

СЕЗОННАЯ РИТМИКА ИНТРОДУЦИРОВАННЫХ РАСТЕНИЙ КАК КРИТЕРИЙ ИХ УСТОЙЧИВОСТИ И АДАПТАЦИИ

© Н.И. Шумик, Н.В. Заименко, В.М. Остапюк

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины, г. Киев

E-mail: green@nbg.kiev.ua

Приведены общие положения об адаптации растений при переселении в новые экологические условия. При оценке устойчивости растений использованы количественные показатели фенологических наблюдений. Основной фенологической датой является начало цветения. Виды рода *Rhododendron* L. характеризуются низкой способностью к варьированию ритмики роста и развития в новых условиях.

Ключевые слова: ритмы, рост, развитие, адаптация.

Введение

Жизнедеятельность организмов в значительной степени проявляется в показателях их роста и развития, которые используют в качестве оценки адаптационной возможности и устойчивости организмов в новых условиях (Базилевская, 1950; Аврорин 1956). Под адаптацией понимается совокупность реакций растения, поддерживающих его функциональную устойчивость (присущий характер функционирования при изменении условий среды) и, в нашем рассмотрении, будет отражать только онтогенетический аспект. При переносе в новые условия растение проходит экологическую детерминацию, что приводит к запуску механизмов адаптации на всех уровнях формирования интродуцента. Это проявляется в изменении темпов онтогенеза особей благодаря генетически закрепленным структурным и ритмологическим особенностям видов. Адаптация растений к изменениям условий среды начинается со стрессовых реакций, то есть реакций защитного характера – разными средствами, затратами, ресурсами компенсировать критические внешние влияния (Малиновский, 2012). Способность растений избегать экологического стресса, изменяя ритмы роста и развития, рассматривается как важный механизм их устойчивости к неблагоприятным новым факторам среды.

Уровни и способы адаптации могут исследоваться и анализироваться в разных аспектах и масштабах, в частности в аспекте свойств саморегуляции и самоорганизации. В случае формирования интродукционной популяции можно использовать разные уровни и способы адаптации. На уровне фенотипа исследуется морфологическая, физиологическая и ритмическая пластичность. Фенотипическая адаптация – часто сопровождается глубокими структурными ненаследуемыми изменениями организма и в сочетании с наследственными изменениями формирует индивидуальный образ биосистемы. Направление процессов приспособления – ослабление и предупреждение негативного воздействия среды на биосистему. При этом адаптация рассматривается как совокупность морфофизиологических изменений организма, направленных на сохранение относительного постоянства его внутренней среды – гомеостаза. По мере формирования устойчивой адапта-

ции нарушения гомеостаза постепенно исчезают (Малиновский, 2012).

На организменном уровне исследуется пластичность онтогенеза. Адаптация основывается на отборе онтогенезов конкретных фенотипов. В процессе создания фенотипов как целостных систем идет накопление адаптивных признаков и отбор на наиболее устойчивое воспроизводство адаптивной нормы в онтогенезе.

На популяционном уровне изучается смена численности растений и пространственное их перераспределение. Путем искусственного отбора меняются онтогенезы внутри интродукционной популяции и со временем онтогенезы становятся однотипными. В этом случае однотипность обладает признаками наиболее устойчивых онтогенезов в новых климатических условиях.

Из всех факторов абиотической среды наибольшее влияние на фенологические явления вообще и на интродукционный процесс в отдельности, имеет климат.

Национальный ботанический сад им. Н.Н. Гришко НАН Украины (НБС) находится в центральной части Киева, а именно – в юго-восточной части Печерского района. Он расположен на невысоких Печерских склонах Киевского плато в урочище Зверинец (что соответствует географическим координатам 50° 22' северной широты и 30° 33' восточной долготы). Его территория примыкает непосредственно к долине Днепра, тянется на 1,8 км с севера на юг и примерно на 0,9 км с запада на восток.

Украины Киева, а также район расположения ботанического сада характеризуются умеренно холодным климатом с более или менее влажной зимой. Отличительная черта климата Киева – большая изменчивость погоды зимой, разнообразие ее комбинаций. Даже в аномально холодном январе бывает не меньше трех суток с резким потеплением, а в аномально теплом январе – около 12 суток с оттепелью. Специфика киевских зим определяется вмешательством атлантических масс воздуха, приносимых западными и юго-западными ветрами, в связи с чем, климат смягчается. В результате этого средняя суточная температура зимой регистрируется в пределах от –5° С. Проникновение атлантического воздуха наблюдается в виде циклонов с обильными осадками (в виде мокрого снега). Часто бывают туманы, заморозки и гололедица. Плюссовая температура зимой приводит к тому, что снежный покров резко уменьшается или совсем исчезает. Большое значение в формировании зимней погоды Киева имеет континентальный воздух, возникающий на месте, или приходящий с востока. В таких случаях погода чаще бывает ясная, как правило, умеренно ветреная и холодная, с морозами от –10° С до –15° С. Если же в область проникает арктический воздух, который наблюдается нечасто, то наступает силь-

Степень стабильности сроков начала цветения интродуцированных видов рода *Rhododendron* в условиях Киева

Вид	Число наблюдений, лет	Средняя дата начала цветения	Среднее квадратическое отклонение (σ)
<i>R. concinnum</i> Hemsl.	7	20,04	5,5
<i>R. dauricum</i> L.	10	19,03	3,9
<i>R. degronianum</i> Carriere subsp. <i>yakushimanum</i> (Nakai) H. Hara	7	24,04	4,3
<i>R. luteum</i> Sweet	12	28,04	6,2
<i>R. molle</i> (Blume) G. Don subsp. <i>japonicum</i> (A. Gray) Kron	10	24,04	6,0
<i>R. molle</i> (Blume) G. Don subsp. <i>molle</i>	10	22,04	5,9
<i>R. mucronulatum</i> Turcz.	10	21,03	4,2
<i>R. schlippenbachii</i> Maxim.	5	12,04	4,5

ное похолодание, особенно ночью, когда температура снижается до -20°C , а иногда и до -30°C .

Материалы и методы

В контексте предложенной схемы исследований фито-фенологические наблюдения (визуальная регистрация сроков морфологических, а следовательно, и функциональных новообразований) имеют большое значение для познания ритма сезонных процессов растений. О степени изменчивости всех фенологических фаз растений с достаточной достоверностью можно судить по строкам наступления фазы начала цветения, связанной с остальными коррелятивной зависимостью. Определить амплитуду ее изменчивости можно с помощью показателя σ (среднее квадратическое отклонение) или коэффициентов вариации (V) и гомеостатичности ($K_{\text{гом}}$). Два последних коэффициента ограничены в применении из-за увеличения значений коэффициентов при уменьшении абсолютных значений признаков (Ефимов, 1977, Нестеров, 1982). Показатель σ лишен этого недостатка и определяет средний уровень варьирования признака, адекватно оценивающий вариабельность (пластичность) сезонных процессов и отражающий степень консерватизма растений (Головкин, 1973). Среднее квадратическое отклонение – это универсальная мера типичности существующих в природе явлений и признаков. Определение показателя σ для фазы начала цветения интродуцированных видов рододендронов проведено на основании результатов многолетних фенонаблюдений (2003–2015 гг.) по алгоритмам, традиционно используемым для биометрических расчетов (Зайцев, 1978, 1983).

Результаты и обсуждение

Соответствие эндогенных ритмов организма ритмике внешних условий достигается в результате адаптации растений, и согласуются с понятием предельного цикла у растений, то есть такого ритма процессов, при котором связи, объединяющие отдельные элементы (внутренняя мотивация растений и факторы внешней среды) в целостную систему, достигают максимальной прочности (Михалин, 2010). Сравнение фенологических спектров растений в условиях культуры и в природных местообитаниях позволяет определить степень адаптации интродуцентов.

Степень новизны изменившихся условий отражается на фенологических показателях растений, характеризующих устойчивость интродуцентов. Они относятся к неспецифическим (интегральным) показателям степени адаптации растений. Наступление сроков новообразований у растений зависит от множества метеорологических факторов и экологических условий произрастания. Все проявления сезонной ритмики (фитоценологические, географические, онтогенетические и др.) являются интегральным выражением сложного процесса взаимодействия между эндогенной ритмикой, что определяется генетически заданной программой, и ее экологическими модификациями. Сроки наступления фенодат можно рассматривать как адаптацию между генетическими требованиями вида и экологическими условиями местообитания. Вместе с этим основные понятия фенологии (фенодаты и интервалы времени между ними) – это количественные величины, которые поддаются статистической обработке и позволяют применить математическое моделирование.

Провести обработку результатов фенонаблюдений по статистическим показателям, характеризующим изменчивость основных, корреляционных фенофаз (начало отращивания, начало цветения, конец цветения, продолжительность цветения, созревание семян) методически сложно и не всегда оправдано. Поэтому целесообразно выделить ведущую из них, в наибольшей степени сопряженную с другими фенофазами. Анализ коэффициентов корреляции показывает, что наибольшей сопряженностью отличаются фенофазы начала и конца цветения ($r = 0,95$). Из двух ведущих фенофаз в структуре связей меньше зависит от других и больше от экологических условий фенофаза начала цветения. Методом корреляционного анализа показано, что эта фенофаза является центром корреляционной плеяды фенологических признаков, ведущей или доминирующей. С ней коррелятивно связаны другие фенофазы, а ее определение характеризуется наименьшей погрешностью (Булах, 2013).

Для оценки устойчивости растений в условиях интродукции представляют интерес показатели, характеризующие амплитуду изменчивости их ритма роста и развития. Нами использован показатель σ (среднее квадратическое отклонение), который оценивает вариабельность сезонных

процессов и характеризует устойчивость растений в условиях культуры (Головкин, 1973) и применяется нами для статистического анализа многолетних данных фенологических наблюдений. Коэффициент σ определялся только для одной из фаз, а именно начала цветения. В рамках эксперимента по формированию интродукционных популяций природных видов рода *Rhododendron* L. показана возможность использования этого показателя для оценки устойчивости в новых экологических условиях (таблица).

Показатель σ для фазы начала цветения рассчитан для 8 интродуцированных видов рододендронов. Анализ полученных результатов показал, что разные виды характеризуются схожим значением показателя σ , который определяет степень стабильности появления первых цветков в соцветии (срок наблюдений – 7–12 лет). Чем больше значение σ , тем больше вариабельность фазы начала цветения, более широкая амплитуда изменчивости.

Меньшие значения σ характеризуют стабильность наступления сроков начала цветения и свидетельствуют о высокой консервативности растений. Большая стабильность свидетельствует о меньшей способности растений к варьированию ритмики роста и развития в новых условиях, что является причиной их низкой адаптационной способности (*R. dauricum*, *R. mucronulatum*). Объяснение этого явления мы видим в следующем. Зимние погодные условия имеют наибольшее влияние на начало цветения раннецветущих видов, какими есть отмеченные виды. В естественном ареале *R. dauricum* зимний период характеризуется устойчивым характером без резких оттепелей и похолоданий, что в эволюционном развитии вида способствовало выработке в генотипе устойчивого признака наступления фенодаты начала цветения. В условиях интродукции с мягкой зимой и высокой изменчивостью погоды у этих видов часто наблюдаются вымерзание цветочных почек, отсутствие цветения, утеря признаков вечнозеленых видов. В благоприятные зимы (без оттепелей в зимние месяцы и ранних весенних заморозков), как правило, наблюдается обильное цветение, но не обильное плодоношение. Эти факторы свидетельствуют о высокой консервативности видов и высокой зависимости от погодных условий. Адаптация рододендронов рассматривается нами, как наличие определенного ресурса в организме способного нейтрализовать последствия неблагоприятного фактора, а не как выработка механизмов устойчивости к вредному фактору (например, приобретение тенденции к изменению сезонной ритмики в онтогенезе отдельных организмов).

Вместе с этим сходство сезонной ритмики у большинства видов рододендронов разного географического происхождения свидетельствует об эндогенных причинах реакции на факторы окружающей среды.

ЛИТЕРАТУРА

- Аврорин Н.А. Переселение растений на Полярный север. Эколого-географический анализ. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. – 286 с.
- Базилевская Н.А. Ритм развития и акклиматизация травянистых растений // Растения и среда. – М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. – С. 169–189.
- Головкин Б.Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ. – Л.: Наука, 1973. – 264 с.
- Булах П.Е., Шумик Н.И. Теория устойчивости в интродукции растений. – К.: Наукова думка, 2013. – 152 с.
- Зайцев Г.Н. Фенология травянистых многолетников. – М.: Наука, 1978. – 150 с.
- Зайцев Г.Н. Оптимум и норма в интродукции растений. – М.: Наука, 1983. – 269 с.
- Малиновський А.К. Адаптації біосистем: проблеми методології досліджень // Наукові записки державного природознавчого музею, 2012. – Вип. 28. – С. 25–40.
- Михалин М.В., Попков Б.В., Прилуцкий А.Н. Сезонный ритм растений и перспективы его трансформации. – <http://bg.isu.ru/ru/science/docs/ritm.pdf>

Доклад представлен на седьмой научной конференции с международным участием «Растения в муссонном климате: острова и растения» (26–29 сентября 2016 г., г. Южно-Сахалинск)

SEASONAL RHYTHM OF THE INTRODUCED PLANTS AS THE CRITERIA FOR THEIR RESILIENCE AND ADAPTATION

M.I. Shumik, N.V. Zaimenko, V.M. Ostapuk

The National Botanical Garden n.a. N.N. Grishko of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kiev

The general provisions on the plant adaptation in relocation to the new environmental conditions are given. Quantitative indicators of phenological observations are used in the evaluation of plant resistance. The main phenological date is the beginning of flowering. Species of the genus *Rhododendron* L. plants have low capacity for variation rhythm of growth and development in new conditions.

Key words: beats, growth, development, adaptation.

Tabl. 1. Bibl. 8