

ЭКОЛОГИЯ

ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ РЕАКЦИЯ ЛЕСНЫХ РАСТЕНИЙ НА ПОТЕПЛЕНИЕ КЛИМАТА: РАНО- И ПОЗДНОЦВЕТУЩИЕ ВИДЫ

А.П. Жмылёва¹, Е.А. Карпухина¹, П.Ю. Жмылёв²

¹Экологический факультет
Российский университет дружбы народов
Подольское шоссе, 8/5, Москва, Россия, 113093

²Биологический факультет
Московский государственный университет
Воробьевы горы, Москва, Россия, 119899

При обсуждении влияния глобального потепления на наземные и водные экосистемы обычно опираются на биоклиматологические модели, которые в той или иной степени предполагают однотипность фенологической реакции организмов на повышение температуры воздуха. В связи с этим рассмотрены результаты девятилетних фенологических наблюдений 22 видов лесных растений (деревьев, кустарников, травянистых многолетников и однолетников) хвойно-широколиственной зоны Европейской части России. Показано, что рано- и поздноцветущие виды по-разному реагируют на повышение температуры воздуха в весенний период. Кратко обсуждены причины неодинаковой фенологической реакции организмов на глобальное потепление. Результаты проведенного исследования подтверждают предположение, что раноцветущие растения наиболее резко реагируют на потепление климата.

Ключевые слова: потепление климата, фенология, цветение растений, фенологическая реакция, Московская область.

По мнению большинства климатологов, значительное повышение приземной температуры воздуха во второй половине XX в. связано прежде всего с увеличением антропогенной эмиссии парниковых газов [1]. Согласно самому пессимистичному сценарию, к 2100 г. это может привести к повышению глобальной температуры поверхности Земли еще на 6,4 °С [2]. Именно поэтому проблеме прогнозирования реакции наземных и водных экосистем на глобальное потепление в настоящее время уделяется особое внимание. Обычно при обсуждении этой проблемы опираются на данные палеонтологических реконструкций и биоклиматологических моделей [3—5], которые в той или иной степени предполагают однотипность фенологической реакции организмов: повышение температу-

ры воздуха провоцирует более раннее наступление весенних фенофаз у растений и животных [6—10]. Правда, результаты экспериментальных исследований и многолетних фенологических наблюдений свидетельствуют о том, что не только разные организмы, но и разные виды растений не одинаково реагируют на потепление климата [11—13]. В связи с этим рассмотрены результаты анализа погодичных изменений времени зацветания 22 видов лесных растений.

Материалы и методы исследования

Фенологические и метеорологические наблюдения проводились на территории Звенигородской биологической станции (ЗБС) МГУ им. С.Н. Скадовского (Одинцовский район, Московская область) в течение 9 лет (2000—2008 гг.).

Объект исследования. Для изучения изменчивости начала цветения были выбраны 22 вида (табл. 1) лесных растений, отличающихся жизненной формой, феноритмотипом, экологическим и географическим ареалом. Постоянные фенологические площадки были заложены в четырех фитоценозах: еловый кустарничково-зеленомошный лес, елово-березовый вейниково-разнотравный лес, сосновый кустарничково-сфагновый лес и елово-широколиственный разнотравный лес с ярусом кустарников.

Таблица 1

Средние даты зацветания лесных растений ЗБС

Вид	Дата	Группа	
<i>Corylus avellana</i>	11 апреля	Ранневесенние	
<i>Carex digitata</i>	27 апреля		
<i>Corydalis solida</i>	27 апреля		
<i>Asarum europaeum</i>	29 апреля		
<i>Luzula pilosa</i>	29 апреля		
<i>Anemone ranunculoides</i>	30 апреля	Поздневесенние	
<i>Betula alba</i>	1 мая		
<i>Carex pilosa</i>	10 мая		
<i>Vaccinium myrtillus</i>	12 мая		
<i>Picea abies</i>	20 мая		
<i>Galeobdolon luteum</i>	24 мая		
<i>Ajuga reptans</i>	27 мая		
<i>Euonymus verrucosa</i>	29 мая		
<i>Trientalis europaea</i>	29 мая		
<i>Maianthemum bifolium</i>	6 июня		Раннелетние
<i>Rubus saxatilis</i>	7 июня		
<i>Orthilia secunda</i>	14 июня		
<i>Fragula alnus</i>	17 июня		
<i>Pyrola rotundifolia</i>	19 июня		
<i>Melampyrum pratense</i>	14 июля	Позднелетние	
<i>Calamagrostis arundinacea</i>	18 июля		
<i>Solidago virgaurea</i>	10 августа		

Фенологические наблюдения проводилось по методике И.Г. Серебрякова [14] с учетом традиционных методов фенологических исследований [15; 16]. На постоянных фенологических площадках для всех кустарничков и травянистых растений было маркировано по 30 генеративных особей, а для деревьев и кустарников — по 10 особей (всего 1550 особей). Для каждой особи отмечалась дата схода

снега, начала вегетации, раскрывания почек и начала цветения. Эти фенологические события регистрировались с момента схода снегового покрова до зацветания последней особи с частотой от 3—7 (весной и в начале лета) до 1—2 раз в неделю (во второй половине лета).

За начало вегетации вечнозеленых, летне-зеленых и зимне-зеленых растений принималась дата освобождения их из-под снега. У летнезеленых растений и эфемероидов эта фенофаза совпадает с началом активной вегетации (начало видимого роста побегов). Для всех видов начало активной вегетации регистрировалось как разворачивание новых листьев (раскрывание почек), удлинение листовых пластинок перезимовавших листьев или появление побегов из-под земли (геофиты и однолетники). За начало цветения принималась дата раскрывания околоцветника или выдвигания тычинок (рылец) у первых цветков соцветия.

Метеорологические наблюдения. Почасовые изменения температуры воздуха в течение всего года регистрировались автоматической метеостанцией, которая расположена в пойме р. Москвы на расстоянии менее 1 км от самой дальней фенологической площадки. Изменения количества осадков в течение года регистрировались на территории метеообсерватории МГУ и любезно предоставлены нам д.г.н. Н.Е. Чубаровой.

Статистическая обработка данных. Результаты фенологических и климатологических наблюдений были оформлены как электронная база данных в формате Excel 9.0 и обработаны с помощью прилагаемых к ней статистических пакетов. При обработке макроклиматических параметров рассчитывались: 1) среднесуточные, среднемесячные, среднесезонные и среднегодовые значения температуры воздуха; 2) среднемесячное, среднесезонное и среднегодовое количество осадков; 3) даты перехода температуры через 0 °С, +5 °С и +15 °С; 4) даты окончания и начала заморозков в весенний и осенние периоды. Для выявления связи между началом зацветания и временем раскрывания почек был проведен корреляционный анализ с использованием программы Statistica 6. Достоверность значений проверена с помощью *t*-критерия Стьюдента. С помощью этой же программы был проведен регрессионный анализ для построения линейных трендов средних дат начала цветения за девять лет наблюдений. Кроме того, для анализа изменения средних дат начала цветения растений, а также среднегодовых и сезонных температур был проведен полиномиальный регрессионный анализ при помощи программы StatGrafics Centurion XV.П.

Результаты исследования

Метеорологические условия. За девять лет наблюдений среднегодовая температура воздуха увеличилась на 0,08 °С/год. Однако этот тренд не достоверен. Годы с теплой погодой (2000, 2002, 2007, 2008 гг.) чередовались с холодными (2003 г.) или близкими к климатической норме (1). Среднегодовое количество осадков было выше нормы в 2001, 2003, 2004 и 2008 гг. При этом если в 2001, 2005 и 2006 гг. лето выдалось дождливым, то в 2002 и 2007 гг., напротив, сухим или очень сухим. В целом, наиболее существенные отклонения метеорологических показателей были характерны для зимы и весны, что совпадает с литературными данными [17;

18]. Годы с теплой (2002, 2007, 2008 гг.) или близкой к норме (2000, 2001 гг.) весной были разделены периодом с холодной или очень холодной весной (2003—2006 гг.). Это сопровождалось сравнительно сухой (2000, 2002 гг.) или сырой погодой в марте—мае 2001, 2005 и 2008 гг. Напротив, почти все зимы выдались теплыми (особенно в 2007 и 2008 гг.). Исключение составляют только 2003 и 2006 гг., когда средняя температура декабря—февраля была ниже многолетних значений на 3,3 °С и 2,4 °С соответственно.

Начало вегетации и цветения лесных растений ЗБС. По продолжительности периода времени от схода снегового покрова до начала активной вегетации все изученные виды объединены в четыре группы:

1) растения с ранним началом активной вегетации — почки раскрываются в первую декаду после схода снегового покрова (например, *Anemone ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Carex digitata*);

2) растения со средним началом активной вегетации — почки раскрываются во вторую декаду после схода снегового покрова (*Carex pilosa*, *Galeobdolon luteum*);

3) растения с поздним началом активной вегетации — почки раскрываются в третью декаду после схода снегового покрова (например, *Maianthemum bifolium*, *Solidago virgaurea*, *Trientalis europaea*);

4) растения с очень поздним началом активной вегетации — почки раскрываются позднее третьей декады после схода снегового покрова (*Frangula alnus*, *Orthilia secunda*, *Picea abies*, *Pyrola rotundifolia*).

По средней дате зацветания за девять лет наблюдений выделено четыре группы растений: ранневесенние, поздневесенние, раннелетние и позднелетние (см. табл. 1). У подавляющего большинства видов зачатки цветков закладываются в год, предшествующий цветению (преформированные почки). Исключение составляют только *Calamagrostis arundinacea*, *Melampyrum pratense* и *Solidago virgaurea*, которые относятся к позднелетним растениям. Это не противоречит сформулированной И.Г. Серебряковым [19; 20] закономерности: виды с не полностью сформированными почками возобновления зацветают позднее видов, у которых почки преформированы. Хотя среди последних видов есть растения, которые цветут относительно поздно (например, *Orthilia secunda*, *Pyrola rotundifolia*).

Результаты сравнения распределения видов по группам активной вегетации и зацветания свидетельствуют о том, что у всех ранневесенних растений почки раскрываются сразу или почти сразу после схода снега. Напротив, большинство раннелетних и позднелетних видов характеризуются поздним или очень поздним временем начала активной вегетации. При этом у большинства изученных видов начало цветения связано со временем раскрывания почек весной. Исключение составляют только *Rubus saxatilis*, *Melampyrum pratense* и *Solidago virgaurea*. Однако если у всех ранневесенних растений связь между этими фенофазами средняя или очень тесная, то у подавляющего большинства раннелетних и позднелетних видов время цветения не связано со временем раскрывания почек или эта связь отрицательная [21]. В целом, эти результаты совпадают с представлением ряда авторов, что время цветения многих растений тесно связано со временем

раскрывания у них почек [22—25]. В связи с этим можно выделить две группы видов:

1) виды растений с преформированными почками, ранним или средним началом активной вегетации и небольшим числом листьев до первого цветка. У таких видов изменение экологических факторов, вероятно, влияет на время цветения не прямо, а опосредованно через время раскрывания почек;

2) виды с не полностью сформированными почками, поздним или очень поздним началом активной вегетации и большим числом листьев до первого цветка. У таких видов изменение экологических факторов, вероятно, прямо влияет на время их зацветания.

Отклонения от средней даты начала цветения. За весь период наблюдений время зацветания каждого вида изменялось от года к году. Анализ предела изменчивости вариационных рядов отчасти подтверждает известную закономерность увеличения устойчивости сезонного развития в ряду: эфемеры — длительно вегетирующие однолетники — травянистые многолетники — древесные растения [26]. Однако более отчетливо прослеживается уменьшение уровня погодичной изменчивости времени зацветания в ряду: ранневесенние — позднелетние — поздневесенние — раннелетние растения.

Отклонение от средней даты зацветания обычно рассматривают как фенологическую реакцию вида на особенности погоды конкретного года. У всех рассматриваемых растений такая реакция проявлялась в форме более раннего (–) или более позднего (+) цветения. При этом практически каждый год не менее чем у 75% видов обнаруживалась однотипная фенологическая реакция (рис. 1). Эти результаты свидетельствуют о том, что почти все виды проявляют сходную фенологическую реакцию на особенности погоды конкретного года. В годы со сравнительно теплой весной (2000, 2007 и 2008 гг.) или когда температура воздуха весеннего периода года была близка к норме (2001 г.) подавляющее большинство лесных растений зацвело раньше обычного, а в годы со сравнительно холодной весной (2003, 2004 и 2006 гг.) — позже обычного.

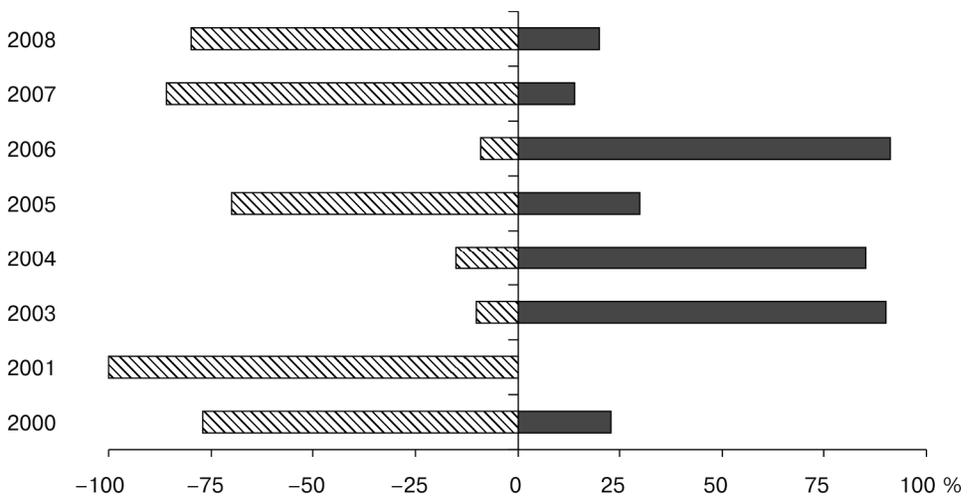


Рис. 1. Доля видов с однотипной фенологической реакцией в 2000—2001 гг. и 2003—2008 гг.: зацветание раньше (–) или позже (+) средней даты (в 2002 г. из-за сухого лета многие виды не цвели)

Отмеченная закономерность характерна, однако, не для всех изученных видов. Некоторые из них в годы с холодной весной зацветали раньше обычного, или время их цветения слабо изменялось по годам. Причины такой нетипичной фенологической реакции могут быть разными. Во-первых, время цветения находится под множественным контролем эндогенных и экзогенных факторов [27; 28]. Во-вторых, нетипичная фенологическая реакция часто обнаруживается у позднелетних растений (например, *Solidago virgaurea*) или может быть обусловлена влиянием погоды предшествующего года или сезона [21].

Влияние изменения климата на время начала цветения. Результаты полиномиального регрессионного анализа позволяют выделить следующие две группы видов:

1) растения, у которых изменение средней даты зацветания за девять лет наблюдений описывается выпуклой кривой (рис. 2). Виды этой группы зацветали позднее в годы, которые характеризовались сравнительно холодной весной (2003—2006 гг.). В основном это ранневесенние и поздневесенние растения с заранее сформированными почками (*Ajuga reptans*, *Anemone ranunculoides*, *Asarum europaeum*, *Corydalis solida*, *Galeobdolon luteum*, *Luzula pilosa* и др.). Среди них много видов, у которых активная вегетация начинается вскоре после схода снега (1-я и 2-я группа), а время зацветания связано со временем раскрывания почек;

2) растения, у которых изменение средней даты зацветания за девять лет наблюдений описывается вогнутой кривой (рис. 3). В период со сравнительно низкими среднегодовыми температурами воздуха и холодными веснами (2003—2006 гг.) эти виды зацветали раньше, чем в другие годы. Данная группа представлена растениями, зацветающими летом, у которых почки перед началом весны содержат зачатки только вегетативной сферы побега (*Calamagrostis arundinacea*, *Melampyrum pratense*) или части соцветия (*Maianthemum bifolium*).

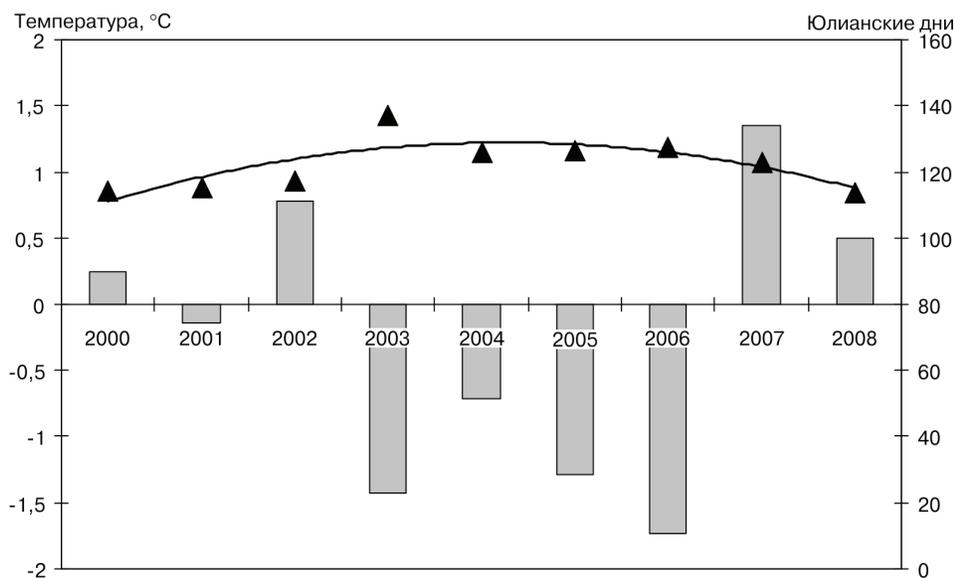


Рис. 2. Отклонение средневесенних температур от нормы (■) и изменения средних дат (▲) зацветания *Carex digitata* L.
 $(y = -4,08106E6 + 4072,5x - 1,01x^2, R^2 = 51\%, p = 0,01)$

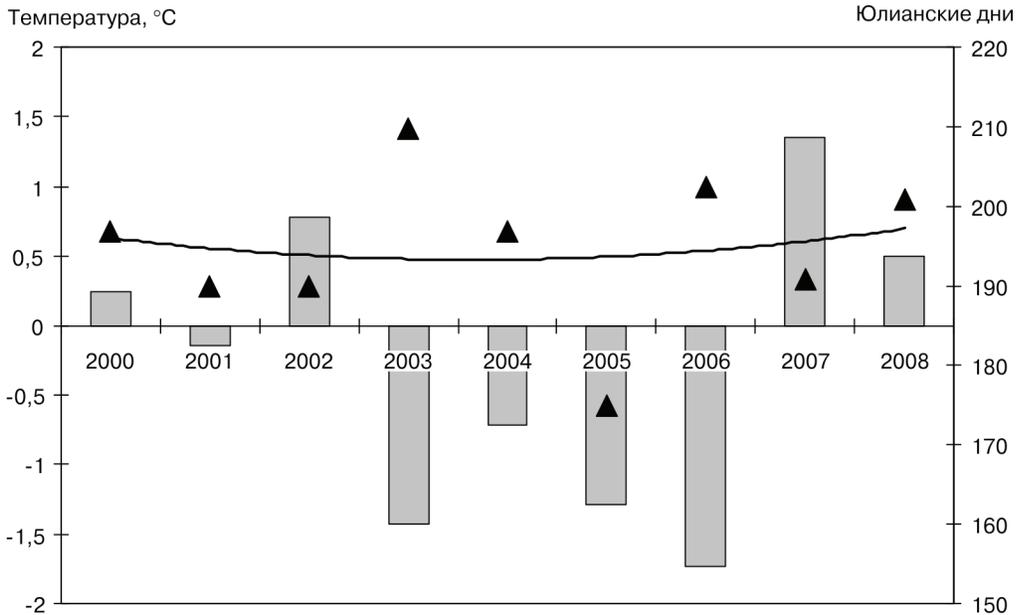


Рис. 3. Отклонение средневесенних температур от нормы и изменения средних дат зацветания *Melampyrum pratense*

(условные обозначения см. рис. 2).

$$y = 3,37026E6 - 3363,05x + 0,9x^2, R^2 = 18\%, p = 0,02$$

Обсуждение результатов

В настоящее время по крайней мере среди ботаников, широко распространено мнение, что одним из результатов потепления климата является более раннее наступление весенних фенофаз. Действительно, во многих районах Европы, Америки и Азии зарегистрированы отрицательные тренды раскрытия почек и цветения [5; 7—9; 11; 13; 21]. Один из наиболее впечатляющих примеров представляет *Aesculus hippocastanum* [29]. За прошедшие два столетия (с 1816 г. по 1991 г.) почки этого дерева стали распускаться в Швейцарии (Женева) почти на 40 дней раньше (23 апреля и 3 января соответственно). Правда, далеко не все растения проявляют такую фенологическую реакцию на потепление климата [11—13]. Например, в Англии доля растений, которые за прошедшее столетие стали цвести позднее, составляет около 24% из 267 исследованных видов [11]. Среди 656 деревянистых и травянистых растений Западной Европы, Северной Америки, Японии и Австралии отрицательные фенологические тренды зафиксированы только для 72% видов [30]. У остальных видов за период от 20 до 144 лет средние даты весенних фенофаз не изменились (18%) или раскрытие почек и цветение стало происходить позднее (10%). Аналогичные результаты получены и для некоторых животных [7; 13; 31]. Причины такой неодинаковой фенологической реакции организмов на глобальное потепление точно неизвестны, но очевидно, что они разнообразны и зачастую носят комплексный характер [12]. Все их можно объединить в следующие, не всегда хорошо отграниченные друг от друга группы:

1) разный механизм контроля начала сезонного развития. Вероятнее всего отсутствие или слабая фенологическая реакция организмов на потепление кли-

мата может быть обусловлена фотопериодическим контролем первых фенофаз [32—36];

2) разный тип зимнего покоя. Предполагают, что растения с глубоким и вынужденным зимним покоем в разной степени реагируют на повышение температуры в зимний и весенний периоды года [33; 34; 37];

3) географическая изменчивость. Внутривидовая изменчивость фенологической реакции вида обусловлена пространственной неоднородностью изменения климата и/или расовой дифференциацией [13; 27];

4) неодинаковая фенологическая пластичность видов. Часто ее обсуждают в связи с разной реакцией на потепление деревьев, кустарников, травянистых многолетников, однолетников, энтомофильных и анемофильных растений [11; 38]. Правда, данные по длительности жизни и жизненным формам растений противоречивы [21];

5) размер популяции. Предполагают, что отсутствие фенологической реакции на потепление климата или положительные тренды весенних фенофаз обусловлены небольшим размером популяции, отсутствием адаптации к антропогенному воздействию редких или находящиеся под угрозой исчезновения видов [39; 40].

Результаты проведенного нами исследования совпадают с мнением большинства ботаников, что наиболее резко на потепление климата реагируют растения, которые цветут весной [8; 11; 12]. Изменение температуры весеннего сезона влияет на начало их цветения, скорее всего, не прямо, а опосредованно — через время раскрытия почек. Напротив, растения, которые цветут летом, проявляют противоположную реакцию. Поскольку соцветия у них закладываются или доразвиваются после начала активной вегетации, время их зацветания должно быть прямо связано с температурой воздуха. Однако результаты анализа свидетельствуют о том, что другие факторы могут иметь не меньшее значение. В частности, время зацветания чувствительного к режиму увлажнения *Calamagrostis arundinacea*, вероятно, зависит от количества осадков в первой половине лета. В годы с обильными осадками в мае—июле он зацветает раньше, причем в случае засушливого лета (как 2002 г.) у этого растения колоски вообще не закладываются. Противоположная ситуация наблюдается у *Solidago virgaurea*. В годы с дождливым летом этот вид зацветает гораздо позднее, чем в годы с относительно небольшим количеством летних осадков [21]. В целом это согласуется с представлениями Ф.Е. Вилголаски [41], что не только температура воздуха, но и количество осадков может задерживать или ускорять наступление отдельных фенофаз.

ПРИМЕЧАНИЕ

- (1) Для расчета климатической нормы Всемирным метеорологическим обществом принят период с 1961 по 1990 г.

ЛИТЕРАТУРА

- [1] Научный анализ результатов Всемирной конференции по изменению климата. — М., 2004.
- [2] МГЭИК: Изменение климата, 2007 г.: Обобщающий доклад. Вклад рабочих групп I, II и III в четвертый доклад об оценке Межправительственной группы экспертов по изменению климата. — МГЭИК, Женева, Швейцария, 2007.

- [3] Кобак К.И., Кондрашева Н.Ю., Турчинович И.Е. Влияние изменений климата на природную зональность и экосистемы России // Изменения климата и их последствия. — СПб.: Наука, 2002.
- [4] Memmott J., Craze P.G., Waser N.M., Price M.V. Global warming and the disruption of plant — pollinator interactions // *Ecol. Let.* — 2007. — V. 10. — P. 710—717.
- [5] Clark R.M., Thompson R. Predicting the impact of global warming on the timing of spring flowering // *Int. J. Climatol.* — 2010. — V. 30. — P. 1599—1613.
- [6] Root T.L., Price J.T., Hall K.R., Schneider S.H., Rosenzweig C., Pounds J.A. Fingerprints of global warming on wild animals and plants // *Nature.* — 2003. — V. 421. — P. 57—60.
- [7] Ahas R., Aasa A. The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations // *Int. J. Biomet.* — 2006. — V. 51. — P. 17—26.
- [8] Menzel A., Sparks T., Koch E., Aasa A. et al. European phenological response to climate change matches the warming pattern // *Global Change Biol.* — 2006. — V. 12. — P. 1969—1976.
- [9] Cleland E.E., Chuine I., Menzel A., Mooney H.A., Schwartz M.D. Shifting plant phenology in response to global change // *Trends Ecol. Evol.* — 2007. — V. 22. — P. 357—365.
- [10] van Buskirk J., Mulvihill R.S., Leberman R.C. Variable shifts in spring and autumn migration phenology in North American songbirds associated with climate change // *Global Change Biol.* — 2009. — V. 15. — P. 760—771.
- [11] Fitter A.H., Fitter R.S.R. Rapid Changes in Flowering Time in British Plants // *Sci.* — 2002. — V. 296. — P. 1689—1691.
- [12] Sherry R.A., Zhou X., Gu S., Arnone J.A., Schimel D.S., Verburg P.S., Wallace L.L., Luo Y. Divergence of reproductive phenology under climate warming // *Proc. Nat. Acad. Sci.* — 2007. — V. 104. — P. 198—202.
- [13] Primack R.B., Ibáñez I., Higuchi H., Lee S.D., Miller-Rushing A.J., Wilson A.M., Silander J.A. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures // *Biol. Conserv.* — 2009. — V. 142. — P. 2569—2577.
- [14] Серебряков И.Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах: Доклад совещ. по стационарным геобот. исслед. — Л., 1954. — С. 145—159.
- [15] Бейдеман И.Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. — М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1954.
- [16] Борисова И.В. Сезонная динамика растительного сообщества // Полевая геоботаника. — Л.: Наука, 1972. — Т. 4.
- [17] Ефимова Н.А., Строкينا Л.А. Эмпирические оценки изменений климата на континентах северного полушария в конце XX века // Изменения климата и их последствия. — СПб.: Наука, 2002.
- [18] Мирвис В.М. Закономерности изменения режима температуры воздуха на территории России в последнее столетие // Изменения климата и их последствия. — СПб.: Наука, 2002.
- [19] Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 1 // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1948. — Т. 53. — Вып. 2. — С. 49—66.
- [20] Серебряков И.Г. Структура и ритм в жизни цветковых растений. Ч. 2 // Бюлл. Моск. об-ва испытат. природы. Отд. биол. — 1949. — Т. 54. — Вып. 2. — С. 47—62.
- [21] Жмылева А.П. Влияние экологических факторов на время зацветания лесных растений средней полосы России: Дисс. ... канд. биол. наук. — М., 2009.
- [22] Diggle P.K. Heteroblasty and the evolution of flowering phenologies // *Int. Journ. Plant. Sci.* — 1999. — N. 160, S. 6. — P. 123—134.
- [23] Battey N.H. Aspects of seasonality // *Journ. Exper. Bot.* — 2000. — V. 51. — N 352. — P. 1769—1780.

- [24] *Tutovec A.B.* Фенологическая изменчивость лесных растений хвойно-широколиственной подзоны: начало вегетации и зацветание: Дисс. ... канд. биол. наук. — М., 2005.
- [25] *Dahlgren J.P., von Zeipel H., Ehrlén J.* Variation in vegetative and flowering phenology in a forest herb caused by environmental heterogeneity // *Amer. Journ. Bot.* — 2007. — V. 94(9). — P. 1570—1576.
- [26] *Александрова Н.М., Головкин Б.Н.* Переселение деревьев и кустарников на Крайний Север. — Л.: Наука, 1978.
- [27] *Wilczek A.M., Burghardt L.T., Cobb A.R., Cooper M.D., Welch S.M., Schmitt J.* Genetic and physiological bases for phenological responses to current and predicted climates // *Phil. Trans. R. Soc. B.* — 2010. — V. 365. — P. 3129—3147.
- [28] *Жмылёв П.Ю., Карпухина Е.А., Жмылева А.П.* Вторичное цветение: индукция и нарушения развития // *Журнал общей биологии.* — 2009. — Т. 70. — № 3. — С. 262—273.
- [29] *Defila C., Clot B.* Phytophenological trends in Switzerland // *Int. J. Biomet.* — 2001. — V. 45. — P. 203—207.
- [30] *Khanduri V.P., Sharma C.M., Singh S.P.* The effects of climate change on plant phenology // *Environment.* — 2008. — V. 28. — P. 143—147.
- [31] *Lehikoinen E., Sparks T.H., Zalakevicius M.* Arrival and departure dates // *Birds and Climate Change.* — Elsevier, Amsterdam, 2006. — P. 1—31.
- [32] *Heide O.M.* Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees // *Physiol. Pl.* — 1993. — V. 88. — P. 531—540.
- [33] *Жмылёв П.Ю., Жмылёва А.П., Карпухина Е.А., Прилепский Н.Г., Рубау 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.* — М.: МГУ, 2005. — Т. 4.
- [34] *Карпухина Е.А., Жмылёв П.Ю., Жмылёва А.П.* Зимний покой и весеннее распускание почек лесных растений // *Вестник РУДН. Серия «Экология и безопасность жизнедеятельности».* — 2007. — № 1. — С. 5—11.
- [35] *Lyon B.E., Chaine A.S., Winkler D.W.* A matter of timing // *Science.* — 2008. — V. 321. — P. 1051—1052.
- [36] *Morin X., Lechowicz M.J., Augspurger C., O'Keefe J., Viner D., Chuine I.* Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century // *Global Change Biol.* — 2009. — V. 15. — P. 961—975.
- [37] *Жмылёв П.Ю., Жмылёва А.П., Карпухина Е.А., Тутовец А.В.* Влияние времени схода снега на начало активной вегетации растений с эндогенным и экзогенным покоем // *Актуальные проблемы экологии и природопользования. Вып. 8(1).* — М.: Изд-во РУДН, 2006.
- [38] *Rich P.M., Breshears D.D., White A.B.* Phenology of mixed woody-herbaceous ecosystems following extreme events: net and differential responses // *Ecol.* — 2008. — V. 89. — P. 342—352.
- [39] *Tryjanowski P., Sparks T.H.* Is the detection of the first arrival date of migrating birds influenced by population size? A case study of the red-backed shrike *Lanius collurio* // *Inter. J. Biomet.* — 2001. — V. 45. — P. 217—219.
- [40] *Miller-Rushing A.J., Primack R.B.* Global warming and flowering times in Thoreau's concord: a community perspective // *Ecol.* — 2008. — V. 89. — P. 332—341.
- [41] *Wielgolaski F.E.* Phenological modifications in plants by various edaphic factors // *Int. J. Biometeorol.* — 2001. — V. 45 — P. 196—202.

INFLUENCE OF CLIMATE WARMENING ON FLOWERING TIME OF EARLY AND LATELY FLOWERING FOREST PLANTS

A.P. Zhmyleva¹, E.A. Karpukhina¹, P.Ju. Zhmylev²

¹Ecological faculty
Peoples' Friendship University of Russia
Podol'skoye shosse, 8/5, Moscow, Russia, 133093

²Biological faculty
Moscow State University
Vorobjevy gory, Moscow, Russia, 119899

It is popular to lean upon the bioclimatic models while discussing global warming influence on land and water ecosystems. These models to some extent assume similarity of phenological reaction of organisms on air temperature rising. In this connection the results of nine-year phenological observations of 22 forest plant species (trees, bushes, herbaceous perennial and annual plants) of broadleaved-coniferous zone in European part of Russia are considered. It is shown that species with early and late flowering demonstrate differently react on temperature rising in spring period. The reasons of unequal reaction of organisms on global warming are briefly discussed. As a whole the results of research confirm the assumption that species with early flowering most sharply react to climate warming.

Key words: climate warming, phenology, flowering of plants, phenological reaction, Moscow region.