись на более поздние сроки, в пределах 3–7 дней, что согласуется с трендом снеготаяния (+4 дня). Процент видов, отрастающих раньше, т. е. не поддерживающих тренд, самый низкий у ксерофитов (см. табл. 1). Это может быть обусловлено тенденциями холодного периода года. Повышение зимних температур (+0,23 °C / 10 лет) совместно с увеличением высоты снежного по-

крова (+4 см / 10 лет) [Лучицкая и др., 2014] ухудшают условия перезимовки ксерофитов (возрастает риск выпревания под снегом), что сказывается в начале их сезонного развития.

Фаза цветения наступала во всех группах с небольшим опережением 1–2 дня (см. табл. 2). В большей степени изменилась в сторону сокращения продолжительность префлорального периода – на 6–9 дней, с максимальным значением тренда для ксерофитов. Длительность цветения достоверно возросла во всех группах, за исключением ксерофитов (–5 дней). При более поздних датах отрастания в среднем эти виды максимально ускорились в фенологическом развитии, о чем свидетельствует существенное уменьшение продолжительности и префлорального периода, и периода цветения. Основной вклад в более раннее начало цветения многолетников внесли повышенные температуры воздуха в апреле ( $r = 0,34$ ), тогда как майские температуры не повлияли ( $r = 0,09$ ). Тренды плодоношения в группах значительные, за исключением мезофитов, и разнонаправленные. Период созревания семян сократился у гигрофильных видов и мезоксерофитов – на 7 и 10 дней соответственно. У ксерофитов, наоборот, наметился положительный тренд (+10 дней).

Даты окончания вегетации у ксерофитов и, особенно, гигрофильных видов сместились на более ранние сроки, поэтому период вегетации в этих двух группах сократился значительно – на 10 и 14 дней соответственно. В группах мезоксерофитов и мезофитов длительность вегетации уменьшилась главным образом за счет более поздних дат весеннего отрастания. Вообще зависимость осенних фенофаз от внешних условий сложнее, чем весенне-летних [Menzel et al., 2006; Ge et al., 2015]. Повышение летних температур ускоряет окончание вегетации, а увеличение количества осадков его задерживает [Huang et al., 2020]. Напротив, повышение осенних температур замедляет деградацию хлорофиллов у многолетников, продлевая вегетацию [Shi et al., 2014], и отодвигает наступление заморозков. Кроме того, если весенние процессы в растениях запускаются температурами, то окончание вегетации у травянистых видов может быть обусловлено эндогенными факторами, не зависящими от внешних условий [Карпизонова, 1985; Жмылев и др., 2001].

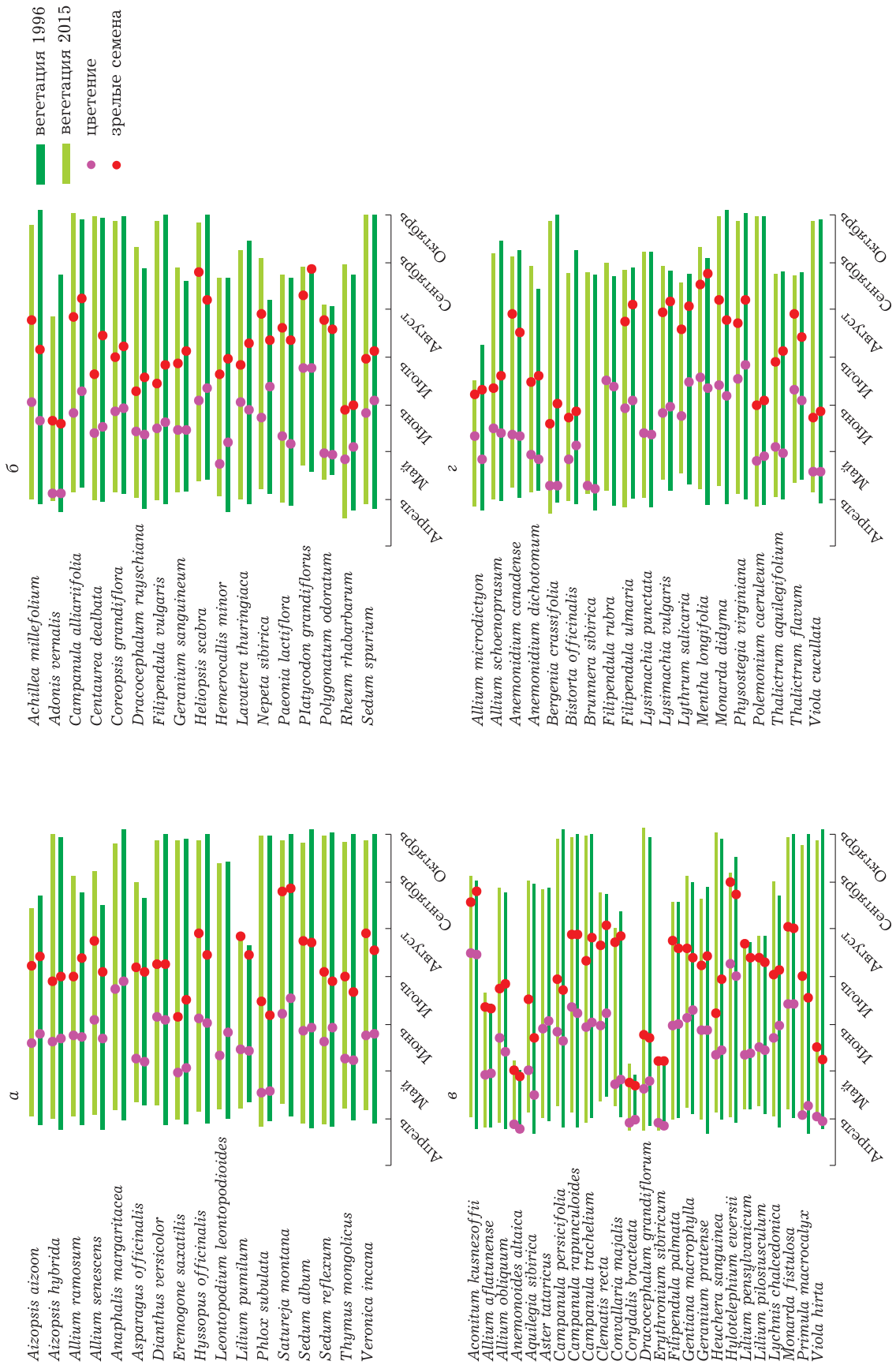


Рис. 3. Фенологические тренды видов из различных экологических групп: а – ксерофиты, б – мезоксерофиты, в – мезофиты, г – мезогигофиты и гигофиты



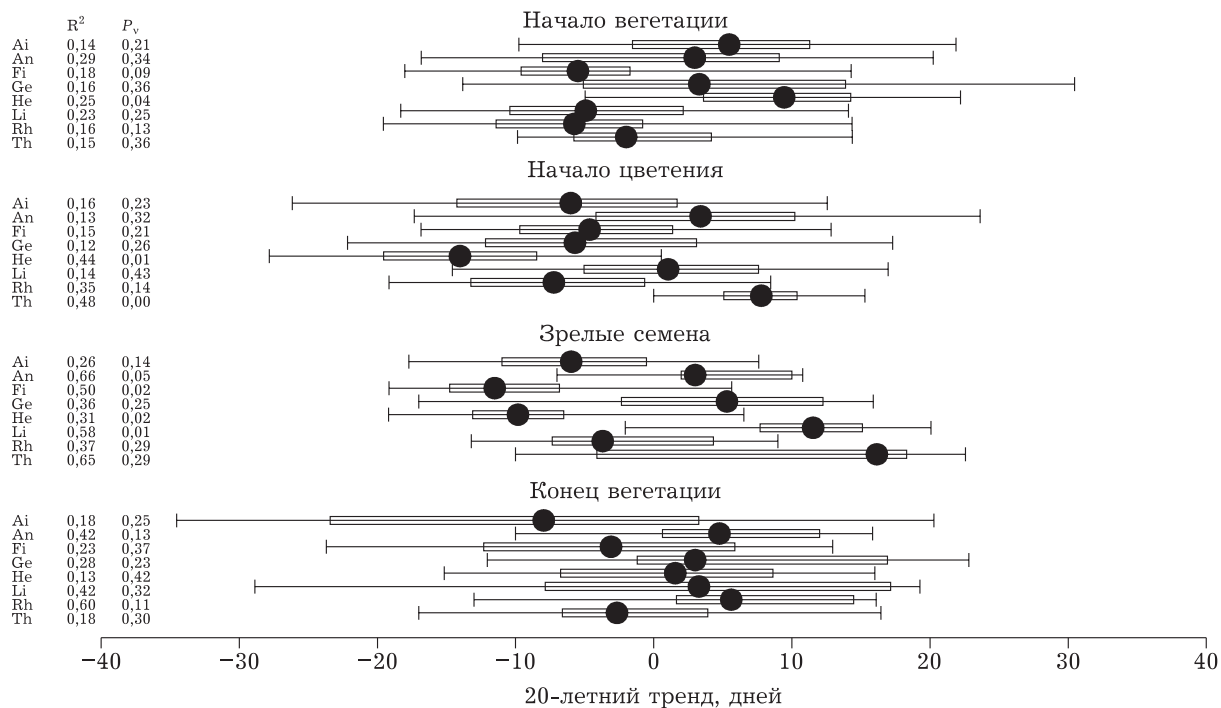


Рис. 4. Смещение сроков фенологических событий у некоторых сибирских видов: *Aizopsis aizoon* (Ai), *Anemonoides altaica* (An), *Filipendula ulmaria* (Fi), *Gentiana macrophylla* (Ge), *Hemerocallis minor* (He), *Lilium pumilum* (Li), *Rheum rhubarbarum* (Rh), *Thalictrum flavum* (Th)

Среди исследованных многолетников доминируют виды, поддерживающие тренды более позднего начала вегетации и более раннего ее окончания. При этом процент видов, поддерживающих тренды вегетации весной, гораздо выше, чем осенью. Коэффициенты детерминации  $R^2$  обсуждаемых признаков низкие и средние, варьируют в пределах 0,07–0,21. Длительность вегетации определяется в первую очередь биоморфой вида, а экологические особенности играют второстепенную роль. Коэффициенты детерминации репродуктивной фенологии, за исключением начала цветения, выше, особенно сроков появления зрелых семян ( $R^2 = 0,18 \dots 0,32$ ). Таким образом, наши данные свидетельствуют о большей фенологической чувствительности фаз вегетации и начала цветения многолетников.

Анализ феноспектров проиллюстрировал крайне высокую межвидовую изменчивость фенодат за период исследования (см. рис. 3). Положительный тренд дат начала вегетации составил 1–14 дней, при этом у 17 видов из разных экологических групп тренд отрицательный, в пределах 1–7 дней. Разнонаправленные тренды дат начала цветения достигали

22 дней, а дат зрелых семян – 25 дней. Тренды сроков окончания вегетации имели максимальные значения до 27 дней в обе стороны. Для небольшого числа видов по отдельным фенофазам смещения не выявлены. Так, даты начала вегетации и зрелых семян не изменились у трех видов, даты начала цветения и окончания вегетации – у семи видов. Однако не обнаружено ни одного многолетника, фенология которого не претерпела бы заметных смещений, хотя достоверность этих изменений по большей части не доказана.

Фенология сибирских видов также продемонстрировала разнонаправленные и неодинаковые по величине смещения. На диаграммах (см. рис. 4) представлен ряд видов с достоверным изменением фенологических признаков ( $p_v \leq 0,05$ ) или высокими коэффициентами детерминации ( $R^2 \geq 0,2$ ), означающими, что межгодовая вариабельность фенодат не настолько высока, чтобы маскировать наличие тренда. У *Aizopsis aizoon* (L.) Grulich, например, начало вегетации запаздывало (+6 дней), а все последующие фенофазы наступали с опережением 6–8 дней при низких значениях достоверности трендов. *Lilium pumi-*

*lum Delile* зацвела в 2015 г. в те же сроки, что в 1996 г., но фаза зрелых семян достоверно отодвинулась (+12 дней), изменились сроки вегетации (–4 дня для начала и +6 дней для конца). Для *Anemonoides altaica* (С. А. Мей.) Holub показаны положительные тренды всех фенодат со смещением на 2–6 дней и высокими коэффициентами детерминации фенодат, кроме даты начала цветения. Противоположное изменение фенологических признаков выявлено у *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. – все тренды отрицательные, с достоверным максимальным значением для даты зрелых семян (–11 дней).

У *Rheum rhabarbarum* L. смещения фенодат также отрицательные, за исключением значительно более позднего окончания вегетации (+7 дней). При этом коэффициенты детерминации трендов высокие для всех фенофаз, кроме отрастания (–5 дней). Для *Thalictrum flavum* L. выявлены более ранние сроки начала и окончания вегетации (длительность вегетации уменьшилась на 4 дня), тогда как фазы цветения и зрелых семян сместились на поздние сроки (+7 и +16 дней соответственно). Изменение срока начала цветения этого вида достоверно обусловлено трендом. У *Gentiana macrophylla* Pall. смещения дат начала вегетации (–4 дня) и начала цветения (–5 дней) недостоверны, зато задержка сроков созревания семян и окончания вегетации сильно детерминированы трендом. Свообразно изменилась фенология *Nemero callis minor* Mill.: для даты начала вегетации показан сильный положительный тренд (+10 дней), а для дат начала цветения и зрелых семян – сильные отрицательные тренды (–14 и –10 дней соответственно) на достоверном уровне, при этом смещение сроков окончания вегетации не произошло. У представленных видов из разных экологических групп даты зрелых семян показали сильные тренды ( $0,26 \leq R^2 \leq 0,65$ ), причем для всех видов, далее детерминация трендов убывала в направлении конец вегетации → начало цветения → начало вегетации.

Результаты исследования показывают сложный характер изменения фенологии растений в условиях потепления климата. Одним из факторов фенологической вариативности является то, что фазы сезонного развития у разных видов приходятся на различные временные промежутки [Bertin, 2008].

Также фенологическая чувствительность зависит от биоморфы – у травянистых растений в северных и бореальных широтах она выше, чем у древесных видов [Root et al., 2003]. Весомое значение имеют экологические признаки видов [Зорина и др., 2018]. Полагают, что в условиях быстрого изменения климата фенотипическая пластичность структурно-функциональных признаков, включая фенологические, играет основную роль в адаптации растений. В конечном итоге уровень синхронизации фенологии с климатическими условиями места произрастания определяет репродуктивный успех, рост и выживаемость особей [Cleland et al., 2007; Franks et al., 2013; Gratani, 2014].

При этом фенологические реакции запускаются в ответ на изменения регионального климата, более значимые для растений, чем средние глобальные показатели [Walther et al., 2002]. Поэтому многолетние тренды фенологических событий могут служить индикатором недавних изменений климата региона. Большая часть периода нашего исследования совпала с паузой в потеплении, зафиксированной в разных частях Северного полушария с конца 90-х годов [Piao et al., 2019; Wang et al., 2019]. Похолодания наблюдались в Западной Сибири в рамках циклических колебаний климата [Воронина, Гриценко, 2011]. Так, из месяцев теплого сезона более прохладным стал май [Лучицкая и др., 2014]. Эта вариация потепления климата проявлялась замедлением темпов роста температур воздуха и, как следствие, уменьшением или отсутствием смещения фенофаз, затрудняющих выявление общих тенденций изменения фенологии.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты подтверждают изменение фенологии многолетников в условиях потепления климата, наличие неоднородных по амплитуде и направлению смещений. Реакции растений на межгодовые флуктуации и многолетние тренды климатических показателей видоспецифичны и проявляются как различные тенденции в смещениях сроков фенологических событий. Показано, что фенологическая чувствительность в определенной степени связана с экологическими особенностями видов. Некоторые из вычисленных трендов со-

гласуются с литературными данными, прежде всего тренд опережающего начала цветения. Однако доминирующие тренды запаздывающего начала вегетации и опережающего окончания вегетации, сокращения продолжительности вегетации многолетников (притом, что вегетационный период удлинился) можно объяснить отчасти тенденцией похолодания климата региона в исследуемый период.

Характерной особенностью недавнего изменения климата являются значительные межгодовые и внутрисезонные колебания метеопказателей, которые обеспечивают очень высокую изменчивость фенологических смещений и тем самым затрудняют построение фенологических трендов. Все исследованные виды в течение 20 лет в большей или меньшей степени претерпели изменения фенологии, при этом большинство выявленных смещений не является статистически значимым и обусловлено, в первую очередь, высокой межгодовой вариабельностью климатических показателей.

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”, USU 44053.

#### ЛИТЕРАТУРА

Барина Г. М., Кохановская М. И. Проявления изменчивости климата в динамике сезонного развития растений в Юго-Восточной Прибалтике // Вестн. Балтийск. федерал. ун-та им. И. Канта. 2015. Вып. 1. С. 8–18.

Бобрецов А. В., Тертица Т. К., Теплова В. П. Влияние изменения климата на фенологию растений и животных юго-восточной части Республики Коми (Печоро-Ильчский биосферный заповедник) // ПЭММЭ. 2017. Т. 28, № 4. С. 74–93. doi: 10.21513/0207-2564-2017-4-74-93

Воронина Л. В., Гриценко А. Г. Климат и экология Новосибирской области. Новосибирск: СГГА, 2011. 227 с.

Жмылев П. Ю., Жмылева А. П., Карпухина Е. А., Титовец А. В. Возможные причины изменения сезонного развития растений в связи с потеплением клима-

та // Вестн. РУДН. Серия: Экология и безопасность жизнедеятельности. 2001. № 9. С. 98–103.

Зорина А. А., Шуйская Е. А., Куракина И. В., Огурцов С. С., Степанов С. Н. Реакция биоты на локальные климатические изменения в Центральном-лесном заповеднике // Вестн. Тверск. гос. ун-та. Серия: Биология и экология. 2018. № 1. С. 58–77.

Карписонова 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 // Мед. радиология и радиац. безопасность. 2019. Т. 64, № 6. doi: 10.12737/1024-6177-2019-64-6-12-24

Лучицкая 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.

Фомин Э. С., Фомина Т. И. Изменение фенологии многолетних растений в Западной Сибири на фоне глобального потепления климата // Сиб. экол. журн. 2021. Т. 28, № 5. С. 543–556. doi:10.15372/SEJ20210504 [Fomin E. S., Fomina T. I. Changes in the phenology of perennial plants in Western Siberia against the background of global climate warming // Contemporary Problems of Ecology. 2021. Vol. 14, N 5. P. 543–556.]

Фомина Т. И. Биологические особенности декоративных растений природной флоры в Западной Сибири. Новосибирск: Акад. изд-во “ГЕО”, 2012. 179 с.

Badeck F.-W., Bondeau A., Wittcher K., Doktor D., Lucht W., Schaber J., Sitch S. Responses of spring phenology to climate change // New Phytologist. 2004. Vol. 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. Vol. 121, N 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. Society. 2008. Vol. 135, N 1. P. 126–146. doi: 10.3159/07-RP-035R.1

Chmura H. E., Kharouba H. M., Ashander J., Ehman S. M., Rivest E. B., Yang L. H. The mechanisms of phenology: the patterns and processes of phenological shifts // Ecol. Monogr. 2019. Vol. 89, N 1. 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 in Ecol. and Evolut. 2007. Vol. 22, N 7. P. 357–365. doi:10.1016/j.tree.2007.04.003

Donaldson J. S. Botanic gardens science for conservation and global change // Trends in Plant Sci. 2009. Vol. 14, N 11. doi: 10.1016/j.tplants.2009.08.008

Efron B. Bootstrap methods: Another look at the jack-knife // Ann. Stat. 1979. Vol. 7, N 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 // *Evolut. Applicat.* 2013. doi: 10.1111/eva.12112
- Ge Q., Wang H., Rutishauser T., Dai J. Phenological response to climate change in China: A meta-analysis // *Global Change Biol.* 2015. Vol. 21, N 1. P. 265–274. doi: 10.1111/gcb.12648
- Gordo O., Sanz J. Impact of climate change on plant phenology in Mediterranean ecosystems // *Global Change Biol.* 2010. Vol. 16. P. 1082–1106. doi: 10.1111/j.1365-2486.2009.02084.x
- Gratani L. Plant phenotypic plasticity in response to environmental factors // *Adv. Bot.* Vol. 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. Vol. 64. P. 1865–1876. doi: 10.1007/s00484-020-01974-1
- Ibáñez I., Primack R. B., Ellwood E., Miller-Rushing A. J., Higuchi H., Lee S. D., Kobori H., Silander J. A. Forecasting phenology under global warming // *Phil. Trans. R. Soc. B.* 2010. Vol. 365, N 1555. P. 3247–3260. doi:10.1098/rstb.2010.0120
- Inouye D. W., Saavedra F., Lee-Yang W. Environmental influences on the phenology and abundance of flowering by *Androsace septentrionalis* (Primulaceae) // *Amer. J. Bot.* 2003. Vol. 90, N 6. P. 905–910.
- Jeong S. J., Ho C. H., Gim H. J., Brown M. E. Phenology shifts at start vs. end of growing season in temperate vegetation over the Northern Hemisphere for the period 1982–2008 // *Global Change Biol.* 2011. Vol. 17. P. 2385–2399. doi: 10.1111/j.1365-2486.2011.02397.x
- Khanduri V. P., Sharma C. M., Singh S. P. The effects of climate change on plant phenology // *Environmentalist.* 2008. Vol. 28. P. 143–147. doi: 10.1007/s10669-007-9153-1
- MacKenzie C. M., Gallinat A. S., Zipf L. Low-cost observations and experiments return a high value in plant phenology research // *Appl. Plant Sci.* 2020. Vol. 8, N 4. e11338. doi: 10.1002/aps3.11338
- 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., Jateczak K., Måge F., Mestre A., Nordli Ø., Peñuelas J., Pirinen P., Remišová V., Scheffinger 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 // *Global Change Biol.* 2006. Vol. 12. P. 1969–1976. doi: 10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x
- Menzel A., Yuan Y., Matiu M., Scheffinger H., Gehrig R., Estrella N. Climate change fingerprints in recent European plant phenology // *Global Change Biol.* 2020. Vol. 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. Vol. 96. P. 1289–1296. doi: 10.1111/j.1365-2745.2008.01436.x
- Park I., Jones A., Mazer S. J. PhenoForecaster: A software package for the prediction of flowering phenology // *Appl. Plant Sci.* 2019. Vol. 7, N 3. e1230. doi: 10.1002/aps3.1230
- Parmesan C., Yohe G. A globally coherent fingerprint of climate change impacts across natural systems // *Nature.* 2003. Vol. 421. P. 37–42. doi: 10.1038/nature01286
- Peñuelas J., Rutishauser T., Filella I. Phenology feedbacks on climate change // *Science.* 2009. Vol. 324. 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 // *Global Change Biol.* 2019. Vol. 25. P. 1922–1940. doi: 10.1111/gcb.14619
- Rai P. K. A concise review on multifaceted impacts of climate change on plant phenology // *Environmental Skeptics and Critics.* 2015. Vol. 4, N 4. P. 106–115.
- 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. Vol. 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. Vol. 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 Change Biol.* 2021. Vol. 27. P. 4435–4448. doi: 10.1111/gcb.15744
- Shi C., Sun G., Zhang H., Xiao B., Ze B., Zhang N., Wu N. Effects of warming on chlorophyll degradation and carbohydrate accumulation of alpine herbaceous species during plant senescence on the Tibetan Plateau // *PLoS ONE.* 2014. Vol. 9. e107874. doi:org/10.1371/journal.pone.0107874
- Singh K. On the asymptotic accuracy of Efron's bootstrap // *Ann. Statist.* 1981. Vol. 9, N 6. P. 1187–1195. doi: 10.1214/aos/1176345636
- Sparks T. H., Menzel A. Observed changes in seasons: An overview // *Int. J. Climatol.* 2002. Vol. 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. Vol. 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. Vol. 10. Article 2389. doi: 10.1038/s41467-019-10235-8
- Wolkovich E. M., Cook B. I., Davies T. J. Progress towards an interdisciplinary science of plant phenology: building predictions across space, time and species diversity // *New Phytologist.* 2014. Vol. 201. P. 1156–1162. doi: 10.1111/nph.12599

# Phenological reactions of perennial plants to climate change in Western Siberia

E. S. FOMIN<sup>1</sup>, T. I. FOMINA<sup>2</sup>

<sup>1</sup>*Institute of Cytology and Genetics of SB RAS  
630090, Novosibirsk, prosp. Akademika Lavrentyeva, 10  
E-mail: fomin@bionet.nsc.ru*

<sup>2</sup>*Central Siberian Botanical Garden of SB RAS  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101  
E-mail: fomina-ti@yandex.ru*

The results on the phenology study of 78 species of perennial plants over 20-year period 1996–2015 in the Western Siberia forest-steppe are discussed. Against the background of the detected meteorological trends of the warm season in Novosibirsk, the timing shift in phenological events of individual species and their ecological groups were analyzed using linear trends. It was found that vegetation start in the vast majority of perennials delayed on +3 ... +7 days, and the terms of vegetation end changed differently within –4 ... +1 days, while the duration of vegetation decreased in all groups. The duration of prefloral period significantly decreased by –6 ... –9 days, due to the later vegetation start and an earlier start of flowering on –1 ... –2 days. Fruiting trends are differed in direction and magnitude. The rate of seasonal development of the species generally accelerated over the observation period. Trends describe 6–32 % of phenological changes in ecological groups.

**Key words:** climate changes, phenological trends, ecological groups, perennials, Western Siberia.