Федеральное государственное учреждение науки
«Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН»

На правах рукописи

КОРСАКОВА СВЕТЛАНА ПАВЛОВНА

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ И ПРОГНОЗИРОВАНИЯ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Том 1

03.02.08 – экология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант
доктор сельскохозяйственных наук,
чл.-корр. РАН Плугатарь Юрий Владимирович

Ялта – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ…….……6
РАЗДЕЛ 1 СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И РЕАКЦИИ НА НИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ……...……..15
1.1 Состояние проблемы прогнозирования изменений климата и окружающей среды…..……...……..15
1.2 Экологические шкалы и опыт их применения…….…...……..19
1.3 Особенности проявления реакций растений на изменения климата……..20
1.4 Стратегии адаптации растений к факторам среды……..……..…..27
РАЗДЕЛ 2 МАТЕРИАЛЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ…….....31
2.1 Характеристика объектов исследования…..…….…….....31
2.2 Природно-климатические условия Южного берега Крыма…..…....… .39
2.3 Методы исследования…….…....48
2.3.1 Анализ климатических изменений…….…...….48
2.3.2 Климатические модели проекта CMIP5…….……..……...52
2.3.3 Проекция климатических изменений…….…...…….54
2.3.4 Моделирование фенодинамики растений и оценка экологических условий местообитаний……..……..……..55
2.3.5 Исследования эффективности использования световой энергии, водного режима и устойчивости к гидротермическому стрессу вечнозелёных интродуцентов……..……..…….....59
2.3.6 Эколого-биологические исследования эфироносов……....60
РАЗДЕЛ 3 РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ И ПЕРСПЕКТИВНАЯ ОЦЕНКА РЕГИОНАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА…….63
3.1 Оценка временных и пространственных закономерностей формирования климата Южного берега Крыма……..……..……...63
3.2 Ретроспективный анализ изменений климата Южного берега Крыма..68
3.3 Перспективная оценка изменений климата.……..…..…….85

3.3.1 Температура воздуха и условия увлажнения……..…..…..85
3.3.2 Изменения теплообеспеченности вегетационного периода и границ климатических сезонов……..……..…….... .91
РАЗДЕЛ 4 ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АБОРИГЕННОЙ ФЛОРЫ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА…….…….……..100
РАЗДЕЛ 5 ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ И ПРОГНОЗ КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РЕГИОНАЛЬНОГО МОНИТОРИНГА……..……..118
5.1 Климатогенная динамика сроков сезонного развития древесно-кустарниковых растений фитоценозов Южного берега Крыма…….118
5.2 Методологические основы построения фенологических моделей……..……...……....124
5.3 Реакция растений-феноиндикаторов на климатические изменения в сухих субтропиках: моделирование и прогноз……...… .133
5.4 Фенологическая реакция листопадных лесообразующих пород Южного берега Крыма на изменения климата (на примере *Quercus pubescens*)..140
5.5 Фенологическая реакция некоторых вечнозелёных автохтонных видов растений Южного берега Крыма на изменения климата……..…..…….…..151
5.5.1 Уязвимость и адаптация к изменению климата……..…….…….....151
5.5.2 Моделирование и прогнозирование сроков цветения и поллинации..162
5.6 Фенологическая реакция некоторых видов растений лесных фитоценозов Южного берега Крыма на изменения климата…..……..….170
5.7 Моделирование и прогнозирование сроков цветения древесно-кустарниковых растений на высотных профилях ……..…….....174
РАЗДЕЛ 6 ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ УСПЕШНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ ВЕЧНОЗЕЛЁНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА……..……...180
6.1 Модели световых кривых фотосинтеза……..……..…….....181
6.2 Оптимальные и критические значения экологических факторов среды, ограничивающие рост и развитие растений……..……..…….202

6.2.1 Особенности фотосинтетической активности и водного режима *Nerium oleander*……..……..……..….202

6.2.2 Особенности фотосинтетической активности и водного режима *Aucuba japonica variegata*…….……..…….....211

6.2.3 Особенности фотосинтетической активности и водного режима *Laurus nobilis*……..……..……..……..….216

6.2.4 Комплексная экофизиологическая оценка особенностей регуляции фотосинтетической активности и водного режима вечнозелёных интродуцентов……..…….…….…….…..220

6.3 Критерии оценки параметров эколого-физиологического паспорта интродуцентов на примере *Nerium oleander*…….……..……..….226

РАЗДЕЛ 7 ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОПТИМИЗАЦИИ, ИНТРОДУКЦИИ И СЕЛЕКЦИИ ЭФИРОМАСЛИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА (НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *THYMUS* L.)……...…….…..233

7.1 Влияние абиотических факторов среды на урожайность….……..…....237

7.2 Роль эколого-климатических факторов в изменениях массовой доли эфирного масла…….…..239

7.2.1 Моделирование реакции представителей рода *Thymus* L. на экологические условия ……..……..……..….239

7.2.2 Влияние абиотических факторов на биосинтез эфирного масла в период активной вегетации……..……..…....246

7.3 Закономерности изменения компонентного состава эфирного масла...251

7.3.1 Динамика накопления основных компонентов эфирного масла тимольного хемотипа……..…..……..……252

7.3.2 Динамика накопления основных компонентов эфирного масла линалоольного и цинеольного хемотипов…….……...……....260

7.4 Особенности эколого-генетического контроля содержания тимола в эфирном масле видов рода *Thymus* L…….……...….267

7.5 Реакция многолетних эфиромасличных культур на изменения климата…….……..…..……....276

7.6 Прогнозная оценка фенологической реакции и тенденций показателей продуктивности эфироносов на климатические изменения……..283
ЗАКЛЮЧЕНИЕ……..……..…..…..290
СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ..……..294
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ …….……..…...296
ПРИЛОЖЕНИЯ…….…….……Том 2

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы исследования. Реакция растений на возможные климатические изменения является одной из наиболее насущных проблем современной экологии [88, 131, 237, 383, 492, 523, 551, 553]. Особого внимания требуют многолетние растения, которые ведут прикрепленный к субстрату образ жизни и не могут мигрировать достаточно быстро вслед за изменением их климатической ниши [400, 545]. Особенности природных условий Южного берега Крыма (ЮБК) в период активной вегетации растений проявляются, прежде всего, дефицитом осадков на фоне высоких летних температур. Засуха, вызывающая в летние месяцы у растений температурный и водный стресс, является на Южнобережье главным лимитирующим фактором для функционирования как природных, так и культурных фитоценозов. В связи с вероятностью климатогенной аридизации, изучение реакции на изменение климата элементов флоры средиземноморских ландшафтов, находящихся на границе ареала своего существования, особенно актуально [24, 43, 55, 68, 345, 376]. При создании устойчивых культурфитоценозов комплексное исследование ответных реакций растений на водный дефицит имеет решающее значение для выяснения механизмов адаптации и устойчивости видов и культиваров к стресс-факторам среды.

В последние десятилетия сформировалась и активно развивается современная технология анализа, моделирования и принятия решений на платформе электронных таблиц [341, 522], однако её возможности используются недостаточно эффективно.

Степень разработанности темы. В качестве основного инструмента, связывающего сезонную динамику развития растений с климатическими факторами, применяются фенологические модели [56, 539]. В настоящее время за рубежом ведутся активные исследования по улучшению точности прогноза фенологических реакций растений на будущие климатические условия. Несмотря на разнообразие моделей, в странах СНГ используются, как правило, только простейшие фенологические модели, основанные на накоплении тепловых единиц [57, 214, 348] и описывающие реакцию растений на изменения климата в последние десятилетия [237, 249, 250]. Существуют работы по прогнозу ожидаемых изменений в XXI столетии в лесном покрове

России [95, 562], растительности криолитозоны России [3], встречаются по отдельным видам растений [258].

До сих пор недостаточно изучена реакция биоты на климатические изменения в субтропиках [376]. Имеются немногочисленные работы по вечнозелёным растениям [384] и единичные – для эфиромасличных культур [174, 301].

Работы, посвященные будущему изменению климата Крыма, содержат обобщенные оценки изменения температуры и осадков для всей территории полуострова, без детализации для отдельных климатических зон [21, 47, 84].

В Крыму перспективная оценка изменений экологической характеристики местообитаний ценопопуляций видов растений не проводилась. Однако данные исследования имеют большое значение, позволяющее оценить и спрогнозировать возможные темпы трансформации растительности и сукцессионные перестройки фитоценозов, а также разработать рекомендации по их сохранению и рациональному природопользованию.

Результаты оценки эколого-физиологических параметров различных видов растений при помощи методологии и приборной базы фитомониторинга позволят дифференцировать виды по особенностям их водного режима, засухоустойчивости, теневыносливости, рекомендовать агротехнические приёмы для их выращивания с учётом климатических условий конкретного региона России.

В южных регионах России культивирование новых перспективных сортов представителей рода *Thymus* L. позволит расширить ассортимент ценных эфиромасличных культур и будет способствовать импортозамещению эфиромасличной продукции, востребованной рядом отраслей Российской Федерации, что представляет значительный научный и практический интерес. Комплексных исследований экологической реакции тимьянов на факторы среды не проводилось, а имеющиеся в литературе сведения по их биологии и биохимии ограничены [19, 41, 395, 443].

Цель работы – на основе системного подхода выявить реакции видов растений природных и искусственных фитоценозов на изменения абиотических факторов среды, разработать методологические основы экологической оценки и

прогноза адаптации компонентов экосистем к климатическим изменениям (на примере Южного берега Крыма).

Задачи исследования:

- выявить особенности воздействий глобального потепления на природно-антропогенные комплексы ЮБК на основе ретроспективного анализа изменений гидротермических условий региона и перспективной оценки на основе климатических моделей проекта CMIP5;
- дать экологическую характеристику местообитаний аборигенных модельных видов растений в составе лесных фитоценозов ЮБК в условиях изменения климата;
- изучить динамику сроков наступления весенних фенофаз модельных видов растений природных и искусственных фитоценозов ЮБК;
- разработать методику построения прогнозных фенологических моделей;
- выполнить оценку и прогноз фенологической реакции модельных видов растений на ожидаемый рост температур в осенне-зимне-весенние месяцы;
- выявить информативно значимые параметры для эколого-физиологической паспортизации интродуцентов на основе оценки толерантности видов к абиотическим факторам среды и анализа их экологических предпочтений;
- разработать методологические подходы по оптимизации интродукции и селекции новых перспективных эфиромасличных растений в условиях изменения климата с использованием численных методов моделирования (на примере представителей рода *Thymus* L.).

Научная новизна.

Впервые выполнен ретроспективный анализ изменений гидротермических условий Южного берега Крыма в эколого-мониторинговом аспекте, выявлено наличие единых пространственно-временных закономерностей формирования климата на территории ЮБК, что значительно упрощает задачу изучения, моделирования, реконструкции недостающих данных, прогнозирования климатических изменений и их воздействий на природно-антропогенные комплексы региона.

Выявлены тенденции трансформации экофакторов местообитаний семи аборигенных модельных видов растений в составе лесных фитоценозов ЮБК (*Quercus pubescens* Willd., *Juniperus excelsa* M.Bieb., *Juniperus deltoides* R. P. Adams, *Arbutus andrachne* L., *Cornus mas* L., *Carpinus orientalis* Mill., *Sorbus domestica* L.) и определены величины смещения их экологических оптимумов, произошедшие в результате современного потепления климата и ожидаемые в XXI столетии.

Проведён сопряжённый анализ климатических и фенологических многолетних рядов по схеме «воздействие – отклик», установлены корреляционные связи между изменчивостью сезонной ритмики растений и температурами зимне-весенних месяцев, выявлены общие и частные закономерности реакции модельных видов растений на изменения погоды у растений, отличающихся началом активной вегетации.

На примере простых и комбинированных фенологических моделей наступления весенних фаз развития растений впервые разработана доступная для широкого использования специалистами различных отраслей универсальная методика построения связей между развитием процессов в живой природе и метеоданными с использованием электронно-табличного моделирования и оптимизации на платформе Microsoft Excel для внедрения в практику.

Построены математические модели весенней фенологии для 12 модельных видов растений, произрастающих в природных и искусственных фитоценозах ЮБК, осуществлён прогноз их фенологической реакции на ожидаемый рост температур в осенне-зимне-весенние месяцы в зависимости от климатического сценария. Впервые построена проекция согласованных изменений климата и весенней фенологии *Quercus pubescens* на 2021–2099 гг. На базе использования моделей получены количественные оценки возможной реакции растений на прогнозируемые изменения климатических условий.

На примере вечнозелёных интродуцентов разработан альтернативный подход при подборе лучшей для экспериментальных данных модели световой кривой фотосинтеза, её оценке и интерпретации результатов. Показана высокая степень адекватности модифицированных моделей прямоугольной и непрямоугольной гиперболы при описании реальной зависимости скорости фотосинтеза от

интенсивности света. Предложены 13 наиболее информативных параметров для эколого-физиологической паспортизации интродуцентов, позволяющие дать количественную оценку толерантности видов к абиотическим факторам среды, провести анализ их экологических предпочтений.

Расширены сведения о биологии, экологии и биохимии видов рода *Thymus* L., механизмах адаптаций растений к изменяющимся условиям среды обитания. Полученные данные позволяют определить перспективы введения новых видов в культуру.

Теоретическая и практическая значимость работы.

На основании экспериментальных подходов и разработанных моделей получены новые представления, результаты и выводы, позволяющие расширить спектр современных знаний о процессах взаимодействия растений и климатической системы в прошлом, настоящем и будущем.

Разработанный комплекс экологических математических моделей может найти широкое применение для решения различных теоретических и прикладных задач экологии, интродукции, селекции, лесоведения. В частности, фенологические модели могут быть использованы для оценки и прогнозирования реакции живых организмов на изменение абиотических факторов.

Пространственные прогнозы экологических условий местообитаний растений могут служить основой для моделирования потенциальных ареалов и экотопических ограничений для отдельных видов на региональном и локальном уровнях при прогнозируемых изменениях климата, разработке мероприятий по оптимизации ландшафтов.

Разработанная «Методика агрометеорологических наблюдений за чабрецом обыкновенным» внедрена на сети станций и постов Росгидромета.

В Реестр селекционных достижений РФ введены два новых сорта *Thymus*: Светлячок (2015 г.) и Юбилейный (2018 г.). Передан на Госсортоиспытание сорт тимьяна Ялос (2018 г.).

С 2017 г. в Крыму на площади 450 м^2 начата закладка промышленных насаждений сортов *Thymus*: Юбилейный и Ялос, к 2019 г. планируется высадка 10 тыс. растений данных культур на 5 тыс. м^2, что позволит ускорить процесс

импортозамещения эфиромасличной продукции и возрождение эфиромасличной отрасли в России в целом.

Результаты исследований включены в учебный процесс при преподавании спецкурсов «Биологические основы устойчивости зелёных насаждений», «Физиология растений», «Интродукция и селекция декоративных культур» на кафедре садово-паркового хозяйства и ландшафтного проектирования ФГАОУ ВО «КФУ им. В.И. Вернадского».

Методология и методы исследований. Методология базировалась на системном подходе в теоретико-экспериментальных исследованиях взаимодействия между растениями и окружающей средой. Использованы статистические методы анализа данных, математическое моделирование, численные методы оптимизации (линейного и нелинейного программирования); методы и инструменты климатического моделирования. Применены биоэкологические и экофизиологические методы исследования растений, фенологические и агрометеорологические наблюдения, методы фитомониторинга измерения параметров внешней среды и жизненного состояния растений, газожидкостной хроматографии, вегетационно-полевого опыта. Статистическую обработку данных проводили с помощью пакета программ (Microsoft Excel 2010, Statistica10).

Положения, выносимые на защиту:

1. Выявленные высокие корреляционные связи в формировании климата на территории ЮБК позволяют реконструировать, моделировать и прогнозировать воздействие климатических изменений на компоненты природных и искусственно созданных фитоценозов.

2. Разработанная методика электронно-табличного моделирования и оптимизации с использованием генетических алгоритмов позволяет получать адекватные и достаточно точные модели для прогнозирования фенологической реакции растений на погодно-климатические изменения и может быть рекомендована для внедрения в практику экологического прогнозирования.

3. Разработанная методика подбора параметров и базовых шкал для эколого-физиологической паспортизации древесно-кустарниковых интродуцентов на примере *Nerium oleander* позволяет выявить наиболее важные информативные

экологические и физиологические показатели, отражающие механизм адаптации растений к основным лимитирующим факторам зоны произрастания и может применяться в селекционной работе и интродукции растений.

4. Построенная комплексная модель эколого-генетического контроля биосинтеза тимола в эфирном масле *Thymus* L. дает возможность прогнозировать уровень его накопления в определенные периоды вегетации разных генотипов для любых сочетаний лимитирующих факторов среды, а также определять зоны оптимума температуры воздуха и условий увлажнения, обеспечивающих максимальное содержание тимола в период сбора сырья.

Степень достоверности. Достоверность результатов и обоснованность научных положений подтверждены большим массивом проанализированных данных полевых и лабораторных исследований, репрезентативностью выборки, применением современных статистических методов анализа, программного обеспечения и критериев оценки.

Апробация работы. Основные положения диссертационной работы доложены на 24 международных научных и научно-практических конференциях: «Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства, виноградарства и виноделия» (Ялта, 1996 г.), «Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства» (Ялта, 1997 г.), «Современные проблемы исследования и развития садоводства, субтропических растений и цветов» (Сочи, 1999 г.), «Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях и дендропарках Евразии» (Полтава, 2000 г.), «VII международная конференция ботаников в Санкт-Петербурге» (Санкт-Петербург, 2000 г.), «Современные научные исследования в садоводстве» (Ялта, 2000 г.), «Обмен опытом гидрометеорологического обеспечения сельскохозяйственного производства Украины в современных условиях» (Ялта, 2001 г.), «Интродукция и селекция ароматических и лекарственных растений» (Ялта, 2009 г.), «INTROMET 2009» (New Delhi, Индия, 2009 г.), «VI открытый съезд фитобиологов Причерноморья» (Херсон, 2015 г.), «Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия» (Ростов-на-Дону, 2015 г.), «Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты)»

(Ялта, 2016 г.), «Всероссийская научно-практическая конференция с международным участием, посвященная 25-летнему юбилею биосферного резервата ЮНЕСКО «Национальный парк «Водлозёрский» (Петрозаводск, 2016 г.), «Современные технологии в изучении биоразнообразия и интродукции растений» (Ростов-на-Дону, 2017 г.), «Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению» (Тверь, 2017 г.), «Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры» (Симферополь, 2017 г.), «Эколого-генетические резервы селекции, семеноводства и размножения растений» (Ялта, 2017 г.), «Экология и география растений и растительных сообществ» (Екатеринбург, 2018 г.), «Сохранение биологического разнообразия и заповедное дело в Крыму» (Ялта, 2018 г.), «Современные задачи и актуальные вопросы лесоведения, дендрологии, парковедения и ландшафтной архитектуры» (Ялта, 2018 г), «15 International Symposium on Ornamental Horticulture» (Istanbul−Turkey, Турция, 2018), «16 International Symposium on Tropical and Subtropical Vegetable Production: Present and Future Global Biotic and Abiotic Stressors» (Istanbul−Turkey, Турция, 2018), «Ароматические и лекарственные растения: интродукция, селекция, агротехника, биологически активные вещества, влияние на человека» (Ялта, 2018), «Инновационные технологии в области генетики, селекции, семеноводства и размножения растений» (Ялта, 2018 г.).

По теме диссертационной работы опубликовано 76 научных работ, в том числе три монографии, одни методические рекомендации и 18 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ.

Личный вклад соискателя. Разработка методологии моделирования и прогнозирования реакции растений на изменения климата, планирование и проведение комплексных полевых и лабораторных исследований, анализ научной литературы, сбор и статистическая обработка материала, его теоретическая интерпретация, обобщение результатов проведённых исследований, разработка и внедрение методов эколого-биологической оценки растений для использования в интродукции и сельском хозяйстве, разработка шаблонов фенологических моделей в среде MS Excel.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 разделов, заключения, практических рекомендаций, списка литературы и приложений;

изложена на 417 страницах, проиллюстрирована 84 рисунками, 117 таблицами и разделена на два тома. Первый том – основная часть, изложена на 353 страницах, список литературы включает 595 источников, в том числе 245 иностранных, 10 ссылок на Интернет-ресурсы. Приложения оформлены отдельным томом объёмом 64 страницы, который содержит 46 таблиц и 14 рисунков.

Благодарности. Автор выражает благодарность своему научному консультанту, доктору сельскохозяйственных наук, чл.-корреспонденту РАН, Ю.В. Плугатарю, доктору сельскохозяйственных наук Н.Е. Опанасенко, докторам биологических наук О.А. Ильницкому, В.В. Корженевскому, Н.А. Багриковой, кандидату биологических наук Т.Б. Губановой, а также В.В. Антюфееву за советы и ценные замечания при подготовке диссертации.

Работа частично поддержана грантом РНФ № 14-50-00079 (раздел 2, подраздел 2.2; раздел 3, подразделы 3.1–3.2; раздел 6).

РАЗДЕЛ 1
СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ ПРОБЛЕМЫ ПРОГНОЗИРОВАНИЯ КЛИМАТИЧЕСКИХ ИЗМЕНЕНИЙ И РЕАКЦИИ НА НИХ БИОЛОГИЧЕСКИХ СИСТЕМ

1.1 Состояние проблемы прогнозирования изменений климата и окружающей среды

Изменение климата вследствие глобального потепления является одной из проблем XXI столетия. Последствия климатических изменений затрагивают все без исключения природные и антропогенные системы на всех континентах и океанах [453, 467, 468]. Во многих экосистемах происходят вызванные климатом сдвиги в деятельности, границах или количестве населяющих их видов [278, 453]. Происходящие изменения климата влекут стремительное развитие технологий их мониторинга, моделирования и прогнозирования [80, 452, 453]. В настоящее время для исследований последствий возможных вариантов будущего изменения климата используются различные сценарии. Анализ, содержащийся в сценариях, создает основу для понимания рисков изменения климата для людей, экосистем и экономики в целом ряде возможных будущих периодов [72].

Основными инструментами, которые используются для проектирования продолжительности и интенсивности изменения климата, являются глобальные климатические модели общей циркуляции атмосферы и океана. В рамках деятельности международных программ Atmospheric Model Intercomparison Project [361] и Coupled Model Intercomparison Project (CMIP) [394] группы специалистов проводят целенаправленное сравнение моделей, разработанных учёными разных стран мира, как между собой, так и с данными наблюдений. Полученные результаты позволяют исследовать систематические погрешности в воспроизведении современного климата и оценить диапазон возможных будущих его изменений, обусловленных различными воздействиями, в том числе, антропогенными [80, 406].

Модельные расчеты изменения климата, сформированные в пятой фазе международного проекта CMIP (CMIP5) при подготовке 5-го оценочного доклада Межправительственной группы экспертов по изменению климата (МГЭИК) [453] находятся в свободном доступе. В проекте CMIP5 [391] было рассмотрено 35 экспериментов, проведённых с моделями, характеризующимися достаточно высоким пространственным разрешением и рядом усовершенствований в описании климатических процессов [561]. В данных моделях использован богатый комплект полей вывода для архивирования, что делает результаты моделирования доступными для исследователей. В проекте CMIP5 представлены сценарии RCP (Representative Concentration Pathway) или РТК (репрезентативная траектория концентрации) оценок будущих парниковых газов (ПГ), а также других радиационно-активных веществ, которые вносят основной вклад в современное изменение климата [453]. Сценарии получили стандартизованные обозначения и описаны в ряде публикаций: RCP8.5 [527], RCP6.0 [487], RCP4.5 [564] и RCP2.6 [571].

На основе прогнозов выбросов ПГ предполагаются различные климатические перспективы и связанное с ними приращение глобального радиационного баланса (Вт/м²) к 2100 году [95]. Сценарий RCP2.6 предполагает лишь небольшое увеличение эмиссии ПГ и повышение глобальной температуры будет оставаться ниже порога +2 °C. Сценарий RCP8.5 считается представителем сценария с высоким уровнем концентрации парниковых газов, предполагающим увеличение радиационного баланса на 8,5 Вт/м², что соответствует повышению температуры от +3,5 до +4,5 °C [527]. Для двух других сценариев, RCP4.5 и RCP6.0, ожидается, что превышение будущих температур будет варьировать в пределах от +2 до +4,5 °C [507, 572]. Как наиболее реалистичный сценарий стабилизации общего антропогенного воздействия к 2100 году был определен RCP4.5 [564].

Согласно перспективным оценкам [453], повышение средней глобальной приземной температуры за период 2016–2035 гг., по сравнению с базовым периодом 1986–2005 гг., при отсутствии крупных извержений вулканов ожидается в диапазоне 0,3-0,7 °C. По мере повышения средних глобальных температур предполагается увеличение частоты экстремально высоких и снижение – экстремально низких

температур. В отдельных случаях в зимнее время по-прежнему будут отмечаться экстремально низкие температуры [453].

По сценарию RCP8.5 в субтропиках и в средних широтах ожидается уменьшение количества осадков во многих засушливых регионах, и возрастание – во многих влажных. Над большей частью суши в средних широтах и над влажными тропическими регионами предполагается увеличение интенсивности и повторяемости экстремальных осадков [453].

Несмотря на постоянное улучшение качества, неопределённость проекций продолжает оставаться высокой из-за несовершенства моделей и отсутствия принципиальной возможности реалистично оценить эмиссии ПГ, по которым модели рассчитывают воздействие на климат [146]. Различия между климатическими проекциями также связаны с пространственными закономерностями, спецификой локальных топографических, ландшафтных и иных условий, в силу которых отдельные регионы лучше описываются гидродинамическими моделями [21, 464]. В первую очередь, это касается Европейского региона с его интенсивной естественной климатической изменчивостью [21].

Таким образом, гидродинамические модели целесообразно оценивать на региональном уровне. Оценка неопределённости прогноза температуры и сумм осадков проводится путём анализа современных региональных изменений климата по данным наблюдений и их воспроизведения гидродинамическими моделями. Наиболее успешные модели объединяются в ансамбль, на основе которого строятся региональные климатические проекции, оптимизированные для прогноза состояния биологических систем [4].

Численные оценки изменения климата в Крымском регионе для конца XXI столетия указывают на снижение осадков в летний сезон на фоне значительного повышения температур [47, 84], что повлечет усиление процессов аридизации. Такое изменение климата является угрозой для экосистем и биоразнообразия Крыма. Существует вероятность, что среда обитания 30-40 % видов растений и животных Крыма будет изменяться быстрее, чем они могут приспособиться к этим изменениям [43, 68]. Климатические изменения могут привести к значительным сдвигам в размещении лесных сообществ, особенно в районах распространения

средиземноморских и субсредиземноморских ландшафтов с элементами средиземноморской флоры, находящейся на границе ареала своего существования [43, 68, 268, 345, 467]. Серьезную угрозу для лесных экосистем Крыма также представляют пожары, способные усилить деструктивные процессы и вызвать тотальную деградацию лесных сообществ [123, 319, 468]. Увеличение частоты и площади пожаров в лесах Горного Крыма достоверно связаны с повышением температурного режима [142].

В последние годы отмечены более ранние сроки наступления весны и связанные с ними сроки развития хвоелистогрызущих насекомых. С ростом температур ускоряются темпы их сезонного развития, изменяются границы ареала и вредоносность. Выявлена тенденция к смещению периода уязвимости деревьев к повреждениям насекомыми с весны на позднее лето. Возможно увеличение роли насекомых-минеров, развивающихся в нескольких поколениях в году и устойчивых к загрязнению атмосферы [234].

Воздействия изменения климата ведут к сдвигам в урожайности культур, вызывая резкую межгодовую изменчивость продуктивности сельского хозяйства. Возникла проблема обеспечения продовольственной безопасности региона, решение которой является важнейшей стратегической задачей нового века. В условиях изменения климата важным фактором повышения эффективности сельского хозяйства Крыма является научно обоснованное размещение сельскохозяйственных культур с учетом климатических изменений, адаптация растениеводства к этим изменениям, что позволит наиболее эффективно использовать природные ресурсы в новых климатических условиях и добиваться устойчивого увеличения величины и качества урожая.

По своему географическому положению, природно-ресурсной специализации хозяйственного комплекса, состоянию окружающей среды, Южный берег Крыма является одной из территорий, для которой социально-экономические последствия изменения климата могут быть необратимыми [23, 24]. Поэтому изменение климатических условий нуждается в дальнейших исследованиях. Для разработки мер адаптации экономики и социальной сферы региона к климатическим изменениям необходима прогнозная оценка возможных временных изменений различных характеристик климата, в том числе температурного режима, который наиболее

полно характеризует погоду и климат данной местности [25, 265]. Анализ имеющихся источников показал, что работы, посвященные изменению климата Крымского региона, содержат обобщенные оценки изменения температуры и осадков для всей территории Крыма, без детализации для отдельных климатических субрегионов полуострова [21, 47, 84].

1.2 Экологические шкалы и опыт их применения

Экологические факторы – это элементарные составляющие среды обитания растений [238, 296]. К наиболее важным экологическим факторам, которые определяют жизнедеятельность растительных организмов, относятся климатические (солнечная радиация, свет, температура, осадки и др.), эдафические (гранулометрический и химический состав почвы, увлажнение и др.) и топографические (высота над уровнем моря, экспозиция и крутизна местности). Определение степени влияния экологических факторов, как на виды растений в целом, так и на отдельные растительные популяции позволяют провести анализ их экологических предпочтений, дать количественную оценку экологической толерантности, а также выявить экологические механизмы устойчивости.

Для описания распределения ресурсов между видами в растительных сообществах была предложена теория ниш [447]. Под шириной ниши понимаются градиенты или диапазон действия какого-либо экологического фактора в пределах данного гиперпространства. Согласно закону толерантности В. Шелфорда [550], все растительные организмы характеризуются экологическим максимумом и экологическим минимумом, а величина диапазона между ними составляет предел толерантности [251].

Одним из основных методов оценки условий местообитания растений и индикационной геоботаники, является метод экологических шкал, основанный на координации растений вдоль градиентов факторов среды (от минимума к максимуму) [284, 303]. На этой шкале каждый вид растений занимает определённое местоположение [122]. Оценка условий среды с использованием экологических шкал

проводится на основе единиц шкалы, выраженных в баллах [239, 240]. Основоположником создания экологических шкал и разработки их применения был Л.Г. Раменский [291]. Наибольшей популярностью в настоящее время пользуются отечественные экологические шкалы Л.Г. Раменского [291] и Д.Н. Цыганова [340], а также европейские шкалы, разработанные Х. Элленбергом [409] и Э. Ландольтом [472].

Данные экологические шкалы разделяются на точечные (экологические шкалы Ч. Элленберга и Э. Ландольта) и амплитудные (экологические шкалы Л.Г. Раменского, Д.Н. Цыганова). Точечные экологические шкалы основаны на бальной оценке экологических оптимумов видов и применяются в основном в странах Западной Европы [402, 438, 577]. В амплитудных экологических шкалах используется бальная оценка диапазона распределения экологической толерантности вида на шкале фактора. Применение таких шкал позволяет провести оценку экологической ниши видов растений по представленным факторам их среды обитания.

Выбор шкалы определяется задачами исследования и районом работы. Согласно принципу регионализма [90, 155] следует пользоваться шкалами, специально разработанными для региона, в котором изучаются виды растений [102].

Вопросам разработки и применения экологических шкал посвящены исследования в целом ряде работ [70, 74, 89, 121, 242, 283, 330, 347, 401, 460].

В настоящее время разрабатываются прогнозные модели распределения состава сообществ в различных местообитаниях, которые базируются на предположении существования реакций (откликов) видов на градиенты факторов среды [295, 362, 433].

1.3 Особенности проявления реакций растений на изменения климата

В современной экологии и биологии широко распространены исследования, связанные с глобальными климатическими изменениями и их влиянием на растительный покров [2, 87, 187, 199, 235–237, 247, 249, 278, 314, 315, 324, 356, 376,

378, 407, 419, 420, 435, 462, 483, 492, 510, 512, 513, 516, 521, 523, 529, 551, 566, 576, 584, 586].

Поскольку температура является важным и очень часто лимитирующим фактором в жизнедеятельности растений [56, 62, 133, 392], в последние десятилетия интерес отечественных и зарубежных учёных к изменениям термического режима, как в глобальном, так и в региональном аспектах, значительно возрос [263, 453].

Известно, что с устойчивым переходом температуры воздуха выше 0 °С в зоне умеренных широт связано наступление весны, даты перехода среднесуточной температуры воздуха через +5 °С являются границами вегетационного периода, а выше +10 °С – активной вегетации большинства растений [265, 308]. Периоды с температурами выше +15 и +20 °С, характеризуют длительность летнего сезона и его наиболее теплой части [56, 272]. Данные о сроках наступления сезонных явлений в природе позволяют напрямую оценивать связь их изменений с потеплением (похолоданием) климата [30– 32, 216]. От сумм определённых температур воздуха за промежуток времени зависят интенсивность роста и развития растений, степень их вызревания и урожайность [63].

Проблеме прогнозирования реакции наземных и водных экосистем на глобальное потепление уделяется особое внимание [295]. Как правило, при обсуждении данной проблемы опираются на результаты палеонтологических реконструкций и биоклиматологических моделей [144, 387, 492], которые в той или иной степени предполагают однотипность фенологической реакции организмов: повышение температуры воздуха провоцирует более раннее наступление весенних фенофаз у растений и животных [87, 247, 356, 379, 387, 389, 399, 414, 492, 523, 535, 547, 555, 570]. Вместе с тем, 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 [235–237, 392, 414, 513, 523, 551]. Многие авторы [314, 315, 463] указывают, что среди 656 древесных и травянистых растений Западной Европы, Северной Америки, Японии и Австралии отрицательные фенологические тренды зафиксированы только для 72 % видов, для 18 % видов средние даты весенних

фенофаз не изменились или стали происходить позднее (10 % видов). Для некоторых животных получены аналогичные результаты [356, 474, 523].

По данным ряда исследователей раноцветущие растения наиболее резко реагируют на потепление климата [88, 414, 492, 551]. В работе А.П. Жмылёвой с соавторами [88] была отмечена различная реакция на повышение температуры воздуха в весенний период рано- и поздноцветущих видов лесных растений хвойно-широколиственной зоны Европейской части России. Авторами выдвинуто предположение, что изменение температуры весеннего сезона влияет на начало цветения раноцветущих видов, не прямо, а опосредованно – через время раскрывания почек. И наоборот, время зацветания поздноцветущих растений прямо связано с температурой воздуха в связи с развитием соцветий после начала активной вегетации. Однако, результаты исследований свидетельствуют о том, что и другие факторы, в частности, режим увлажнения, могут иметь не меньшее значение [87, 88, 581]. Причины неодинаковой фенологической реакции организмов на глобальное потепление точно неизвестны, но очевидно, что они разнообразны и зачастую носят комплексный характер [551]. Это может быть разный механизм контроля начала сезонного развития, что проявляется в отсутствие или слабой фенологической реакции организмов на потепление климата и может быть обусловлено фотопериодическим контролем первых фенофаз [85, 86, 131, 440, 482, 501]. Различная степень реакции на повышение температур в зимний и весенний периоды года может быть связана с разным типом зимнего покоя (биологического и вынужденного) [85, 86, 131]. Внутривидовая изменчивость фенологической реакции может быть вызвана пространственной неоднородностью изменения климата и/или расовой дифференциацией [523, 582]. Некоторые авторы неодинаковую фенологическую пластичность видов связывают с различной реакцией на потепление деревьев, кустарников, травянистых многолетников, однолетников, энтомофильных и анемофильных растений [87, 88, 414, 528]. Существует мнение, что отсутствие фенологической реакции на потепление климата или положительные тренды весенних фенофаз обусловлены небольшим размером популяции, а также отсутствием адаптации к антропогенному воздействию редких или находящиеся под угрозой исчезновения видов [496, 569].

В результате растущего объёма исследований, посвященных растениям, обнаружены фенологические различия, особенно в период развёртывания листьев и цветения, между аборигенными и интродуцированными видами. Некоторые исследования показали, что именно более ранние [488, 566, 576, 584] или поздние [419, 428, 512, 516] фенофазы могут способствовать успеху интродуцированных видов.

В последние годы всё большее внимание уделяется пониманию роли фенологии в формировании инвазий растений [586]. Гипотезы относительно инвазий неаборигенных видов растений, связанных с колебаниями доступности ресурсов [396] и «окон возможности инвазии» [373, 404] предполагают, что сезонная фенология – временны́е события биологического цикла – может сыграть решающую роль для инвазий [377, 429, 587]. Обобщения базовой теории ниши свидетельствуют о том, что различия в фенологии могут привести к конкурентным преимуществам для чужеродных видов [428], особенно в районах с меняющимся вегетационным сезоном вследствие изменения климата. Причина вторжения также зависит от уникальных сочетаний среды обитания и функциональных свойств интродуцентов и аборигенных сообществ [524].

Рядом авторов выдвинуто предположение, что способность организмов подстраивать свою фенологию под сроки сезонных изменений климата значительно влияет на индивидуальную приспособляемость, распределение видов, межвидовое взаимодействие, инвазии видов и функцию экосистемы [385, 416, 529, 586].

Некоторые учёные [434, 520, 546] считают, что в лесах умеренного пояса древесные виды должны будут смещать начало вегетации на более ранние сроки, чтобы период их роста соответствовал благоприятным климатическим условиям, поскольку окончание заморозков, установление высоких температур и истощение запасов влаги в почве стали происходить раньше [453]. Таким образом, устойчивость видов и экосистем к изменению климата будет зависеть от способности организмов сдвигать свою фенологию вслед за изменениями климата. Однако, вопрос, каким образом деревья будут отслеживать эти изменения, остается открытым.

Кроме того, в связи с нелинейными отношениями между климатом и фенологией растений, фенологические реакции на относительно небольшие

изменения климата за последние несколько десятилетий могут отличаться от «откликов» на более крупные изменения, ожидаемые в будущем [420, 449, 481, 521].

Опережения в возобновлении ростовых процессов могут иметь негативные последствия, если они приведут к тому, что рост начнётся до того, как минует риск заморозков [370, 371]. С другой стороны, потепление может вызвать задержку интенсивного роста относительно начала достаточно тёплых и влажных условий, поскольку многие виды требуют длительного воздействия низких температур для готовности возобновления ростовых процессов весной [534, 544, 573]. Эта чувствительность к закаливанию позволяет деревьям избежать возобновления ростовых процессов в короткие зимние оттепели. При снижении суммы необходимых низких температур в результате потепления, для возобновления весенних ростовых процессов деревьям может потребоваться больше усилий [369, 372, 380, 421, 437], что может послужить причиной запаздывания в сроках возобновления вегетации из-за изменения климата [407, 501, 593]. Результаты запаздывания могут привести к тому, что деревья не воспользуются благоприятными периодами для роста в начале весны, что в конечном итоге может привести к снижению продуктивности. Таким образом, деревья могут реагировать на потепление с изменениями в сроках начала вегетации, соответствующих изменению климата, а также возобновлять рост слишком рано или слишком поздно, в зависимости от имеющихся количественных взаимоотношений между возобновлением ростовых процессов и потребностью в закалке [437]. Некоторые исследователи считают, что изменение климата может привести к более ранней вегетации в более прохладных частях ареала, но задержке в более тёплых, что будет способствовать снижению устойчивости к изменению климата в этих участках ареала [358, 502, 506]. Дж. Лауб с соавторами [473] пришли к заключению, что у некоторых видов на сроки начала вегетации оказывает влияние фотопериодический контроль и его взаимодействие с температурой.

Влияние генетических различий в определенных признаках растений (например, засухо- или морозоустойчивость) на степень уязвимости деревьев при несогласованности между фенологией и климатом рассмотрено в работах С. Бансал с соавторами [363, 364].

В работах последних десятилетий приводятся результаты исследований влияния межгодовой изменчивости весенней температуры на фенологические сдвиги [88, 249, 422], сроки прекращения вегетации осенью [462], которые гораздо менее изучены и требуют дальнейших исследований [424].

Таким образом, согласованное понимание того, как виды и сообщества будут смещаться по срокам вегетации в связи с изменением климата, требует большего обсуждения, чем изменения в сроках и величинах температур и осадков [278]. Некоторые исследования показывают, что виды, демонстрирующие тенденцию смещения на более ранние сроки вместе с потеплением, также имеют тенденцию к увеличению в численности и конкурентоспособности [388], включая интродуцированные виды [382, 583]. Вместе с тем, получены результаты о наибольшей чувствительности к климату ранних (аборигенных) видов, которые несут большие потери в результате изменения климата [451]. В совокупности эти выводы свидетельствуют о вероятности преобладания в будущих экосистемах умеренных широт фенологически более пластичных видов.

Несмотря на пребывание в центре внимания многочисленных исследований, точность прогноза фенологических реакций растений на будущие климатические условия до сих пор ограничена [366, 381, 386, 444, 465, 548, 588]. Многие исследования проецируют изменения на даты фенологических событий, но не идут дальше, чтобы оценить, насколько эти изменения соответствуют новым климатическим режимам [370, 371, 381, 434, 435, 469, 475, 503, 505, 506, 520].

Установлено, что на весеннее развитие растений (набухание и распускание почек, развертывание листьев, цветение) значительное влияние оказывает температурный режим, как в период органического (эндогенного) покоя, так и в период вынужденного, обусловленного экзогенными факторами [88, 131, 383, 523, 553]. Воздействие фотопериода, как правило, менее выражено в сравнении с температурой [473, 504].

Некоторые авторы утверждают, что в современных климатических условиях выполнение необходимых требований охлаждения для выхода растений из глубокого покоя не является лимитирующим фактором [478, 575], поэтому часто простые модели имеют сходную или даже более высокую эффективность, чем сложные [365,

574]. Другая гипотеза заключается в том, что процесс воздействия охлаждения на развитие почек не моделируется с достаточной точностью [478]. Также предполагается, что недостаточные условия охлаждения могут быть компенсированы удлиненным фотопериодом [131, 321, 364; 595]. Несмотря на то, что влияние фотопериода в качестве основного фактора для весеннего развития является спорным, его значение может увеличиться в связи с глобальным потеплением и снижением охлаждающих температур [300, 465, 483].

За последние десятилетия разработано множество фенологических моделей для листопадных, хвойных древесных и плодовых растений умеренной зоны [56, 250, 324, 368, 372, 383, 436, 442, 506, 523, 553]. Вместе с тем, природно-климатические факторы как естественные регуляторы ритмов сезонного развития растений в субтропиках и тропиках до сих пор изучены недостаточно, что значительно затрудняет точное прогнозирование воздействия изменения климата на рост растений и углеродный баланс в этих регионах [300, 376, 485, 542].

В настоящее время ведутся активные исследования по улучшению точности прогноза фенологических реакций растений на будущие климатические условия [376, 426, 510]. Анализу и прогнозированию фенологических реакций растений на различные по степени интенсивности климатические изменения отводят особую роль, так как именно изменения в жизни растений могут существенно повлиять как на отдельные компоненты экосистемы, так на всю экосистему в целом [245, 389, 588]. Различные фенологические тренды или реакция растений на потепление в разных регионах Северного полушария могут быть связаны с региональными особенностями формирования климата, условиями местообитания [237, 296, 523] и эколого-биологическими особенностями видов, их фенотипической пластичностью [131, 417].

Приведенные результаты исследований подчеркивают важность изучения совместного влияния сдвигов в фенологии и климате на условия произрастания модельных растений, а не просто отдельных изменений в фенологии. Исследования фенологических стратегий растений, особенно быстрорастущих и раноцветущих видов в сравнении с поздноцветущими, могут послужить основой для моделирования того, как экосистемные процессы могут изменяться в будущем в условиях продолжающегося изменения климата.

1.4 Стратегии адаптации растений к факторам среды

Формирование различных типов адаптивных стратегий растений явилось результатом длительной «адаптивной эволюции» экофизиологических свойств растений [351]. В научной литературе предложены стабильные признаки структуры растений, ростовых параметров, которые можно использовать параллельно с физиологическими процессами – фотосинтезом, дыханием и т.д. [281, 282, 293]. Накоплен большой экспериментальный материал, показывающий прямую зависимость между фотосинтезом, ростом и дыханием [305, 306]. Установлена высокая чувствительность фотосинтеза к стрессовым воздействиям абиотической и биотической природы [51, 52, 280, 326, 331, 461].

С развитием технологической базы и разработкой различных методических подходов к регистрации CO_2-газообмена, позволяющих получать информацию с отдельных интактных листьев растений, широкое распространение получили газометрические методы для изучения световых реакций фотосинтеза, регистрирующие количество поглощенной углекислоты или выделенного кислорода [27, 126, 432, 592]. Данный метод, не нарушающий целостность растения, чрезвычайно важен в экологических исследованиях для получения экспресс данных о реакции растений на воздействие абиотических и биотических факторов в режиме реального времени и непосредственно в среде обитания (*in situ*).

Построение световых зависимостей CO_2-газообмена является одним из его подходов, который позволяет оценить эффективность использования световой энергии растительным организмом, заложенную в его генетической системе, а также познать механизм утилизации им энергии света и превращения неорганических соединений биогенных элементов в органические вещества [94, 100, 195]. Анализ световой кривой фотосинтеза (P_N/I-зависимость) дает потенциальную эколого-физиологическую характеристику данного вида, позволяет получать важную информацию об адаптационных механизмах генотипа, различиях растений по конкурентоспособности в достаточно узкой экологической нише, по устойчивости к стрессам и продуктивности [27, 126].

В связи с тем, что реальные световые кривые имеют различную форму («кривизну»), они не могут быть описаны только какой-либо одной моделью. В настоящее время разработано более двух десятков P_N/I-моделей [100]. Различные экспериментальные модели световых кривых удовлетворительно описываются различными функциями: ломаной Блэкмана, гиперболическим тангенсом, прямоугольной и непрямоугольной гиперболами, экспонентой [100, 195]. Все кривые имеют сходную форму, однако они отличаются достижением максимального фотосинтеза и областью перегиба [99, 195], поэтому при использовании фотосинтетических параметров, рассчитанных на основании статистической функции, каждая модель имеет свои достоинства и недостатки [195].

Особую роль в процессе адаптации растений к факторам среды играет дыхание. Оно является центральным звеном общего метаболизма и главным источником энергии для жизнедеятельности растений [51, 292]. Интенсивность дыхания листьев широко используется для характеристики разных видов растений, их местообитаний, жизненных форм и является родоспецифическим признаком [306]. Взаимосвязь между уровнем толерантности вида к стрессовому воздействию факторов среды и интенсивностью дыхания листьев является одним из средств оценки пластичности метаболизма растений и их адаптационной способности [292, 306, 331, 408]. Известно, что соотношение процессов дыхания и фотосинтеза величина не постоянная, она изменяется в зависимости от вида растений, фазы онтогенеза, экологических условий, в частности, от температуры [328].

Показателем адаптации растений и их сообществ к изменяющимся условиям среды обитания является водный режим [116, 390]. Комплексное изучение основных параметров водного режима у разных экологических групп растений дает представление о путях адаптации к различной степени увлажнения, что имеет большое значение при определении их фитоценотической роли в процессе развития растительного покрова [168, 273, 302].

Ответная реакция растений на недостаточное водообеспечение затрагивает многие стороны массо- и энергообмена, зависит от вида растений и стадии онтогенеза, скорости развития водного дефицита, его интенсивности и продолжительности действия [111, 267, 302, 375].

Дефицит воды, доступной для растения, вызывает ингибирование фотосинтеза и других метаболических реакций растительных клеток. Наиболее чувствительными органами растений к изменению условий среды обитания являются листья, которые отражают адаптации на абиотические раздражители, а также физиологические ограничения [302]. Природа сигнала для запуска защитных реакций растения до сих пор до конца неясна, однако сам момент запуска, несомненно, определяется водным балансом листа [227]. В связи с этим, понимание особенностей функционирования листьев в зависимости от воздействия окружающей среды является основой для экологической оценки физиологии растений [489], а также возможности выбора агротехнических приемов их выращивания.

При изучении водного режима растений исторически сложилось три основных направления: 1) изучение воды в растительной клетке; 2) тесноты связи водного режима с его функциями: фотосинтезом, дыханием, обменом веществ и окружающей среды; 3) связи водного обмена с атмосферой и почвой [22].

При анализе адаптационных особенностей растений к условиям среды обитания одним из основных показателей водного режима является интенсивность транспирации [246], которая у разных видов растений зависит от анатомо-морфологических и физиологических особенностей, возраста растения, условий окружающей среды [218, 246, 277, 302].

В адаптации к условиям водоснабжения каждый вид индивидуален: чем шире диапазон изменений условий водоснабжения, на которые растение в состоянии отреагировать, тем выше его адаптационные способности [246]. Большое значение в адаптации водообмена растений к условиям среды имеют особенности строения листьев [208].

Почвенная засуха является одним из самых распространенных видов стресса и инициирует множество адаптивных процессов. Поскольку почвенная засуха, как правило, сопряжена с температурным стрессом [227], при изучении адаптации растения к засухе необходимо принимать во внимание и температурный фактор. Возможно, что сигналом к закрытию устьиц служит именно повышение температуры листа [218].

Ряд исследователей отмечают важную роль координации устьичной и гидравлической проводимости для поддержания водного баланса [557]. Однако механизм такой координации остается неясным.

Перспективным подходом для исследования механизмов, обеспечивающих приспособление растений к дефициту воды, является сравнение сортов, различающихся по засухоустойчивости. Их изучение расширяет представление о возможных вариантах реагирования растения на возрастание дефицита воды в окружающей среде и может быть полезным в поиске новых критериев для отбора засухоустойчивых форм [105].

Накопление данных о механизмах адаптации растений на разных уровнях организаций, в том числе антропогенных, позволяет дать более полную картину особенностей их приспособлений к изменяющимся факторам среды обитания, прогнозировать поведение в условиях изменения климата. В связи с этим, изучение физиологических механизмов приспособлений растений к среде обитания и определение пределов их изменчивости в разных экологических условиях приобретает особую актуальность.

Использование методов математического моделирования способствует более углубленному количественному пониманию процессов преобразования и обмена веществ растений, их реакций на внешние условия [565].

РАЗДЕЛ 2
МАТЕРИАЛЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Характеристика объектов исследования

Для разработки экологических моделей с целью выявления закономерностей адаптивных реакций дикорастущих и культурных растений на изменения абиотических факторов среды, в работу были включены аборигенные и интродуцированные модельные виды растений различных жизненных форм и экологических групп, произрастающие на Южном берегу Крыма в приморской и средней полосе Южного макросклона Крымских гор и имеющие важное экологическое, созологическое и практическое значение.

Аборигенные виды растений были включены в исследование влияния изменения климата на весеннюю фенологию и трансформацию некоторых элементов экотопа; модельные виды растений-феноиндикаторов – для построения фенологических моделей.

Вечнозелёные интродуценты послужили объектами исследования регуляции параметров водного обмена и фотосинтетической активности листьев при воздействии гидротермического стресса.

Комплексный анализ при проведении физиолого-биохимических исследований и разработке экологических моделей применён на некоторых видах рода *Thymus* L.

I. Из аборигенных представителей южнобережных субсредиземноморских ландшафтов были выбраны:

1. *Quercus pubescens* Willd. (дуб пушистый, вид из рода *Quercus* L. семейства Fagaceae Dumort.) – листопадное дерево высотой 12-15, реже 20 м, является основной лесообразующей породой шибляковых лесов ЮБК. Цветёт в апреле-мае [255]. Мезоксерофит, гелиосциофит [53]. Эдификатор и доминант пушистодубовых формаций – вид широкой экологической амплитуды [217], доминант и автохтонный ассектатор можжевеловых и сосновых лесов [346]. Формации дуба пушистого (*Querceta pubescentis*) распространены, главным образом,

в Субсредиземноморье, странах Средней Европы. Их северная граница захватывает юг Молдовы, Одесскую область, северные предгорья Крыма и Северный Кавказ. [45, 68, 493]. Леса из *Quercus pubescens* произрастают в нижнем лесном поясе южного побережья и северных предгорий на высоте до 450 м, местами поднимаются до 600 м, а по южному макросклону – до 750 м над уровнем моря. Они занимают склоны различной экспозиции, крутизной до 45° с сухими, реже свежими коричневыми и коричнево-бурыми почвами мощностью 20-80 см, подстилаемыми известняками, глинистыми сланцами, песчаниками, кристаллическими породами [207]. Выше в аналогичных эдафических условиях они замещаются *Quercus petraea* Liebl., на более бедных щебнистых почвах в нижней части пояса – *Juniperus excelsa, Pistacia atlantica* Desf. subsp.*mutica*, а в верхней – *Pinus pallasiana* D. Don [68]. В Крыму *Quercus pubescens* вследствие хозяйственной деятельности человека, как правило, имеет порослевое происхождение, высоту 5-10 м, диаметр стволов до 20 см и входит в состав шибляковых зарослей. Установлено, что в шибляковых сообществах Крыма дуб пушистый в течение жизни даёт пять-шесть порослевых генераций и почти не страдает от низовых пожаров [217]. Является хорошим медоносом, перспективен для введения в культуру как декоративное, лекарственное и противоэрозионное растение [53, 255].

2. *Juniperus excelsa* M.Bieb. (можжевельник высокий, род *Juniperus* L., семейство Cupressaceae S.F. Gray) – вечнозеленое дерево до 15 м высотой с ширококонической или яйцевидной формой кроны и тёмно-серой чешуйчатой шелушащейся корой [210]. Восточно-средиземноморский гемиксерофильный реликтовый вид, в Крыму произрастает на северной границе ареала [53]. Пыление происходит с середины января до апреля [210]. Гелиофит, доминант можжевеловых, автохтонный ассектатор сосновых и пушистодубовых лесов [346]. Можжевеловые редколесья (*Junipereta excelsae*) фрагментарно распространены в нижней приморской зоне Южного берега Крыма на крутых, преимущественно южных склонах до высоты 450 м, изредка до 600 м [210] со щебнисто-каменистыми плохо развитыми сухими и очень сухими коричневыми почвами. Растение нуждается в охране, внесено в Красные книги Российской Федерации и Республики Крым [210, 211]. Общее сокращение ареала в Крыму обусловлено пониженной семенной продуктивностью

[210], причинами климатического порядка [224], а также меньшей степенью устойчивости можжевельника в конкурентных отношениях с дубом и кустарниками [217]. На более мощных почвах *Junipereta excelsae* замещаются сообществами формаций *Pistaceta muticae, Querceta pubescentis*, на каменистых – томиллярами, а с увеличением высоты над уровнем моря – *Pineta pallasianae* [68]. Располагаясь на наиболее сухих и каменистых местообитаниях, мало пригодных для произрастания растений, *Juniperus excelsa* играет в горном Крыму важную почвозащитную и регулирующую роль, выполняет средообразующую функцию для средиземноморского гемиксерофильного комплекса и редких эндемичных видов [211]. Декоративное, противоэрозионное растение [53].

3. *Juniperus deltoides* R. P. Adams [*Juniperus oxycedrus* auct. non L.] (можжевельник дельтовидный (можжевельник колючий), род *Juniperus* L., семейство Cupressaceae S.F. Gray). На основании хорологических, морфологических, биохимических и филогенетических данных можжевельники, определявшиеся ранее как *Juniperus oxycedrus* в Италии, на Балканском полуострове, в Крыму, на Кавказе, в Турции и Палестине отнесены к новому виду *Juniperus deltoides* [82, 352; 353, 563]. Вечнозелёный кустарник или дерево до 6 м высотой со светло-серой корой. Средиземноморский вид, в Крыму произрастает на северной границе ареала, в светлых лесах в подлеске, преимущественно в поясе пушистодубовых лесов, на ЮБК – в нижнем и в среднем поясе. Пылит в мае [53, 81, 255]. Ксерофит, гелиофит. Доминант и автохтонный ассектатор можжевеловых, пушистодубовых, автохтонный ассектатор сосновых лесов [346]. В связи с сокращением численности из-за низкого семенного возобновления, слабой устойчивости к влиянию антропогенного фактора (рекреация, рубки) и пожарам, нуждается в охране и внесен в Красную книгу Республики Крым [210]. Рекомендован для введения в культуру как лекарственное, эфиромасличное, декоративное и противоэрозионное растение [53].

4. *Arbutus andrachne* L. (земляничник мелкоплодный, род *Arbutus* L., семейство Ericaceae Juss.) – вечнозеленое многоствольное дерево до 12 м высотой, с коленчато изогнутыми ветвями. Кора тонкая, гладкая, тёмнокораллового цвета, в июне – июле растрескивается и отслаивается лоскутами, обнажая при этом молодую зеленую кору, к концу лета приобретающую кораллово-красную окраску [210, 211].

Цветёт в апреле-мае [255]. Реликтовый восточно-средиземноморский световыносливый склероморфный гемиксерофитный вид, сохранивший черты развития вечнозелёной субтропической флоры, которые сочетаются с новыми адаптационными признаками [83]. В Крыму произрастает на ЮБК в экстремальных условиях на северной границе ареала в виде небольших групп или отдельных деревьев на южных сухих каменистых и скалистых склонах, на отвесных скалах, поднимаясь на 200-300 (до 700) м над уровнем моря [210]. В ценотическом отношении приурочен, главным образом, к можжевеловым (доминант или автохтонный ассектатор), реже – к пушистодубовым и крымскососновым (патиент, автохтонный ассектатор) лесам. Характеризуется стенотопной широтой эколого-ценотической амплитуды и реликтовой активности [346]. Как редкий вид со слабой устойчивостью к влиянию антропогенного фактора и конкурентной способностью, нуждается в охране, внесён в Красную книгу Республики Крым [210]. Является перспективным видом для введения в культуру в качестве декоративного, медоносного и противоэрозионного растения [53].

5. *Carpinus orientalis* Mill. (грабинник, род *Carpinus* L., семейство Betulaceae Gray) – листопадный кустарник, иногда дерево до 4-10 м высоты. Ксеромезофит, сциофит [53]. Цветёт в апреле-мае. Доминант пушистодубовых, автохтонный ассектатор можжевеловых и сосновых лесов [346]. На ЮБК грабинниковые сообщества находятся на северной границе ареала, произрастают в нижнем и среднем поясе Южного макросклона на сухих и свежих коричневых и коричнево-бурых нейтральных и слабощелочных почвах мощностью 20-100 см, подстилаемых известняками в условиях средиземноморского климата и переходного к умеренному. Распространение этих лесов в целом приурочено к шибляку с господством *Quercus pubescens*, однако, *Carpinus orientalis* более влаголюбив и требователен к почве, поэтому в условиях свежих экотопов имеет более широкую эколого-ценотическую амплитуду. При увеличении сухости почвы он замещается лесами из *Quercus pubescens, Pinus pallasiana, Juniperus excelsa*, томиллярами, при возрастании высоты над уровнем моря – *Quercus petraea, Carpinus betulus* L. Шибляковые сообщества с доминированием грабинника, порой образуют непроходимые заросли. К эдификатору в качестве содоминантов примешиваются

Quercus pubescens, Quercus petraea. Наиболее широкую амплитуду имеют чистые грабинниковые сообщества, их типичной ассоциацией является *Carpinetum caricosum* (*hallerianae*) – грабинниковая с осокой Галлера. При этом эколого-ценотическая амплитуда этой формации, по сравнению с *Quercus pubescens*, сдвинута в сторону более свежих экотопов [68].

6. *Cornus mas* L. (кизил обыкновенный, род *Cornus* L., семейство Cornaceae Dumort) – листопадное дерево высотой 5-6 м или многоствольный кустарник высотой 3-4 м. Европейско-средиземноморский вид, распространённый в лесах всего горного Крыма. Ксеромезофит, сциогелиофит, морозоустойчив [53, 82]. Доминант в пушистодубовых лесах [346], ягодный ассектатор широколиственных лесов субсредиземноморского типа, реликт третичного периода [327]. Приурочен к наиболее прогреваемым, часто сухим склонам южной экспозиции и к почвам, сформированным на карбонатных породах. Такие условия уменьшают конкуренцию, но одновременно затрудняют его расселение [327]. На ЮБК цветёт в феврале-апреле. Является медоносным, пищевым, витаминным и декоративным растением [53, 255].

7. *Sorbus domestica* L. (рябина крупноплодная, род *Sorbus* L., семейство Rosaceae Juss.) – листопадное дерево высотой 15-20 м. Средиземноморский вид, на ЮБК произрастает в нижнем и среднем поясе Южного макросклона. Ксеромезофит, сциогелиофит [53, 255]. Автохтонный ассектатор пушистодубовых и сосновых лесов, приспосабливающийся к любым почвам [327, 346]. Цветёт в мае. Является декоративным, пищевым, лекарственным растением [53].

II. Индикаторные виды растений, произрастающие в лесах или парках ЮБК – панареальные феноиндикаторы (на всём ареале сохраняющие своё индикаторное значение), представляющие фитофенологические события последнего подсезона весны, начала и полного лета, позволяющие оценить тенденции изменений термических условий весны:

1. *Syringa vulgaris* L. (сирень обыкновенная, род *Syringa* L., семейство Oleaceae Hoffmanns. et Link) – высокий до 2-7 м листопадный кустарник, широко культивируемый на ЮБК и нередко дичающий [82, 255]. Родина – северо-восточная часть Балканского полуострова. Мезофит, сциогелиофит. Не требователен к почвенным условиям, но наилучшего развития достигает на хорошо освещенных

местах с глубокой, дренированной, плодородной почвой [130]. Цветёт в мае. Является эфиромасличным и декоративным растением [255].

2. *Rosa canina* L. (роза собачья (шиповник собачий), род *Rosa* L., семейство Rosaceae Juss.) – листопадный кустарник высотой 1,5-2,5 м. Европейско-средиземноморско-переднеазиатский вид, распространён по всему Крыму. Ксеромезофит, сциогелиофит, к почвенным условия не требователен [53]. Аллохтонный ассектатор лесов [346]. Цветёт в мае, июне. Является витаминным, пищевым и лекарственным растением [53, 255].

3. *Tilia cordata* Mill. (липа сердцевидная, род *Tilia* L., семейство Malvaceae Juss.) – листопадное дерево высотой до 20-25 м. В Крыму встречается всюду изредка, в лесах – преимущественно в верхнем поясе Горного Крыма [82, 255, 563]. Мезофит, сциофит, мезотроф, мезотерм, ассектатор широколиственных лесов. Цветёт в июне-июле. Является медоносным, лекарственным, декоративным растением [53, 255].

III. Вечнозелёные декоративные интродуценты, широко используемые в озеленении на ЮБК и Черноморском побережье Кавказа:

1. *Nerium oleander* L. (олеандр обыкновенный, род *Nerium* L., семейство Apocynaceae Juss.) – крупный кустарник высотой до 4 м, родом из Средиземноморья. На Южный берег Крыма впервые был интродуцирован Никитским ботаническим садом в 1813 г. [184, 225]. Является одним из популярнейших высокодекоративных растений для создания садово-парковых композиций санаторно-курортных зон и набережных [184, 316, 476]. Цветет с июня по октябрь. Продолжительность жизни листа *Nerium oleander* варьирует от 14 до 36 месяцев [184, 489, 498] и зависит от группы внешних и внутренних факторов, влияющих на скорость его фотосинтеза [37]. Гелиофит, ксеромезофит.

2. *Aucuba japonica* Thunb. cv. *variegata* (аукуба японская пестролистная, род *Aucuba* Thunb., семейство Garryaceae) – широкораскидистый кустарник высотой до 2,5 м с крупными (длиной до 20 см), супротивными кожистыми листьями в жёлто-кремовую крапинку разной величины, которые чернеют при обмерзании. Аборигенный вид Японии [359]. Гармонично вписывается в ландшафтный дизайн. Сциофит, нетребовательный к почвам вид, но не переносит избыточного увлажнения, обладает устойчивостью к загазованности воздуха в городских условиях

[130, 270, 271, 359]. В отношении засухоустойчивости *Aucuba japonica* имеются противоречивые сведения. Одни авторы отмечают высокую засухоустойчивость вида [517], другие, наоборот – потребность в достаточном увлажнении, особенно в период активного роста [139, 267, 274]. Несмотря на широкое распространение в культуре, род аукуба является одним из наименее изученных [130] и имеет мало количественных данных о потребностях растений в свете, тепле и влаге.

3. *Laurus nobilis* L. (лавр благородный, род *Laurus*, семейство *Lauraceae*) – дерево с густооблиственной кроной или высокий кустарник, достигающий 10-15 м, родом из Средиземноморья. Неприхотлив к почвам, иным условиям, предпочитает свежие, дренированные, глинисто-известковые почвы и почвообразующие породы. Ксеромезофит, гелиосциофит. Является ценным эфиромасличным, пряным растением. Хорошо переносит стрижку и пригоден для создания живых изгородей [130].

IV. Перспективные для введения в культуру в Крыму, Краснодарском крае, Дагестане высокопродуктивные эфиромасличные растения рода *Thymus* L. (тимьян, чабрец) из семейства Lamiaceae, включающие 6 видов и 8 экотипов. Семенной материал был получен по делектусам, растения выращены в условиях интродукции Южного берега Крыма. Сравнительное изучение морфологических особенностей позволило установить, что исследуемые виды тимьянов представлены аэроксильными полукустарничками, характеризующимися симподиальным нарастанием осей, с надземным положением зон возобновления и ветвления, озимым типом развития монокарпических побегов [174]:

1. *Thymus vulgaris* L. [Sect. *Thymus*] (тимьян обыкновенный, включает экотипы из Италии, Германии и Швейцарии) – вегетативно неподвижный полукустарничек, в течение всей жизни сохраняющий систему главного корня. Для него характерны: раннее одревеснение побегов, восходящее положение боковых и акросимподиальное нарастание скелетных осей. В культуре высота растения 20-40 см, диаметр 50 см. Распространен в северной Италии, южной Франции и восточной Испании. Обычно произрастает на щелочных почвах. Культивируется с Римских времен и хорошо известен во всем мире как пряное и лекарственное растение [499].

2. *Thymus mastichina* L. [*Sect. Mastichina*] (тимьян мастичный, испанский чабрец) – рыхлый аэроксильно-неподвижный полукустарничек, характеризующийся ранним и сильным одревеснением побегов. Высота растения в культуре 35-55 см, диаметр 40-60 см. Распространен по всему Пиренейскому полуострову, но не выходит за его пределы [49, 395].

3. *Thymus pulegioides* L. [Sect. *Serpyllum,* Subsect. *Alternantes*] (тимьян блошинцевидный, блошиный) – полукустарничек, в течение всей жизни сохраняющий систему главного корня. В условиях культуры образует крупные компактные кусты с многочисленными ортотропными побегами, для которых характерно раннее и сильное одревеснение, побеги второй генерации развиваются не плагиотропно, как в естественных условиях, а ортотропно. Высота растения 25-35 см, диаметр 55-65 см [174]. В естественных условиях встречается как на Пиренейском полуострове, так и далеко за его пределами (Европейские страны Средиземноморского бассейна). Характеризуется высокой изменчивостью по ряду морфологических признаков [456].

4. *Thymus striatus* Vahl. [Sect. *Hyphodromi,* Subsect. *Subbracteati*] (тимьян ложноприземистый, бороздчатый) – полукустарничек, в условиях культуры образующий крупные компактные кусты с многочисленными ортотропными побегами (до 300 штук на одном растении), которые одревесневают слабее, чем у *Th. pulegioides*. Высота растения 25-30 см, диаметр 60-70 см [174]. Произрастает в Италии и на Балканском полуострове. Вид очень полиморфен, его листья изменяются от линейных к ланцетным [49].

5. *Thymus comosus* Heuffel ex Griseb [Sect. *Serpyllum,* Subsect. *Alternantes*] – полукустарничек в течение всей жизни сохраняющий систему главного корня. В условиях культуры образует крупные компактные кусты с ортотропными побегами, для которых характерно раннее и сильное одревеснение. Высота растения 30-40 см, диаметр 60-70 см [174]. В естественных условиях произрастает на Балканском полуострове (Румыния) [456].

6. *Thymus nitens* Lamott. [Sect. *Serpyllum,* Subsect. *Pseudopiperellae*] (чабрец блестящий) – полукустарничек с ранним сильным одревеснением скелетных осей. Общее число ортотропных побегов замещения меньше, чем у *Th. pulegioides,*

вследствие чего куст отличается большей рыхлостью. Высота растения 35-40 см, диаметр 75-80 см [174]. Распространён на юге Франции [455].

2.2 Природно-климатические условия Южного берега Крыма

Регион исследований располагается на территории южного макросклона Главной гряды Крымских гор от мыса Форос до горы Кастель (район Большой Ялты и западная часть Алуштинского района) и представляет собой сочетание горных амфитеатров, разделенных короткими поперечными гребнями [313]. Крымские горы невысоки, но вместе с тем они играют важную роль, способствуя формированию ландшафтов субсредиземноморского типа. Горы формируют высотную географическую поясность ландшафтов и принимают участие в перераспределении переноса атмосферной влаги. Значительная расчлененность Крымских гор и возникающее при этом разнообразие склонов по длине, крутизне, инсоляционной и циркуляционной экспозиции создает благоприятную обстановку для высокого биологического и ландшафтного разнообразия [350].

Согласно агроклиматическому районированию Крыма, территория относится к агроклиматическому округу южного макросклона Крымских гор и охватывает два агроклиматических района: Западный лесной среднегорный и Западный южнобережный субтропический [35, 46, 136]. Географическое положение Южного берега Крыма, защищенность его с севера горами, близость теплого Чёрного моря обусловливают формирование климата средиземноморского типа с умеренно жарким засушливым летом, преобладанием осенне-зимних осадков и мягкой зимой с частыми оттепелями [135, 262].

Летом под влиянием отрога субтропического (Азорского) антициклона, формируются длительные периоды жаркой и сухой погоды. В холодном полугодии высокая активность атмосферных процессов, как правило, связана с интенсивной циклонической деятельностью над Средиземноморским бассейном, сопряженной с мощным антициклогенезом над юго-востоком Европейской части России и Украины [317].

Сложная топография прибрежной зоны вносит микроклиматическое разнообразие среди отдельных районов. Основными факторами, определяющими микроклиматические особенности территории ЮБК, являются форма рельефа, высота местности и удаление от берега моря, экспозиция склона и условия защищенности, действующие, как правило, совместно [136, 272].

На Южном берегу Крыма складываются очень благоприятные условия для интродукции и селекции ряда субтропических, эфиромасличных, декоративных и других теплолюбивых культур, выращивания винограда, а также широкого развития климатолечебных учреждений [9, 333].

Характерной особенностью термического режима ЮБК является то, что средняя месячная температура воздуха на побережье в течение всего года выше 0 °С. Отрицательные значения средней месячной температуры воздуха отмечаются в горах (Ай-Петри) с декабря по март (Приложение А, Таблица А.4). Годовая амплитуда температуры на побережье +20…+21 °С, в горах около +19…+20 °С.

Наиболее значительные понижения минимальной температуры на ЮБК наблюдаются при вторжении континентального арктического воздуха, который вследствие малой влажности и большой прозрачности подвергается дальнейшему радиационному выхолаживанию [135, 262]. Абсолютный минимум температуры воздуха в приморской полосе составляет от –13 до –15 °С, в районе Мисхора равен –12 °С, на северном макросклоне и среднегорной зоне – от –17 до –21 °С и на Ай-Петри опускается до –26 °С.

Более показательной характеристикой морозоопасности территории являются значения среднего из абсолютных минимумов, они представляют собой температуру, которую можно ожидать через год. Средний из абсолютных минимумов температуры за 1990–2014 гг. повысился до –7 °С, в сравнении со значениями за 1930–2004 гг. (–8 °С) и за 1881–1940 гг. (–9°С) [272].

В основной полосе произрастания декоративных древесных интродуцентов и субтропических культур на ЮБК средний из абсолютных минимумов температуры воздуха составляет от –5 до –7 °С, а абсолютный может достигать от –12 до –15 °С. При таком понижении температуры условия перезимовки в основном зависят от погодных особенностей осенне-зимне-весеннего периода.

Частые оттепели в зимнее время способствуют кратковременному возобновлению вегетации декоративных растений (представителей рода *Berberis, Lonicera* [65]) субтропических и плодовых культур, что снижает их морозо- и зимостойкость. Оценка морозных повреждений у ряда декоративных интродуцентов, проведенная на территории Никитского ботанического сада показала, что на Южном берегу Крыма адвективное понижение температуры воздуха в сочетании с низкой влажностью и сильным ветром приводит к более значительным повреждениям, чем радиационное выхолаживание [65].

Продолжительность безморозного периода в приморской части ЮБК составляет около 260-280 дней (8-8,5 месяцев), на мысе Ай-Тодор (маяк) почти 290 дней, на высотах 350-500 м – 210-230 дней; в Горной зоне на южных склонах 200-220 дней; на северных склонах – 180 дней, на Ай-Петри – около 155 дней [272]. Средняя многолетняя дата последнего заморозка весной в приморской части ЮБК приходится на первую половину марта, в Горной зоне – на середину апреля и на яйлах – на начало мая (Приложение А, Таблица А.5). Раньше всего первые осенние заморозки наступают на яйлах (в первой декаде октября). В приморской полосе на высотах до 100 м средняя многолетняя дата первого заморозка осенью приходится на начало декабря, на высотах 100-200 м это первая декада декабря, на высотах 350-500 м – начало ноября. На Южном берегу Крыма заморозки не влияют на продолжительность теплого периода, так как в основном весной они оканчиваются до перехода температуры через 10 °С, а осенью начинаются после перехода температуры воздуха через этот предел (Приложение А, Таблица А.6). Однако в отдельные годы на ЮБК в начале апреля наблюдаются сильные заморозки. Наиболее интенсивные и продолжительные заморозки в начале апреля за 1930–2014 гг. отмечены в 1933, 1965 и 2004 гг.

Особого внимания на Южном берегу Крыма заслуживают возвратные заморозки весной. В последние десятилетия увеличилась опасность их проявления за счет того, что растения при ранней весне на момент наступления заморозков уже достигают уязвимых фаз развития. Сравнение даты перехода температуры воздуха через +5 °С в сторону повышения весной с датой прекращения заморозков за периоды 1930–2004 гг. и 1990–2014 гг. показало, что в этот период на ЮБК растения,

возобновившие вегетацию, будут периодически подвергаться воздействию заморозков, и риск повреждений для многих, особенно плодовых, культур от поздних весенних заморозков возрос. Это связано с тем, что в последние годы наблюдается значительное повышение температур в январе-марте, и переход через +5 °С весной в среднем наступает раньше в западной части приморского пояса ЮБК на 4-10 дней, в центральной – на 4-6 дней и в восточной – на 2-5 дней в сравнении с 1930-2004 гг. [166].

Максимальные температуры воздуха на ЮБК мало зависят от высоты и долготы местности. Годовой ход абсолютного максимума подобен годовому ходу средней температуры воздуха. В январе он повсеместно может повышаться до +16…+18 °С и только на Ай-Петри не превышает +13…+14 °С, в июле-августе и в целом за год максимальные температуры воздуха достигают +34…+39 °С, на Ай-Петри – +27…+30 °С. Максимальная температура воздуха выше +35 °С бывает на побережье редко. Абсолютная амплитуда температуры воздуха на побережье 54 °С, в горах – 56 °С.

Количество выпадающих осадков в холодный период на побережье и южных склонах Крымских гор в основном больше, чем в теплый, что в значительной мере связано с выходом на Чёрное море средиземноморских циклонов [135, 317]. В горах, где множество долин, ущелий, котловин с различной ориентацией и открытостью по отношению к влагонесущему потоку, наблюдается довольно сложное распределение осадков. В Никитском саду за 1930–2004 гг. годовое количество осадков в среднем было 589 мм [333], за период с 1990 г. по 2014 г. оно увеличилось до 617 мм [272].

Годовое количество осадков за период 1990–2014 гг. в приморском поясе до высоты 200 м в западной части ЮБК (Форос, Кацивели, Симеиз, Алупка, Мисхор) составило 500-640 мм, в центральной части (Ялта, Чехово, Ливадия) – 680-780 мм и в восточной части (Магарач, Никитский сад, Гурзуф, Артек) – около 620-730 мм. На высотах 350-500 м в западной, центральной и восточной частях ЮБК – 740-800, 840-930, 620-800 мм соответственно (Приложение А, Таблица А.7).

В годовом ходе значительно меньшее количество осадков весной, чем осенью, объясняется влиянием моря, так как относительно холодная поверхность моря весной препятствует развитию конвекции. Месячный максимум осадков наблюдается в декабре или январе и достигает в приморской зоне 58-109 мм. Минимальное

количество осадков чаще всего бывает весной (март-май) или в июле-августе. В западной части приморского пояса наименьшее количество осадков за месяц составляет 15-30 мм, в центральной части – 32-47 мм и в восточной – 26-34 мм.

Одной из характеристик осадков, важных для экосистем региона является равномерность их внутригодового хода, влияющая на увлажнение территории и тем самым – на условия произрастания растительности. На ЮБК превышение месячных сумм осадков зимнего периода относительно средних значений их за год очень существенно, а летние суммы осадков значительно ниже средних величин. Таким образом, недостаток влаги – это лимитирующий экологический фактор для растений ЮБК и выращивание большинства культур требует проведения вегетационных поливов, особенно в весенне-летние месяцы.

Величина коэффициента годового увлажнения по Н. Н. Иванову-Г. Н. Высоцкому [106], за исключением Горной зоны и плато, составляет менее единицы. Выпадающие осадки обеспечивают потребность растений во влаге в приморском поясе ЮБК в среднем лишь на 48-65 %, на высотах 350-500 м – на 76-89 %. Во многие годы это отношение бывает еще ниже, а в период вегетации оно почти всегда неблагоприятно: «засушливо» в апреле-июне и «сухо» за период июль-сентябрь.

Физико-географическое положение Южного берега Крыма и Крымские горы играют определенную роль в формировании синоптических процессов, приводящих к появлению опасных явлений погоды. Наиболее распространенными из них по количеству случаев являются сильные дожди, сильные ветры и понижение температуры воздуха до –10 °С [183]. Дожди с количеством осадков более 30 мм продолжительностью 12 часов и менее наблюдаются 1-2 раза в год [183]. Число случаев дождей с таким количеством осадков заметно увеличилось в начале XXI века. Вероятность выпадения дождей с количеством осадков более 50 мм составляет 3 года из 10, количеством 100 мм и более – 1 раз в 30 лет, более 250 мм – 1 раз в 85 лет [183]. Ветры со скоростью 25 м/с и более наблюдаются 1-2 раза в год. Вероятность ураганных ветров со скоростью более 35 м/с – 1-2 раза в 10 лет [183]. Наиболее сильные ветры, наносящие значительный ущерб и колоссальные разрушения – юго-западного и северо-западного направлений [183]. Морозы –10 °С и ниже, вызывающие подмерзание и даже гибель теплолюбивых декоративных

растений и субтропических культур в парках и хозяйствах ЮБК, отмечаются в среднем 4 года из 10 [183].

Структура растительности. 1. Нижний лесостепной пояс гемиксерофильных лесов, ксерофильных редколесий и саваноидов. Характеризуется господством пушистодубовых и грабинниковых лесов с вкраплениями группировок из можжевельника высокого, сосны Станкевича и фисташки туполистной, на месте которых формируются саваноиды. В составе пояса выделяют три полосы: а) приморскую с группировками из галофитных видов; б) псевдомаквисовую (5-200 м в.н.у.м.), характеризующуюся содоминированием в древостоях вечнозеленых лиственных деревьев или кустарников (от мыса Айя до г. Алушты); в) шибляковую (200-400 м) из листопадных гемиксерофильных группировок [268].

2. Средний лесной пояс южного макросклона мезоксерофильных и ксеромезофильных субсредиземноморских крымскососновых и неморальных скальнодубовых лесов (от 400-450 до 800-900 м в.н.у.м.), где выделяют две полосы: а) хвойных (крымскососновых) лесов (от с. Оползневое до с. Малый Маяк); б) скальнодубовых лесов (к востоку от с. Малый Маяк) [268].

3. Верхний лесной пояс неморальных буковых и бореальных сосновых лесов (от 800-900 м до 1200-1300 м в.н.у.м.). Здесь выделены две полосы: а) хвойных бореальных лесов из сосны крючковатой (г. Ялта – с. Малый Маяк); б) буковых и грабовых неморальных лесов (прерывистая линия от с. Оползневое до с. Щебетовка) [268].

В нижнем высотном поясе южного макросклона наибольшее распространение имеет шибляк из дуба пушистого (*Quercus pubescens*) и можжевельника высокого (*Juniperus excelsa*) при участии в нижних ярусах таких вечнозеленых кустарников, как иглица (*Ruscus* L.), ладанник (*Cistus* L.), жасмин *(Jasminum* L.). К дубу пушистому и можжевельнику высокому примешивается вечнозеленое земляничное дерево (*Arbutus andrachne*), фисташка туполистная (*Pistacia atlantica mutica*), сосна крымская (*Pinus pallasiana*). Для южнобережных шибляков характерным является присутствие грабинника (*Carpinus orientalis*), скумпии (*Cotinus coggygria* Scop.), сумаха дубильного (*Rhus coriaria* L.), боярышников (*Crataegus* L.), держи-дерева (*Paliurus spina-christi* Mill.), рябины крупноплодной (*Sorbus domestica*), шиповников (*Rosa* L.) [268].

Неотъемлемым элементом южнобережного ландшафта приморского пояса являются многочисленные парки с декоративными, в том числе экзотическими, садово-парковыми насаждениями, основу которых составляют интродуценты. Курортные города (Алушта, Гурзуф, Ялта, Алупка, Симеиз и др.), парки, санаторные корпуса, виноградники, окруженные разреженными дубовыми, фисташковыми и можжевеловыми лесами, образуют почти сплошную полосу вдоль черноморского побережья [268, 313, 350]. Склоны на высотах до 400 м над уровнем моря и выше за пределами санаториев и парков освоены под виноградники и эфиромасличные культуры. Плантации под эфиромасличными культурами выполняют важную почвозащитную функцию. Они устойчивы к засухам, занимают преимущественно каменистые, малоплодородные почвы и помимо своей производственной ценности украшают окружающую среду живописным видом и приятными ароматами [350].

В поясе, расположенном на высоте 400-800 м над уровнем моря, от п. Запрудное до пгт. Симеиз почти полностью господствует сосна крымская. Видовой состав растений лесов из сосны крымской зависит от высоты над уровнем моря. Внизу, на границе с можжевелово-дубовыми лесами, в них еще распространены дуб пушистый, можжевельники высокий и колючий (*Juniperus oxycedrus*), жасмин, кизил (*Cornus mas*), ладанник, иглица, грабинник [268].

В верхнем поясе (высота свыше 800 м в.н.у.м.) на склонах размещены сообщества из бука крымского (*Fagus taurica* Popl.) и сосны крючковатой (*Pinus sylvestris sspr. hamata* Steven) [268].

Почвенный покров представлен высотной сменой зональных почв, обусловленной биоклиматическими факторами. Мезо- и микроструктура почвенного покрова характеризуется мозаичностью, сложностью, местами – контрастностью [78, 207].

Основными типами почв до высоты 400 м над уровнем моря являются коричневые ксерофитных субтропических лесов, маломощные, суглинистые, плантажированные, на продуктах выветривания глин, сланцев и песчаников, верхнеюрских известняков [78, 207, 253, 254, 268]. Они развиты в зоне сухих лесов и кустарников, под дубняками, грабинниками, можжевеловыми лесами и

кустарниковыми зарослями (шибляком).

Коричневые почвы характеризуются глубоким проникновением почвообразовательных процессов, довольно высокой гумусированностью верхних горизонтов (до 6-9 %) и достаточно мощным гумусовым горизонтом (40-60 см), высокой оглиненностью всего профиля, особенно его средней и нижней частей; значительной ёмкостью обмена и насыщенностью почвенного поглощающего комплекса кальцием; нейтральной или слабощелочной реакцией в верхних горизонтах и щелочной – в нижних. Профиль почвы имеет ясно коричневую окраску, в нём чётко обособлен метаморфический (оглиненный) горизонт, имеющий красный или красноватый оттенок [129, 204].

На горных склонах выше 400 м их сменяют бурые горные лесные слабо-ненасыщенные и лессированные почвы высотного пояса широколиственных и хвойно-широколиственных лесов. Почвы развиты на продуктах выветривания известняков и глинистых сланцев. Гумусовый горизонт прослеживается до 20-40 см. Содержание гумуса в верхнем 5-см горизонте высокое (до 10,5-12 %), однако уже в слое 5-10 см оно снижается почти в три раза, а с глубины 30-40 см стабилизируется на уровне 1,8-1,9 %. Гранулометрический состав варьирует от среднесуглинистого до легкоглинистого, а величина pH – от очень сильнокислой до слабокислой [204].

На яйлах в условиях прохладного влажного климата под луговой и степной растительностью на закарстованных известняках формируются горно-луговые чернозёмовидные почвы [78, 204, 268, 313, 350]. По наличию тёмноокрашенного гумусированного горизонта эти почвы близки к чернозёмам равнин, но отличаются от них сильной вариабельностью мощности профиля и других почвенных показателей: мощности гумусового горизонта, общих запасов органического вещества, глубины вскипания, отсутствием чётко выраженной структурной дифференциацией. [204].

В пределах всей территории Никитского ботанического сада (включая территорию заповедника «Мыс Мартьян») наиболее распространены три группы коричневых почв: коричневые слабокарбонатные на смешанном делювии известняков, конгломератов, глинистых сланцев и песчаников; тёмно-коричневые на делювиальных отложениях – продуктах выветривания известняков; красно-коричневые

(красноцветные типа terra rossa) на элювии и делювии известняков [204, 206, 252].

Почвы Верхнего парка арборетума Никитского ботанического сада характеризуются комковатой или зернисто-комковатой структурой верхних горизонтов, комковато-ореховатой или ореховато-глыбистой структурой метаморфического или техногенно преобразованного горизонта [252].

Насаждения модельных вечнозелёных интродуцентов размещены на агрокоричневых слабокарбонатных сильноскелетных легко- и среднеглинистых почвах на продуктах выветривания глинистых сланцев с примесью известняков. Мощность корнедоступного слоя почвогрунтов в среднем 100-120 см. В слое 0-100 см содержание скелета составляет 24-37 %, объёмная масса мелкозёма колеблется от 1,20 до 1,40 г/см^3 (запасы мелкозёма – 8547-10492 т/га), количество гумуса – от 3 до 5 % (запасы – 193-410 т/га). Содержание физической глины 64-65 %, ила – 29-37 %, азота – 0,16 % (запасы 13,9 т/га), фосфора – 0,17 % (16 т/га), калия – 1,38 % (103,7 т/га). Максимальная гигроскопическая влага в слое колеблется от 6,5 до 8,4 %. Наименьшая влагоёмкость (НВ) по слоям изменяется от 18,5 до 35,2 %, влажность завядания – 8,7-11,3 %. Запасы влаги при НВ – 202-273 мм, доступной для растений влаги при НВ – 1160-1730 м^3/га. Реакция водной суспензии (pH водный) колеблется от 7,5 до 7,9 [252].

Почва опытного участка центрального отделения – тёмно-коричневая, мощная, среднеглинистая, среднещебнистая на щебнисто-каменистом элювии известняка. Плотная почвообразующая порода залегает глубже 120-150 см. В слое 0-100 см содержание скелета составляет 19,9 %, объёмная масса мелкозёма 1,37 г/см^3, запасы мелкозёма – 10974 т/га, количество гумуса – от 3 до 6 %, запасы – 309,5 т/га. Содержание физической глины 78,8 %, ила – 59,4 %, азота – 0,16 % (запасы 17,5 т/га), фосфора – 0,11 % (11,5 т/га), калия – 1,47 % (132,3 т/га). Максимальная гигроскопическая влага в слое колеблется от 6,6 до 7,6 %. Наименьшая влагоёмкость (НВ) изменяется от 21,6 до 25,2 %, влажность завядания – 9,9-11,1 %. Запасы влаги при НВ – 318 мм, а доступной для растений влаги при НВ – 201 мм (2010 м^3/га). Почва не засолена, pH 7,4-8,1 [206].

2.3 Методы исследования

2.3.1 Анализ климатических изменений

Информационной базой для оценки изменений климата Южного берега Крыма явились многолетние ряды инструментальных наблюдений на метеостанциях Ай-Петри, Ялта, Алушта и Никитский сад Крымского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (Таблицы 2.1–2.2).

Таблица 2.1 – Географическое положение метеостанций ЮБК

Название	Координаты		Высота над уровнем моря, м
	Широта	Долгота	
Ялта	44°29'СШ	34°09' ВД	66
Ай-Петри	44°28'СШ	34°05' ВД	1180
Никитский сад	44°31'СШ	34°15' ВД	208
Алушта	44°41'СШ	34°25' ВД	8

Таблица 2.2 – Средняя месячная температура воздуха на ЮБК по периодам

Месяцы	Метеостанция											
	Никитский сад			Ялта			Алушта			Ай-Петри		
	Климатические периоды											
	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
I	3,1	3,4	3,8	3,9	4,3	4,8	2,9	3,5	3,8	–3,6	–3,3	–2,6
II	3,3	2,8	3,8	4,2	3,6	4,7	3,3	2,9	3,8	–3,1	–3,9	–2,1
III	5,3	5,0	6,3	6,0	5,7	7,2	5,3	5,1	6,2	–0,6	–1,0	0,1
IV	10,5	10,3	10,6	10,8	10,6	11,1	10,1	10,1	10,1	4,9	4,9	4,7
V	15,4	15,3	16,3	15,6	15,5	16,8	15,0	15,0	15,8	9,5	9,3	10,6
VI	19,9	19,6	21,2	20,2	20,2	21,9	19,6	19,5	21,0	12,9	13,0	14,2
VII	22,8	23,1	24,5	23,2	23,6	25,1	22,5	23,1	24,2	15,1	15,5	17,1
VIII	22,6	23,0	24,9	23,0	23,5	25,5	22,2	22,8	24,4	14,7	15,1	17,3
IX	18,4	18,2	19,8	19,0	18,8	20,6	17,9	18,0	19,3	10,9	10,8	12,3
X	13,0	13,2	13,8	13,6	13,8	14,6	12,3	12,8	13,3	6,5	6,8	7,2
XI	8,9	7,9	9,4	9,5	8,6	10,1	8,3	7,5	9,0	2,6	1,7	3,5
XII	5,5	5,0	5,6	6,3	5,8	6,4	5,3	4,9	5,3	–1,5	–1,6	–1,2

Примечание – Климатические периоды: 1 – 1961–1990 гг. (климатическая норма, рекомендуемая Всемирной метеорологической организацией [73]); 2 – 1981–2000 гг.; 3 – 2001–2017 гг.

Метеорологические характеристики получены из фондовых материалов Украинского гидрометеорологического центра, агрометеорологических бюллетеней по ЮБК, а также сайта компании ООО «Расписание Погоды», Санкт-Петербург, Россия

[275]. В связи с переносом метеорологической площадки метеостанции Алушта в 2009 г., после 2009 г. данные были приведены к многолетнему периоду при заданном минимальном критическом значении коэффициента корреляции равным 0,85 [226].

Средняя месячная температура воздуха на Южном берегу Крыма по климатическим периодам представлена в таблице 2.2.

Оценку пространственной однородности изменения температуры воздуха проводили на основе анализа пространственно-временных закономерностей поля температуры. Метрикой однородности являлся региональный коэффициент корреляции поля температуры *H*:

$$H = \Sigma(r_{i,j})/n \ , \tag{2.1}$$

где n – число станций в регионе;

$r_{i,j}$ – коэффициент корреляции рядов температуры воздуха на станциях i и j; суммирование ведётся по всем возможным парным комбинациям станций региона [4].

Приведение метеорологических показателей к многолетнему ряду наблюдений агрометеорологической станции Никитский сад по средней месячной температуре воздуха для 18 прекративших работу метеостанций ЮБК сделано методом разности [145, 233]:

$$\bar{B}n = \bar{A}n + \bar{D}n, \tag{2.2}$$

по осадкам для 33 станций и постов – методом отношений:

$$\bar{B}n = \bar{A}n \cdot \bar{K}n, \tag{2.3}$$

где $\bar{D}n = \bar{B}n - An$ – разность средних значений элемента в пунктах *B* и *A* за те *n* лет, за которые имеются наблюдения в обоих пунктах;

$Kn = \bar{B}n/An$ – отношение средних значений элемента в пунктах *B* и *A* за те же *n* лет.

Для оценки условий увлажнения использованы коэффициент увлажнения Н.Н. Иванова-Г.Н. Высоцкого [106] и индекс сухости М.И. Будыко [61].

Коэффициент увлажнения Н.Н. Иванова выражает соотношение между количеством атмосферных осадков (R), выпадающих в данной местности, и испаряемостью ($E_н$) за один и тот же период (год, сезон, месяц). Среднемесячные величины испаряемости определяются по формуле

$$E_{\text{м}} = 0{,}0018 \cdot (t + 25)^2 \cdot (100 - f), \tag{2.4}$$

где t – среднемесячная температура воздуха, °С;

f – среднемесячная относительная влажность воздуха, %.

Сумма величин $E_м$ за год дает годовую величину испаряемости ($E_{\text{г}}$), мм.

Среднегодовую величину $K_{ув}$ определяют делением суммы осадков за год ($\Sigma R_{\text{г}}$) на годовую испаряемость:

$$K_{ув} = \Sigma R_{\text{г}} / E_{\text{г}}. \tag{2.5}$$

Согласно Н.Н. Иванова, для приближенной оценки условий увлажнения используется шкала: 2,0 – избыточное увлажнение; 1,0-2,0 – удовлетворительное увлажнение; 1,0-0,5 – засушливо, недостаточное увлажнение; 0,5 – сухо.

Радиационный индекс сухости М.И. Будыко рассчитан как отношение годового радиационного баланса подстилающей поверхности к сумме тепла, необходимого для испарения годового количества осадков на той же площади [61]:

$$K = B/L \cdot P, \tag{2.6}$$

где B – годовой радиационный баланс, МДж/м^2;

L – скрытая теплота парообразования, МДж/(м^2·мм);

P – годовая сумма осадков, мм.

Классификация условий увлажнения по радиационному индексу сухости: менее 0,45 – избыточно влажное; 0,45-0,8 – влажное; 0,8-1 – оптимальное; 1-2 – умеренно-недостаточное; 2-3 – недостаточное; более 3 – крайне недостаточное.

Расчёт годового радиационного баланса осуществлён по фактическим данным актинометрических наблюдений на агрометеорологической станции Никитский сад, а

также расчётным путем по формуле Э.Г. Коломыц [147], которая позволяет определить величину *B* для ЮБК с достаточной точностью (до 10 %, по нашим данным):

$$B = 378{,}8 \cdot t - 6{,}667 \cdot t^2 - 3180, \quad (2.7)$$

где t – температура июля, °С.

Оценку континентальности климата проводили с помощью комплексного коэффициента Н.Н. Иванова [107], рассчитанного по формуле

$$k = \frac{(A\text{г} + A\text{с} + 0{,}25 \cdot Д_0)}{(0{,}36 \cdot \varphi + 14)} \cdot 100, \quad (2.8)$$

где *A*г – годовая амплитуда температуры воздуха, °С;

*A*с – суточная амплитуда температуры воздуха, °С;

$Д_0$ – дефицит влажности воздуха, гПа;

φ – широта;

0,36φ – характеризует линейную зависимость всех трёх компонентов от широты;

14 – сумма всех компонентов на экваторе.

Оценку трансформации температур воздуха за счёт перераспределения рельефом инсоляции проводили с учетом особенностей радиационного режима склонов различной крутизны и экспозиции на территории ЮБК. Поправочные коэффициенты для склонов южной, юго-восточной, юго-западной, восточной, западной, северо-восточной, северо-западной и северной экспозиций крутизной 10, 20 и 30° были рассчитаны Д.И. Фурса [335] по фактическим данным прямой солнечной радиации, приходящей на горизонтальную поверхность при средних условиях облачности.

Определение дат устойчивого перехода приземной температуры воздуха через заданные пределы проведено по методам, принятым в климатологии [133, 150]. Суммы активных температур за периоды между этими датами рассчитаны как суммы

средних суточных температур воздуха, превышающих установленный биологический минимум температуры (ГОСТ 17713–89) [63].

По рекомендации Всемирной метеорологической организации (ВМО) в качестве нормы принято среднее многолетнее значение рассматриваемой климатической переменной за 1961–1990 гг. (базовый период) [73]. Положительные и отрицательные аномалии (Δ), представленные на графиках временного хода, определены как отклонения наблюдаемых значений от базовой нормы.

При исследовании климатических колебаний были использованы методы: скользящих средних, наименьших квадратов и множественной регрессии [64].

2.3.2 Климатические модели проекта CMIP5

Для уточнения будущих температур на территории ЮБК были использованы данные, предоставленные Международным центром по тропическому сельскому хозяйству (International Centre for Tropical Agriculture, (CIAT)) и Исследовательской программой КГМСХИ по изменению климата, сельскому хозяйству и продовольственной безопасности (CCAFS) [526]. Для получения климатических данных высокого разрешения, выходные данные CMIP5, загруженные с портала МГЭИК, обработаны CCAFS методом статистического даунскейлинга с использованием алгоритма сплайновой интерполяции аномалий (Delta method) [525].

В рамках исторического эксперимента нами была выбрана версия реанализа AgMERRA, содержащая поля непрерывных суточных данных за период 1980-2005 гг., построенных на основе прямых наблюдений сети наземных станций и дистанционного зондирования, проинтерполированных на регулярную пространственную сетку с разрешением 0,5°×0,5° для температуры и 0,25°×0,25° – для осадков [537].

Результаты тестирования климатических моделей семейства CMIP5 по их способности описывать динамику климатических факторов на территории России и сопредельных стран за период 1976–2005 годов [4] позволили выделить для территории Крыма 23 модели, хорошо воспроизводящие тренды всех температурных характеристик (среднегодовой и сезонных температур, суммы температур выше 0 °C). Среди этих моделей нами выбраны пять, которые показали различные

значения равновесной чувствительности климата (от 2,8 до 4,1 °С) при средней величине роста температуры на 3,2 °С, полученной по мультимодельному ансамблю CMIP5 [415] и для каждой на сайте CCAFS имеются результаты сценарных оценок до 2099 г. по основным трём сценариям: RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5 (Таблица 2.3):

1. две модели пекинского климатического центра, Китай (Beijing Climate Centre, China, BCC Model);
2. модель CM4 V1 Института Лапласа, Франция (Institute Pierre-Simon Laplace IPSL/LMD/LSCE);
3. модель MIROC3.2 со средним разрешением, Япония (CCSR/NIES/FRCGC, MIROC3.2, medium resolution);
4. модель института Макса Планка, Германия (Max Planck Institute for Meteorology, Germany, ECHAM5 / MPI OM) MPI.

Таблица 2.3 – Краткая характеристика климатических моделей CMIP5 для построения климатической проекции на территории ЮБК

Код модели	Организация	Код организации, версия модели	Горизонтальное разрешение	РЧК, °С
BCC	Beijing Climate Center, China Meteorological Administration	BCC-CSM1.1 [590]	~ 2,8° × 2,8°	2,8
		BCC-CSM1.1(m) [589]	~1,13° × 1,13°	2,9
IPSL	Institute Pierre-Simon Laplace (IPSL)	IPSL-CM5A-LR [406]	~1,9° × 3,75°	4,1
MIROC	University of Tokyo, Japanese National Institute for Environmental Studies (NIES), and Japan Agency for Marine-Earth Science and Technology (JAMSTEC)	MIROC-ESM-CHEM [578]	~2,8° × ~2,8°	–
MPI-M	Max Planck Institute (MPI) for Meteorology	MPI-ESM-MR [427]	~1,9° × 1,875°	–

Примечание – РЧК – равновесная чувствительность климата (увеличение глобальной температуры воздуха, полученное по моделям климата при сценарии удвоения концентрации CO_2), °С

Суточные данные метеовеличин за исторический период (1980–2005 гг.) и результатов климатического моделирования CMIP5 (2015–2099 гг.) с выполненной коррекцией смещения на основе данных реанализа [525] в ближайших к координатам метеорологических станций ЮБК узлах регулярной

сетки по запросу были предоставлены в формате «txt». Сеточный архив AgMERRA достаточно хорошо согласуется с данными наблюдений на метеорологических станциях ЮБК за исторический период. Рассчитанные коэффициенты парной корреляции между среднемесячными и годовыми данными реанализа и данными инструментальных наблюдений на метеорологических станциях для температуры воздуха в основном находились в пределах 0,78-0,98, а для осадков – 0,73-0,95. На основе сравнения данных реанализов с рядами инструментальных наблюдений на метеорологических станциях за совместный исторический период, были получены величины систематических погрешностей, связанные с орографией положения станций в горных районах. По результатам сравнения также была выполнена коррекция данных моделирования с учетом систематической погрешности [109].

Для проекции климатических изменений был применён ансамблевый метод, усредняющий результаты расчётов моделей [398]. Выбор метода построения ансамблевой климатической проекции обусловлен уменьшением неопределенности климатических проекций при осреднении по нескольким моделям, объединённым в ансамблевую проекцию, за счёт частичной компенсации случайных погрешностей, которые присущи каждой индивидуальной модели [48, 360, 486].

2.3.3 Проекция климатических изменений

Тестирование моделей проекта CMIP5 согласно их способности воспроизводить данные наблюдений проведено за совместный период 1980–2005 гг. За верхнюю границу периода сравнения принят год окончания серии исторических расчётов CMIP5, одинаковый для всех моделей. Мерой сравнения служили два показателя: отклонение между средними многолетними температурами по данным наблюдений и по модели (Δt), а также коэффициент парной корреляции (r) между ними. Результаты сравнения данных наблюдений и моделирования в качестве примера приведены для агрометеостанции Никитский сад (Таблица 2.4). Сравнение фактических и смоделированных норм для остальных трёх метеостанций было проведено аналогичным образом.

Таблица 2.4 – Результаты сравнения данных наблюдений и моделирования за совместный период по агрометеостанции Никитский сад

Месяцы	Δt	Модели					
		BCC-CSM1.1(m)	BCC-CSM1.1	IPSL-CM5A-LR	MIROC-ESM-CHEM	MPI-ESM-MR	Ансамбль моделей
Январь	–5,7	0,11	0,24	0,07	0,24	0,30	0,44
Февраль	–5,2	0,08	0,01	–0,19	0,12	0,13	0,14
Март	–4,5	0,02	0,22	–0,09	0,14	–0,12	–0,12
Апрель	–4,3	0,30	–0,12	0,40	0,33	0,27	0,43
Май	–4,6	0,42	0,26	–0,14	0,13	–0,36	0,13
Июнь	–4,7	–0,08	–0,32	–0,06	–0,02	–0,23	–0,16
Июль	–5,1	0,35	0,16	0,36	0,11	0,21	0,44
Август	–5,3	0,47	0,14	0,49	–0,11	0,03	0,41
Сентябрь	–5,1	0,02	–0,18	0,33	0,04	0,01	0,09
Октябрь	–5,1	–0,11	0,28	0,20	–0,26	–0,05	–0,10
Ноябрь	–5,2	0,37	0,32	0,53	0,02	–0,32	0,35
Декабрь	–5,5	–0,31	0,11	–0,27	–0,07	–0,23	–0,28

Полученные результаты свидетельствуют о том, что средние значения, рассчитанные по моделям, систематически ниже, чем по данным наблюдений с отклонениями от 5,7 °С в январе до 4,3 °С в апреле, а ансамбль из моделей дает более близкую к наблюдениям оценку, чем любая отдельно взятая модель. По результатам сравнения была выполнена коррекция данных моделирования с учетом систематической погрешности [109]. Невысокие значения коэффициентов корреляции указывают на несовершенство климатических моделей и на то, что они пока могут быть использованы только для получения климатических средних за период [134, 221].

2.3.4 Моделирование фенодинамики растений и оценка экологических условий местообитаний

Для параметризации фенологических моделей использованы результаты фенологических и метеорологических наблюдений (данные агрометеостанции Никитский сад за 1935–2017 гг.), а также данные фенологических наблюдений из «Летописей природы» природного заповедника (ООПТ) «Мыс Мартьян» (1974–2017 гг.). Наблюдательные участки расположены на территории центральной части ЮБК в районе

Никитского ботанического сада (44°31'СШ, 34°15' ВД) в непосредственной близости от агрометеорологической площадки (на расстоянии менее 400-500 м).

Репрезентативные суточные данные метеорологических характеристик за 1935-2017 гг. и исходные данные фенологических наблюдений из различных архивных документов агрометеостанции и «Летописей природы» были собраны в единую специализированную базу данных электронной таблицы Excel.

В течение последних 25 лет, с 1993 по 2017 гг. (за исключением *Juniperus excelsa, Juniperus deltoides и Arbutus andrachne*), наблюдения за *Quercus pubescens, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica, Syringa vulgaris, Rosa canina, Tilia cordata, Thymus vulgaris, Thymus mastichina* велись автором. Фенологические наблюдения проведены по единой методике [243] на постоянных участках и объектах, а накопленной базой данных обеспечено соблюдение принципа единственного различия – меняющегося климатического режима местности [279].

Для нахождения связей между сроками наступления весенних фенофаз растений и климатическими факторами были использованы шесть фенологических моделей. В числе этих моделей были простейшие, основанные на суммировании температур, превышающих заданный минимум (порог) от определенной даты до наступления фенологического явления и более сложные, дополнительно учитывающие потребность растения в накоплении единиц охлаждения, необходимых для завершения органического покоя: M1 (GDD_{DOY}) [383, 442], M2 (BC_{DOY}) [368], M3 (SIG_{DOY}) [494], M4 (UNI) [380], M5 (SEQ) [436, 544], M6 ($SEQBC_{DOY}$) [436, 368].

Для тестирования фенологических моделей использованы данные нечётных годов, а для валидации – чётных. Датой наступления фазы развития считался день её наступления не менее чем у 50 % в выборке из 10-20 экземпляров растений каждого вида [243].

Сравнение точности аппроксимации моделей осуществлено при помощи четырёх индексов: коэффициента детерминации (R^2), корня из среднеквадратичной ошибки (Root Mean Squared Error – *RMSE*), скорректированного информационного критерия Акаике (AIC_c) и смещения (Bias) [376, 426].

В качестве модельных объектов были выбраны семь древесно-кустарниковых видов растений, являющихся для экосистемы ЮБК одними из основных аборигенных

лесообразующих пород [43], три панареальных вида-феноиндикатора, представляющих наибольший интерес для оценки и прогнозирования состояния геосистемы при изменении климата и два вида тимьяна, представляющих интерес как эфиромасличные и декоративные растения для Юга России (Таблица 2.5).

Модельные объекты среди видов растений в естественных и антропогенных ландшафтах ЮБК выделялись по степени их массовости и доступности для наблюдений, репрезентативности многолетних непрерывных рядов фенологических данных для построения фенологических моделей и анализа климатогенной динамики растений.

Таблица 2.5 – Годы многолетних фенологических наблюдений за модельными видами растений

Вид	Фенологическая фаза	
	Развертывание листьев	Начало массового цветения
Quercus pubescens	1937–2017	1936–2017
Cornus mas	1954–2017	1937–2017
Carpinus orientalis	1957–2017	1947–2017
Sorbus domestica	1965–2017	1946–2017
Juniperus excelsa	–	1974–2017
Juniperus deltoides	–	1974–2017
Arbutus andrachne	–	1936–1962; 1974–2017
Syringa vulgaris	1953–2017	1937–2017
Rosa canina	1954–2017	1947–2017
Tilia cordata	1953–2017	1937–2017
–	Весеннее отрастание, бутонизация, цветение, летне–осеннее отрастание	
Thymus mastichina	1980–2010	
Thymus vulgaris	1970–2017	

Хронобиологический анализ выполнен по методике М.А. Проскурякова [279]: для количественного исследования фазы развития растений рассматривались как хронобиологическая процессуальная система, которая при изменении климата имеет определенную последовательность состояний во времени. При выявлении климатогенной компоненты для фильтрации шума, обусловленного колебаниями погодных условий и других факторов в период следующих друг за другом лет наблюдений, применён корреляционный и регрессионный анализ. Учитывая

нелинейный характер реакции растений на изменение климата, для оценки тесноты (силы) связи использован не коэффициент корреляции (r), а корреляционное отношение (η_{yx}) и коэффициент детерминации (d_{yx}). При η_{yx} = 0,5÷0,6 связь считали средней; $\eta_{yx} < 0,5$ – слабой, при $\eta_{yx} \geq 0,7$ – сильной [279].

В качестве косвенного индикатора (дополнительного теста) для оценки наличия и устойчивости тренда был использован показатель Хёрста [446]:

$$H = \log(R / S) / \log(aN), \qquad 2.9$$

где H – показатель Хёрста;

R – размах накопленного отклонения;

S – среднеквадратическое отклонение ряда наблюдений;

a – константа.

Если H имеет значение 0,5 – временной ряд состоит из последовательности случайных независимых событий, настоящее не влияет на будущее. Ряд, имеющий тенденцию сохранять предыдущее состояние (персистентный или трендоустойчивый), превышает 0,5 и сила тренда тем сильнее, чем ближе H к единице. Если же ряд склонен к изменению существующей тенденции, то он является антиперсистентным (антитрендовым) и экспонента будет лежать в диапазоне от 0 до 0,5.

Для сравнительного анализа экологических условий местообитаний *Quercus pubescens*, *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides*, *Arbutus andrachne*, *Cornus mas*, *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica*, использованы унифицированные 100-балльные шкалы экологических факторов базы данных «Экодата», которая содержит унифицированную информацию о размещении видов вдоль градиентов факторов-ресурсов и факторов-условий [151–154]. В их основе лежат идеи Л.Г. Раменского и Д.Н. Цыганова [291, 340].

Степень расхождения между экологическим оптимумом данного вида и экологическими условиями, реально существующими в конкретном анализируемом местообитании, оценивали с помощью коэффициента удовлетворённости условий среды (D), который вычисляли для каждого фактора по формуле

$$Di = |Li – O|, \quad 2.10$$

где Di – разница значений экологического фактора Li в анализируемых местообитаниях с оптимальным значением данного фактора;

O – оптимальное значение данного фактора [102].

2.3.5 Исследования эффективности использования световой энергии, водного режима и устойчивости к гидротермическому стрессу вечнозелёных интродуцентов

Исследования экофизиологической реакции вечнозелёных декоративных видов растений на воздействие факторов окружающей среды проведены в 2015–2016 гг. в полевых условиях, а также на территории Верхнего парка арборетума Никитского ботанического сада (НБС–ННЦ) непосредственно в местах произрастания растений, на опытном участке, расположенном на территории центрального отделения НБС–ННЦ и в условиях теплицы.

Интенсивность CO_2-газообмена листьев определены с 3-кратной повторностью на хорошо развитых интактных листьях верхней части побега [195, 497, 567], каждые 15-20 мин. Для производства измерений использована автоматическая 4-канальная система открытого типа для мониторинга CO_2-обмена и транспирации листьев «Монитор фотосинтеза РТМ-48А» (Bioinstruments S.R.L., Молдова) [15, 16]. Измерения проведены при естественной концентрации CO_2 в воздухе около 0,04 %. Для измерения параметров окружающей среды: температуры (°С) и влажности воздуха (%), фотосинтетически активной радиации (ФАР), применены датчики Метео-модуля RTH-48, подключённые к цифровому входу системы РТМ-48А. Для измерения влажности почвы (%) использован датчик SMS-5M, температуры листа (°С) – LT-1P, относительной скорости сокодвижения в стебле (от. ед.) – датчик сокодвижения SF-5P. Эти датчики подключены к аналоговым входам РТМ-48А [195]. Для измерения верхушечного роста побегов (мм) использован ауксанометр SA-20P (автономный датчик фитомонитора PM-11z (Bioinstruments S.R.L., Молдова)) [195].

Для характеристики CO_2-газообмена листа использованы значения скорости видимого фотосинтеза (P_N, мкмольCO_2/(м^2·с)), суммарного дыхания

(R_{total}, мкмольCO_2/(м^2·с)), темнового дыхания (R_D, мкмольCO_2/(м^2·с)), фотодыхания (R_{PR}, мкмольCO_2/(м^2·с)), устьичной проводимости (g_s, мм/с) листа, транспирации (E, мг H_2O/(м^2·с)) в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль/(м^2·с), а также при светопотоке ФАР выше 600 мкмоль/(м^2·с) для *Nerium oleander*, для *Laurus nobilis* – 350-1550 мкмоль/(м^2·с), для *Aucuba japonica variegata* – 300-1450 мкмоль/(м^2·с) [195].

При исследовании зависимости скорости видимого фотосинтеза P_N от интенсивности света измерения CO_2-газообмена проведены в диапазоне ФАР от 0 до 2000 мкмоль/(м^2 · с). Экспериментальные измерения в полевых условиях и в теплице проведены в солнечные, преимущественно ясные дни. Для сравнения измеренных и рассчитанных фотосинтетических параметров были выбраны четыре различные, хорошо описанные в литературе, математические выражения P_N/I-кривой: модифицированная модель Михаэлиса-Ментен [126]; модель гиперболического тангенса [457, 519]; модифицированная модель прямоугольной гиперболы, способной описывать фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой [592] и модифицированная модель непрямоугольной гиперболы [99, 100, 195]. При подборе аппроксимирующей функции P_N/I-зависимости использован метод наименьших квадратов модуля «Углубленные методы анализа / нелинейное оценивание» в системе Statistica. Все расчёты произведены при заданном уровне значимости $p < 0{,}05$ [195].

При исследовании водного режима и устойчивости к гидротермическому стрессу полив опытных растений прекращали в период их активного роста после завершения формирования первых молодых листьев по площади и биомассе. Влажность почвы в сосудах с контрольными растениями поддерживали на уровне, соответствующей увлажнению 60-90 % от наименьшей влагоёмкости почвы (НВ).

2.3.6 Эколого-биологические исследования эфироносов

Для проведения работы по изучению исходного материала тимьянов были применены полевые опыты в комплексе с лабораторными исследованиями [75]. Опыты закладывались по методике, принятой для питомника исходного материала и селекционного питомника в селекции эфиромасличных культур [304]. Методика полевых экспериментальных исследований соответствовала требованиям к

агрометеорологическим наблюдениям, разработанным в системе Госкомгидромета. Методики микроклиматических и фитоактинометрических исследований, изложены в соответствующих руководствах [133, 231, 308].

Схема посадки растений на опытном участке: 0,4 х 0,8 м.

Наблюдения за сезонным циклом роста и развития тимьянов вели на 10-20 модельных растениях. Фенологические наблюдения в 1995–2017 гг. проводили по общепринятой методике И.И. Бейдеман [22] и методике, разработанной нами для тимьянов [244].

Растения исследованы по биоморфологическим и хозяйственно-ценным признакам (урожайность сырья, массовая доля и компонентный состав эфирного масла). Материалом исследования служила надземная часть сырья. Параллельно велись наблюдения за абиотическими факторами среды. Изучения проводили по методике, принятой в лаборатории ароматических и лекарственных растений [124]. Растения произрастают на интродукционно-коллекционном участке НБС–ННЦ с одинаковыми почвенными и микроклиматическими условиями и на одинаковом агротехническом фоне. Участок расположен в Западном южнобережном субтропическом агроклиматическом районе (по классификации В.И. Важова) [35], находится на южном макросклоне Крымской гряды. Почва участка – коричневая, среднегумусированная, карбонатная, мощная, легкоглинистая. Почвообразующей породой являются серовато-бурые делювиальные легкоглинистые отложения (продукты выветривания глинистых сланцев и известняков). Плотная почвообразующая порода залегает глубже 2-х метров, мощность аккумулятивного перегнойного горизонта колеблется от 50 до 60 см и он имеет коричневую или тёмно-серую окраску с комковатой структурой. Содержание скелета в слое 0-100 см составляет 22,6 %. В верхнем горизонте преобладает хрящ (частицы размером менее 1 см), а в нижележащих горизонтах преобладает щебень (частицы более 1 см). Объёмная масса мелкозёма 1,51 г/см^3, запасы мелкозёма – 11680 т/га, количество гумуса – от 3 до 5 %, запасы – 440 т/га. Содержание физической глины 54,6 %, ила – 23,8 %, азота – 0,15 % (запасы 17 т/га), фосфора – 0,14 % (20 т/га). Максимальная гигроскопическая влага колеблется от 7,3 до 8,0 %. Наименьшая влагоёмкость в слое 0-50 см изменяется от 20,9 до 22,2 %, а в слое 50-100 см – от 22,2 до 30,0 %.

Влажность завядания по слоям колеблется от 7,0 до 11,2 % . Запасы влаги при НВ в слое 0-50 см – 163 мм (доступной – 122 мм), в слое 0-100 см – 365 мм, доступной 283 мм (2830 $м^3$/га). Почва практически не засолена, токсичных для растений солей не обнаружено, pH 7,5-7,8% [256].

Массовая доля эфирного масла определена методом гидродистилляции на аппаратах Клевенджера из свежесобранного сырья и рассчитана на абсолютно сухую массу растительного сырья [232]. Для исследования компонентного состава эфирного масла применён метод газожидкостной хроматографии на приборе Хром – 41, а также на хроматографе Agilent Technology 6890N с масс-спектрометрическим детектором 5973N. Условия проведения анализа: хроматографическая колонка кварцевая, капиллярная HP 5MS. Температура испарителя 250 °С. Газ-носитель – гелий. Скорость газа носителя 1 мл/мин. Ввод пробы с делением потока 1/50. Температура термостата линейно программировалась от 50 до 220 °С со скоростью 3 °С/мин. Температура детектора и испарителя 250 °С. Идентификация компонентов эфирных масел проведена по результатам поиска полученных в процессе хроматографирования масс-спектров химических веществ, входящих в исследуемые смеси, с данными библиотеки масс-спектров NIST02 (более 174000 веществ) [228]. По результатам контрольных анализов эфирных масел с набором нормальных алканов рассчитаны индексы удерживания компонентов [458].

Статистическая обработка экспериментальных данных проведена с помощью пакетов программ (MS Excel2010, Statistica10), которые включают стандартные методы обработки рядов наблюдений на основе математической статистики, с использованием анализов: дисперсионного, регрессионного, корреляционного, а также локально-взвешенной регрессии и графических методов. Значимость полученных оценок проверялась путём расчета стандартных критериев [67, 229, 318, 320].

РАЗДЕЛ 3
РЕТРОСПЕКТИВНЫЙ АНАЛИЗ И ПЕРСПЕКТИВНАЯ ОЦЕНКА РЕГИОНАЛЬНЫХ ОСОБЕННОСТЕЙ ИЗМЕНЕНИЙ КЛИМАТА

Анализ работ, посвященных проблеме глобального потепления, показал, что изменение климата неоднородно как в пространстве, так и во времени [72, 73, 453]. В связи с этим, в последние годы значительно возрос интерес к межгодовым длительным колебаниям климата на региональном и локальном уровнях. Именно такой подход позволяет выявить и проанализировать локальные проявления глобального изменения климата, оценить воздействия этих изменений на элементы и все отрасли народного хозяйства, эффективно реагировать и наиболее рационально использовать климатический потенциал территории при планировании путей формирования устойчивого развития конкретного региона.

3.1 Оценка временных и пространственных закономерностей формирования климата Южного берега Крыма

Климатические особенности Южного берега Крыма наиболее полно были описаны в работах А.В. Пенюгалова [262], позднее в работах сотрудников Главной геофизической обсерватории [137], Никитского ботанического сада и агрометеостанции Никитский сад [36, 98, 322]. В 50-е годы микроклимат ЮБК исследовали учёные Украинского научно-исследовательского гидрометеорологического института [343], в 60-е годы гидротермический режим Южнобережья описан в работе сотрудников морской гидрометеорологической станции Ялта [97], в 80-е годы под редакцией доктора географических наук, профессора К.Т. Логвинова и кандидата географических наук М.Б. Барабаш вышла монография «Климат и опасные гидрометеорологические явления Крыма», в которой уделяется большое внимание климату ЮБК [135]. Следует отметить, что микроклиматические исследования территории Никитского ботанического сада [8, 36, 125, 157, 322] хотя и охватывают небольшую территорию, отличаются от многих работ своей растениеводческой направленностью и большой

детализацией благодаря густой временной наблюдательной сети. В итоге этих исследований была построена крупномасштабная карта морозоопасности территории Никитского ботанического сада [322, 334].

При описании климата ЮБК и его микроклиматических особенностей [97, 135, 137, 262, 343] в основном использовались обобщенные за 1869–1961 гг. материалы наблюдений нескольких десятков метеостанций и постов (Рисунок 3.1, Приложение А, Таблица А.1).



Метеостанции: 1 – Симеиз, курорт; 2 – Алупка-Сара; 3 – Ай-Петри; 4 – Мисхор; 5 – Тюзлер; 6 – Ай- Тодор, маяк; 7 – Эриклик; 8 – Ливадия; 9 – Ялта, табачная; 10 – Ялта, порт; 11 – Никитская дача; 12 – Долоссы; 13 – Магдус; 14 – Магарач; 15 – Никитский сад; 16 – А Никитский сад (Мартьян); 17 – Крымгосзаповедник; 18 – Гурзуф;

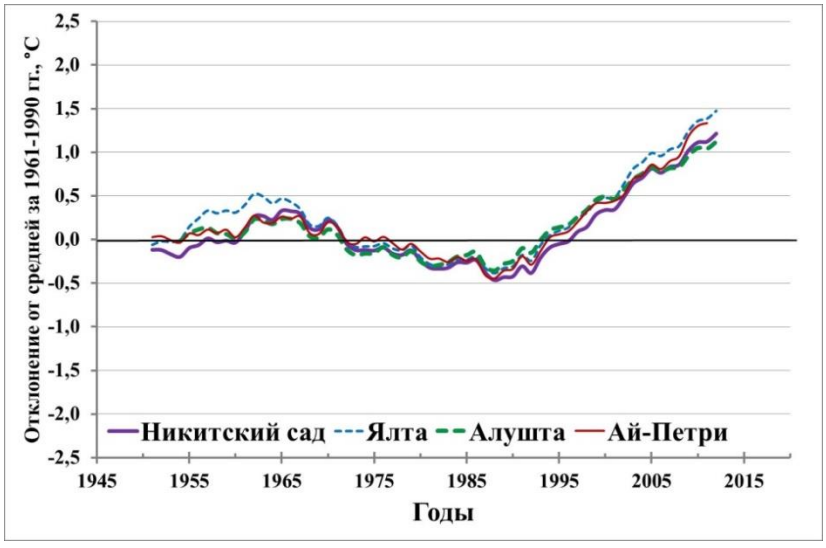
посты: 19 – Симеиз, обсерватория; 22 – Алупка, Иванисова роща; 23 – Учан-Су, шоссейная казарма; 24 – Водопад Учан-Су; 25 – Чехово, верхняя; 26 – Ливадийская молочная ферма; 27 – Чехово, нижняя; 28 – Ялта, туберкулезный институт; 29 – Красный Камень; 30 – Яй-Ян; 31 – Даниловка; 32 – Запрудное; 33 – Артек.

Рисунок 3.1 – Схема расположения метеорологических станций и постов на Южном берегу Крыма

В настоящее время на ЮБК регулярные многолетние инструментальные наблюдения за метеорологическими и агрометеорологическими элементами осуществляют три метеостанции Крымского управления по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды (ФГБУ «Крымское УГМС»). Это – морская гидрометеорологическая станция Ялта, агрометеорологическая станция Никитский сад, на восточной границе – метеостанция Алушта; в горах непосредственно над ЮБК действует метеостанция Ай-Петри (Таблица 2.1).

Высокая теснота корреляционной связи рядов температуры воздуха (сезонных и среднегодовой) между метеорологическими станциями Южного берега Крыма указывает на пространственную однородность изменений температуры (Таблица 3.1). Среднее значение коэффициентов корреляции находится в пределах 0,87-0,96. Значения коэффициентов корреляции для осадков несколько ниже.

На рисунках 3.2 и 3.3 представлены сглаженные 11-летним скользящим фильтром ряды аномалий средней годовой и сезонной температуры воздуха за период с 1946 по 2017 гг. по отношению к норме тридцатилетия 1961–1990 гг. Показателен относительно узкий диапазон, в который попадают значения аномалий на разных станциях ЮБК.



Аномалии рассчитаны как отклонения от нормы за 1961–1990 гг.

Рисунок 3.2 – Сглаженные (11-летнее скользящее осреднение) аномалии средней годовой температуры воздуха по метеостанциям Южного берега Крыма

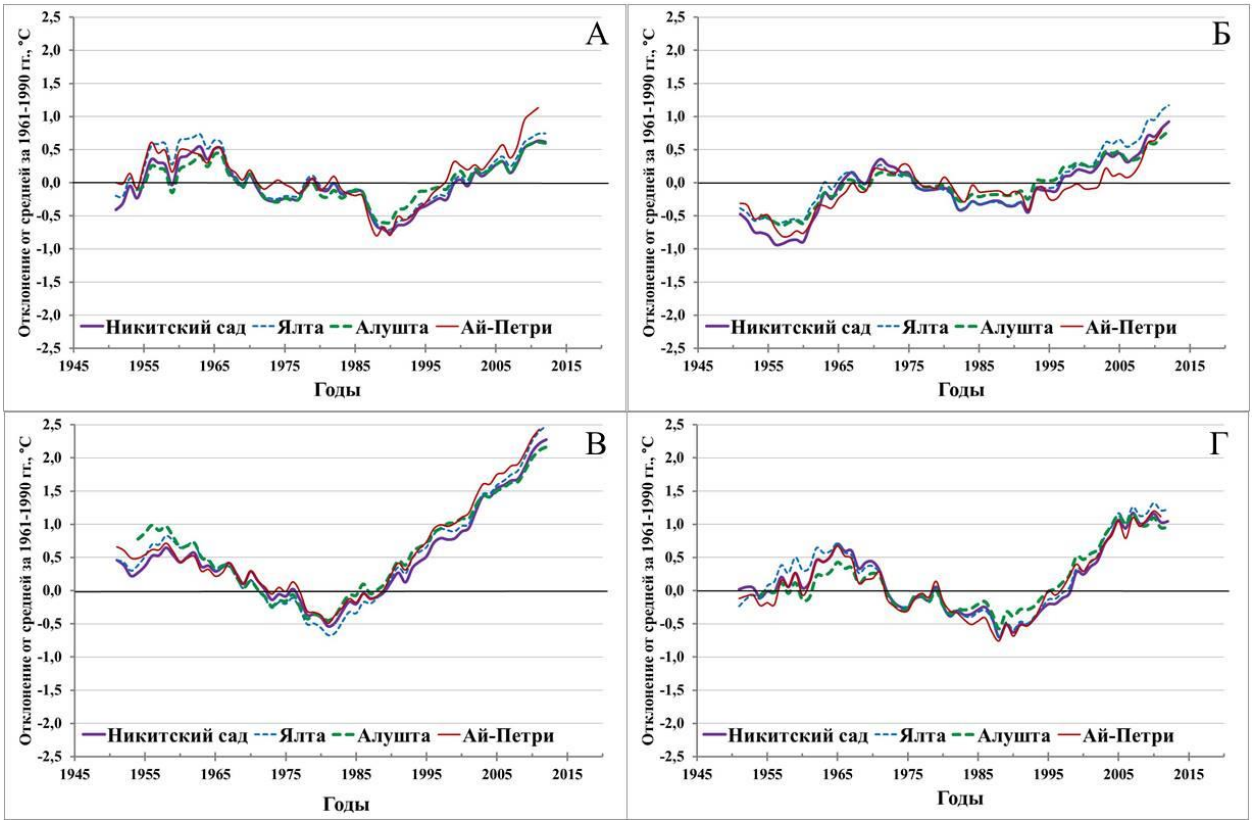
Таблица 3.1 – Коэффициенты корреляции между зафиксированными на разных метеостанциях ЮБК значениями сезонных и среднегодовых температур воздуха и сумм осадков, рассчитанные для периода 1946–2017 гг.

Метеорологические станции	Сезоны				
	Зима	Весна	Лето	Осень	Год
Температура воздуха					
Никитский сад–Алушта	0,97	0,92	0,94	0,93	0,76
Никитский сад–Ялта	0,99	0,98	0,99	0,99	0,98
Никитский сад–Ай-Петри	0,89	0,89	0,98	0,91	0,95
Алушта–Ялта	0,96	0,95	0,96	0,94	0,81
Алушта–Ай-Петри	0,88	0,85	0,93	0,88	0,77
Ялта–Ай-Петри	0,88	0,87	0,97	0,91	0,94
Среднее по региону	0,93	0,91	0,96	0,93	0,87
Осадки					
Никитский сад–Алушта	0,82	0,81	0,74	0,82	0,81
Никитский сад–Ялта	0,91	0,91	0,80	0,90	0,93
Никитский сад–Ай-Петри	0,84	0,77	0,58	0,85	0,85
Алушта–Ялта	0,79	0,82	0,63	0,68	0,80
Алушта–Ай-Петри	0,76	0,78	0,51	0,62	0,79
Ялта–Ай-Петри	0,91	0,86	0,76	0,91	0,90
Среднее по региону	0,84	0,83	0,67	0,80	0,85

При анализе климата кроме районирования не менее важную роль играет дискретизация во времени, под которой понимается определение границ климатических периодов, характеризуемых общностью статистических характеристик метеорядов [6]. Сравнение трёх типов изменчивости приземной температуры воздуха для регионов России (в виде стационарного временного ряда, линейного тренда и ступенчатых изменений) показало, что из трёх этих моделей наилучшая для описания динамики температуры воздуха в современный период, охватывающий несколько последних десятилетий, – модель временного ряда в виде линейного тренда [5]. Оценки нижней границы этого периода, показали, что рост средней годовой температуры воздуха на ЮБК стал отчетливо проявляться с 1988 г. (Рисунок 3.2).

Однако проявление современного глобального потепления в отдельные сезоны года происходило неравномерно. Начало периода потепления на ЮБК охарактеризовалось повышением летних температур с 1982 г. Начало роста температур зимой и осенью наблюдается с 1988 г., и только после 1991 г. – весной (Рисунок 3.3). Наибольшие темпы роста температур отмечены в летний сезон. После

2006 г. возросла скорость повышения температур в весенний сезон и замедлилась – в осенний. С 2010 г. наметилась стабилизация температур в зимний период.



Аномалии рассчитаны как отклонения от нормы за 1961–1990 гг.

Рисунок 3.3 – Сглаженные (11-летнее скользящее осреднение) аномалии средней сезонной температуры воздуха по метеостанциям Южного берега Крыма: А – зима; Б – весна; В – лето; Г – осень

Полученные результаты анализа свидетельствуют о наличии единых временных закономерностей формирования климата на территории ЮБК, что значительно упрощает задачу изучения, моделирования, реконструкции недостающих данных и прогнозирования климатических изменений.

В связи с высокой пространственной связанностью температуры воздуха и небольшой площадью рассматриваемой территории, существует потенциальная возможность привести все ряды наблюдений к одинаковому и продолжительному периоду [4, 272]. Из всех станций, расположенных на побережье, в климатическом плане наиболее интересны данные агрометеостанции Никитский сад, так как её метеоплощадка с 1929 г. не переносилась. Использование материалов наблюдений

этой станции дало нам возможность сделать приведение метеорологических показателей других станций, в том числе уже прекративших наблюдения, к обобщенному за 1929–2005 гг. ряду метеорологических измерений [333, 336].

Потепление климата на территории Крымского полуострова чётко прослеживается с 1988–1989 гг. [257] и продолжается до сих пор. Для отображения реальных эколого-климатических ресурсов территории, по данным агрометеостанции Никитский сад за 1990–2014 гг. были уточнены тенденции изменения условий тепло- и влагообеспеченности ЮБК за последние четверть века [272]. Тем самым была существенно дополнена климатическая характеристика ЮБК.

Приведение климатических показателей 18 метеорологических станций (Приложение А, Таблица А.1) и 15 постов, расположенных на разных высотах над уровнем моря и различных формах рельефа, позволяет по данным агрометеостанции Никитский сад дать более надежную характеристику тепло- и влагообеспеченности территории ЮБК с учетом ее микроклиматических особенностей [333].

Разности средних многолетних значений температуры воздуха ($_{\Delta}$t, °С) и отношения осадков ($\overline{K}_n$) (Приложение А, Таблицы А.2–А.3) позволяют по данным опорной станции вычислить средние значения температур воздуха и осадков для всех перечисленных станций. Значения метеорологических элементов на любой высоте в районе Большой Ялты можно вычислить, используя величины рассчитанных вертикальных градиентов [272, 333].

По приведенным значениям температуры воздуха были определены средние многолетние даты устойчивого перехода температуры воздуха через 0, +5, +10, +15 и +20 °С в начале и в конце вегетации растений, по ним нами рассчитана продолжительность периода с температурами выше этих пределов и подсчитаны суммы активных и эффективных температур нарастающим итогом в течение года [272].

3.2 Ретроспективный анализ изменений климата Южного берега Крыма

Изучение климата Южного берега Крыма началось со дня основания Никитского ботанического сада в 1812 году [10]. В Сад поступали растения, семена

из ботанических садов Европы, Азии, Африки, Америки, Австралии. Их изучение, размножение и селекция новых сортов требовали знания климата побережья и микроклиматических особенностей отдельных участков. В 1890 году в урочище Магарач, ранее принадлежащем Никитскому ботаническому саду, была открыта стационарная метеорологическая станция, а в 1909 году – непосредственно в Никитском саду, на высоте 92 м над уровнем моря. В 1929 году её метеоплощадка была перенесена на юго-западный склон возвышенности Мартьян на 116 м выше. Метеоплощадка с 1929 года находится на одном и том же месте, поэтому данные особенно ценны при изучении вопроса об изменении климата [336]. В настоящее время станция называется агрометеостанция «Никитский сад». Гидрометеорологическая информация агрометеостанции вполне репрезентативна на ЮБК для нижнего высотного пояса южного макросклона Главной гряды Крымских гор с западными вариантами субсредиземноморских ландшафтов, а также для основной зоны произрастания вечнозеленых интродуцентов, древесных экзотов, высококачественного винограда, субтропических, южных плодовых и эфирномасличных культур.

В наши дни в арборетуме Никитского ботанического сада произрастают около 2000 видов, сортов, форм древесных растений, интродуцированных из разных природных зон. Многие культуры широко используются в практике зеленого строительства и растениеводства [8]. Интродукция высокодекоративных видов и форм позволила создать пышные красивоцветущие вечнозелёные насаждения, придающие Южному берегу Крыма неповторимый колорит. Успешная адаптация ценных экзотов, реконструкция старых парков, проектирование и закладка новых, прогнозная оценка реакции видов растений и элементов экосистем на изменения климата невозможны без учета агроклиматических и микроклиматических особенностей территории, а также динамики и тенденции изменений климатических факторов.

Проведенный анализ изменения среднегодовой температуры воздуха по десятилетиям в описываемом районе показал, что самая низкая среднегодовая температура воздуха +12,1 °С была в 1941–1950 гг. Самая высокая – в 2001–2010 гг. В этот период средние месячные температуры воздуха в июле, августе и сентябре были значительно выше, чем в предшествующие десятилетия, что и способствовало

росту среднегодовой температуры до +13,2 °С. За 2011–2017 гг. среднегодовая температура воздуха равнялась +13,5 °С.

Средняя многолетняя температура воздуха в январе и феврале составляет +3,2 °С, в июле и августе – +23,4…+23,2 °С (Таблица 3.2). Самая низкая средняя месячная температура за все годы наблюдений отмечена в феврале 1954 года (–2,5 °С), самая высокая +27,4 °С – в июле 2001 года и августе 2010 года. Благодаря утепляющему влиянию Чёрного моря, в осенние месяцы температура воздуха намного выше, чем в весенние (температура в сентябре выше, чем в мае на 3,3 °С).

Таблица 3.2 – Средняя месячная и годовая температура воздуха (°С) по периодам и десятилетиям

Период	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
1930–2017 гг.	3,2	3,2	5,1	10,2	15,4	20,1	23,4	23,2	18,7	13,4	8,8	5,4	12,5
σ	1,6	1,5	1,4	1,3	1,2	1,2	1,3	1,2	1,2	1,4	1,5	1,4	0,6
1931–1940 гг.	3,0	2,8	5,3	9,6	14,7	20,1	24,1	23,1	18,9	14,1	9,0	4,9	12,5
σ	1,8	1,1	1,4	0,8	1,2	1,0	1,6	0,7	1,4	1,3	1,5	1,6	0,7
1941–1950 гг.	1,6	3,1	4,0	10,1	15,8	20,2	22,7	22,9	18,8	12,5	8,5	5,3	12,1
σ	2,2	1,2	1,3	1,6	1,3	1,2	1,0	1,0	1,2	1,6	1,6	1,9	0,6
1951–1960 гг.	4,1	2,9	4,0	9,5	14,6	19,8	23,3	23,4	18,4	13,3	8,4	5,8	12,3
σ	1,3	2,3	0,8	1,0	1,0	1,2	0,7	0,8	1,9	2,1	2,0	1,7	0,5
1961–1970 гг.	3,2	3,7	5,4	10,6	15,4	20,1	23,1	22,8	18,7	13,4	10,0	6,1	12,7
σ	1,4	1,5	1,1	1,5	1,3	1,0	1,0	1,1	0,5	1,5	0,9	0,9	0,5
1971–1980 гг.	2,3	3,4	5,5	10,6	15,3	20,1	22,5	22,3	18,2	12,7	8,7	5,3	12,2
σ	1,7	1,8	0,9	1,2	1,0	1,5	1,0	1,3	1,1	1,5	0,9	1,0	0,5
1981–1990 гг.	3,7	2,8	5,0	10,2	15,4	19,3	22,7	22,7	18,4	13,0	7,9	5,1	12,2
σ	1,0	1,4	1,5	1,4	1,0	0,8	1,1	1,2	1,1	0,9	1,1	1,2	0,5
1991–2000 гг.	3,1	2,8	5,0	10,4	15,2	19,9	23,6	23,3	18,0	13,5	8,0	4,9	12,3
σ	1,0	1,3	0,9	1,5	1,0	0,8	1,2	1,0	1,4	1,0	1,6	1,5	0,6
2001–2010 гг.	3,9	3,7	6,1	10,3	16,1	20,9	24,4	24,7	19,6	14,2	9,7	5,4	13,2
σ	1,4	1,2	1,2	0,7	1,3	1,3	1,6	1,6	0,6	0,9	1,2	1,3	0,5
2011–2017 гг.	3,8	3,9	6,7	11,1	16,7	21,6	24,7	25,2	20,1	13,3	9,0	5,9	13,5
σ	1,2	2,4	1,7	1,5	1,4	1,0	0,9	1,0	1,6	2,0	2,0	1,9	0,5

В декабре, а в отдельные годы ноябре, при снижении температуры воздуха до +4…+7 °С, растения получают необходимую сумму пониженных положительных температур. В последние годы на ЮБК в январе – начале февраля наблюдаются продолжительные глубокие оттепели, когда максимальные температуры воздуха

повышаются до +12…+16 °С, что способствует выходу почек растений из состояния органического покоя. Такие изменения в условиях перезимовки приводят к негативным последствиям – снижению морозостойкости растений.

Отмеченные выше изменения температурного режима в зимний период приводят к дальнейшему временно́му сдвигу в развитии природных комплексов ЮБК. После 1997 года на ЮБК практически каждый год отмечалось более раннее развитие дикорастущих растений и сельскохозяйственных культур. В отдельные годы, как, например, в 2007 и в 2017 гг., устойчивого перехода осенью через +5 °С в сторону понижения не было.

В зимние месяцы 50 % лет (примерно через год) средний из абсолютных максимумов достигает +12,8…+15,4 °С, абсолютный – +17,0…+20,4 °С. Самые высокие температуры воздуха на ЮБК наблюдаются в июле-августе: средний из абсолютных максимумов равен соответственно +32,0 и +31,6 °С. Установлено, что несмотря на существенное повышение средних температур воздуха в июле и августе, число дней с максимальными температурами, находящимися в интервале +26…+30 °С в летние месяцы изменилось незначительно и составляет: в июне 7-10, июле 16-18, августе 15-19 дней (Рисунок 3.4.а). После 1991 года начался заметный рост числа аномально жарких дней с температурой выше +31 °С (Рисунок 3.4.б) [272]. Рекордное значение максимальной температуры воздуха в дневные часы достигало +39,0 °С (август 1998 г.). В сентябре и октябре, когда на ЮБК созревают плоды субтропических культур и винограда, средний из абсолютных максимумов достаточно высокий +27,6 и +23,1 °С, а абсолютный максимум в отдельные годы достигает +33,3 и +32,2 °С.

Исследование условий, при которых наблюдаются значительные понижения температуры в зимние периоды, показало, что они наступают на ЮБК при адвекции холодных воздушных масс (погода адвективного характера) и при охлаждении приземного слоя воздуха под влиянием ночного излучения тепла (погода радиационного характера) [20, 322, 334]. Данные метеорологических наблюдений, охватывающие период с 1890 года, показали, что предельный минимум температуры может достигать –15 °С [322].

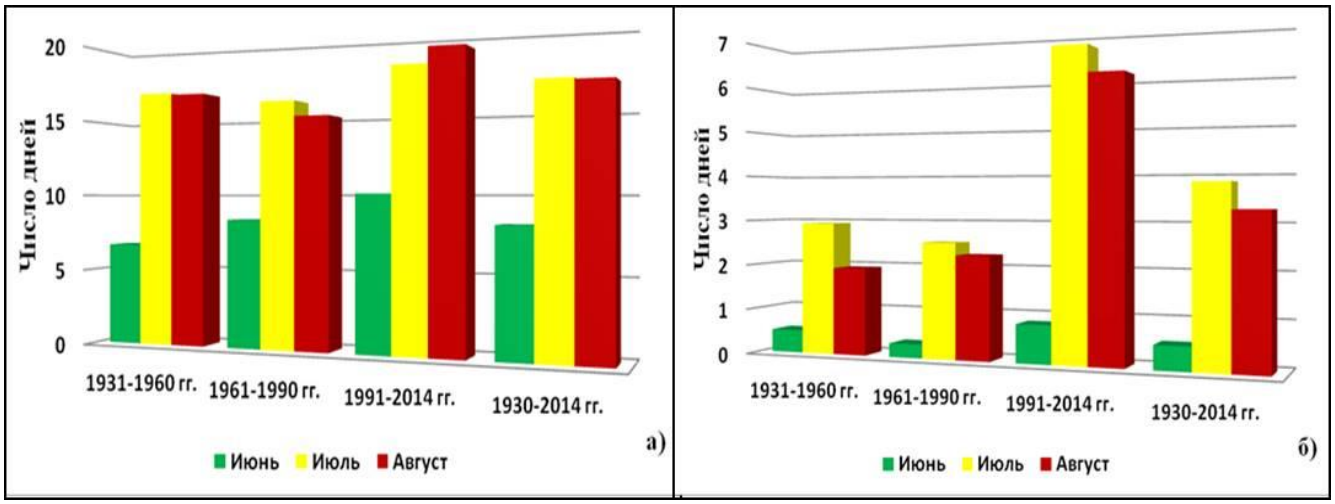


Рисунок 3.4 – Среднее многолетнее число дней с максимальной температурой воздуха (°С) разных интервалов: а) +26…+30 °С; б) ≥ +31 °С

В последние годы резкие понижения температуры, как правило, наблюдались после продолжительных глубоких оттепелей. Такие контрасты температуры объясняются уменьшением продолжительности меридиональной южной циркуляции при преобладании северной и минимальной продолжительности зональной, т.е. наблюдаются одновременные арктические вторжения в разных секторах полушария и выходы южных циклонов, что обеспечивает максимально возможную макротурбулентность во всем полушарии [148].

Более показательной характеристикой морозоопасности территории являются значения среднего из абсолютных минимумов, они представляют собой температуру, которую можно ожидать через год.

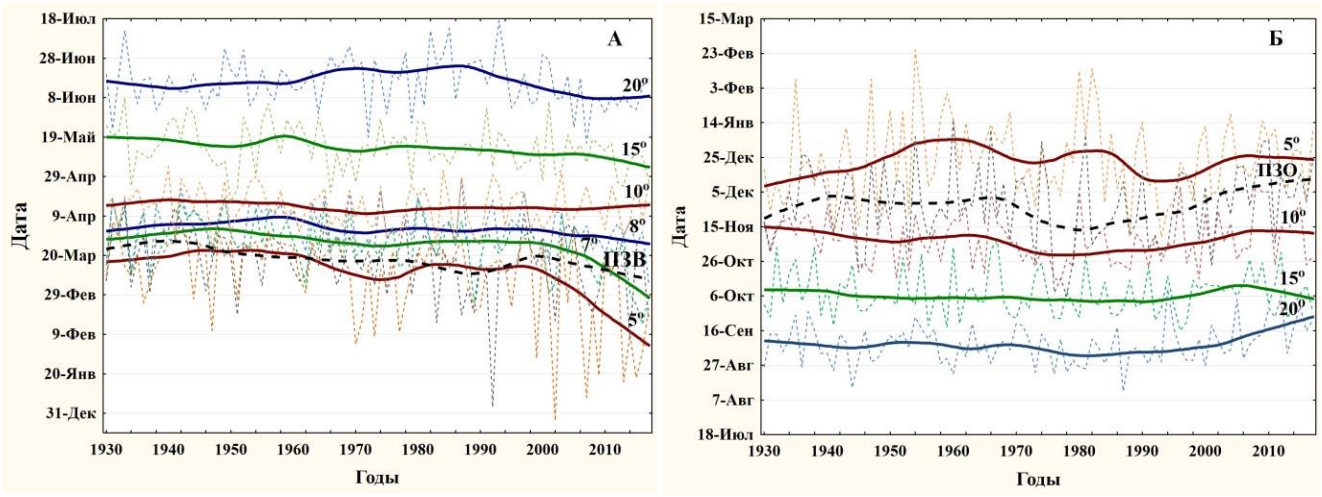
Сравнение средних из абсолютных годовых минимумов по 30-летним периодам подтвердило тенденцию глобального потепления: самая низкая средняя из абсолютных минимумов температура воздуха –8,7 °С была за период с 1931 по 1960 гг. В последующее 30-летие она повысилась до –7,9 °С, за период 1991–2017 гг. – до –7,4 °С, а в среднем за весь период наблюдений с 1930 по 2017 гг. составила 8,1 °С. Абсолютный минимум температуры воздуха в районе Никитского сада за 88 лет наблюдений опускался до –14,6 °С и наблюдался в феврале 1930 года. В декабре и январе минимальная температура воздуха опускалась до –10,3…–13,2 °С, в марте до –11,1 °С, а в начале апреля до –5,7 °С.

Сроки перехода температуры через 0, +5, +10, +15 и +20 °С определяют границы теплого и вегетационного периодов, а их продолжительность – важнейшие показатели теплообеспеченности при оценке биоклиматического потенциала территории [264].

Снижение температур воздуха до отрицательных значений на ЮБК за исследованный период с 1930 по 2017 гг. наблюдалось в холодный период лишь в течение нескольких дней. Только в отдельные годы XX века (1932, 1950, 1954 гг.) продолжительность устойчивого периода с отрицательными температурами достигала 30-36 дней.

Выявление локальных особенностей динамики временных границ и продолжительности климатических сезонов для конкретной территории позволяет оценить риски и выгоды, связанные с последствиями изменений климата, а также возможности адаптации к этим последствиям [263]. Анализ средних по периодам и десятилетиям дат перехода средней суточной температуры воздуха через определенные значения показал, что более заметным колебаниям на ЮБК подвергаются границы вегетационного периода (+5 °С), а также даты начала и окончания заморозков (Рисунок 3.5, Приложение Б, Таблица Б.1). Эти даты наиболее неустойчивы во времени, что связано с непосредственной близостью территории к морю и его охлаждающим воздействием весной и согревающим осенью. Установлено, что в последние десятилетия продолжительность безморозного периода увеличилась в среднем на 13-20 дней, в основном за счёт запаздывания первых осенних заморозков. Существенных изменений в сроках окончания последних весенних заморозков не прослеживается.

При рассмотрении дат наступления пороговых температур, отдельный научный и практический интерес представляет изучение длительности перехода между этими датами. Нами рассчитана длительность перехода между фиксированными температурами весной и осенью (+5…+10, +10…+15, +15…+20 °С), продолжительность безморозного периода и периодов с температурами выше +5, +7, +8, +10, +15 и +20 °С (Рисунок 3.6, Приложение Б, Таблица Б.2).



ПЗВ: дата последнего заморозка в воздухе весной; ПЗО: дата первого заморозка в воздухе осенью. Выделенные сглаженные кривые – сглаживание ряда данных с помощью локально-взвешенной робастной регрессии

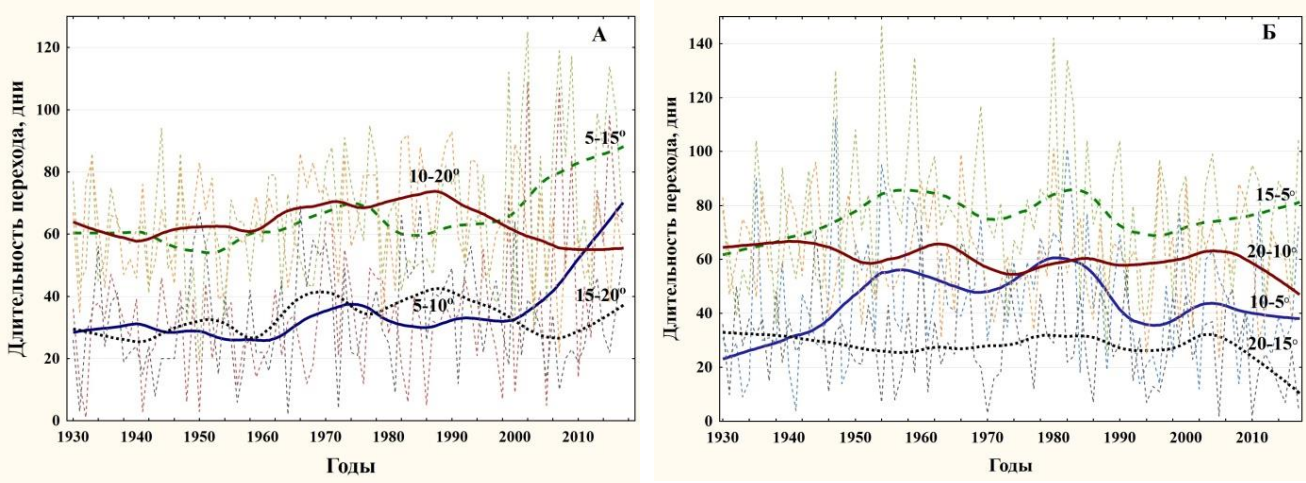
Рисунок 3.5 – Временные изменения дат устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха (°С) через пороговые значения на ЮБК весной (А) и осенью (Б)

Результаты расчётов показали, что при затяжных весне и осени, на ЮБК период между +5…+10 °С весной значительно короче, чем осенью. В то же время, отличия в длительности переходного периода от +10 до +15 °С весной и осенью несущественны. В межгодовой динамике перехода через температурные пределы в весенний период, начиная с середины 90-х годов прошлого века, наблюдается сдвиг перехода температуры воздуха через +5 °С в сторону более ранних дат при отсутствии тенденции смещения перехода через +10 °С. В сравнении с базовым периодом за 1961–1990 гг., в начале XXI века устойчивый переход температуры через +5 °С весной в сторону повышения осуществлялся раньше, в среднем, на 18 (2001–2010 гг.) – 24 (2011–2017 гг.) дня (Приложение Б, Таблица Б.1) [166].

Для практических целей также представляют интерес пороговые значения среднесуточных температур воздуха от +5 до +8 °С, при которых наступает вегетация большинства древесно-кустарниковых растений [104].

Детальный анализ динамики дат перехода в интервале +5…+10 °С с шагом в 1 °С позволил выявить постепенное снижение временного размаха в диапазоне между +5, +7, +8 и +10 °С. Установлено, что на фоне потепления климата в последние десятилетия отмечаются более высокие колебания, как в сроках

наступления устойчивого повышения температуры через +5 °С, так и в длительности переходного периода от +5 до +10 °С, о чем свидетельствуют высокие значения среднеквадратического отклонения (Приложение Б, Таблица Б.2). Большой временно́й размах для перехода от +5 к +10 °С (53-61 день) означает возможный возврат холодов в конце марта – начале апреля, высокую вероятность наступления поздних весенних заморозков и, в итоге, затягивание наступления периода активной вегетации с температурой выше +10 °С [166].



Выделенные сглаженные кривые – сглаживание ряда данных с помощью локально-взвешенной робастной регрессии.

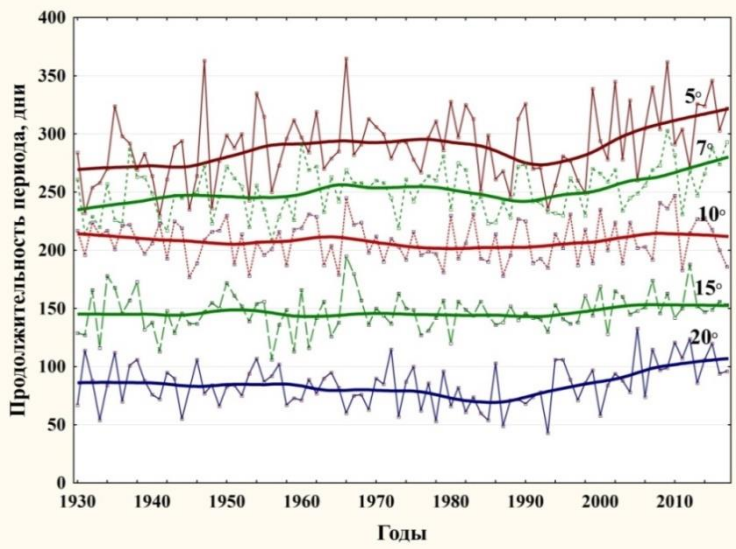
Рисунок 3.6 – Длительность периода между пороговыми температурами +5…+10, +5…+15, +10…+20 и +15…+20 °С на ЮБК весной (А) и осенью (Б)

Наиболее стабильной продолжительностью и сроками перехода весной отличается период активной вегетации (выше +10 °С) (Рисунок 3.5.А, Рисунок 3.7).

Летний сезон (температуры выше +15 °С) длится с середины мая до начала октября и в разные периоды составляет в среднем 146-151 день и также отличается стабильной продолжительностью (Рисунок 3.7). После 2010 г. выявлен сдвиг его временны́х границ на более ранние сроки как наступления весной, так и окончания осенью.

С 1990-х годов XX века на ЮБК установлена тенденция смещения дат весеннего перехода средних суточных температур через +20 °С на более ранние сроки (средняя скорость составляет семь дней за 10 лет). Осенью, в период падения

температуры, с начала XXI века отмечено их смещение на более поздние сроки (средняя скорость – 10 дней за 10 лет). Это наглядно свидетельствует об увеличении продолжительности наиболее теплой части летнего периода, что ведет к сокращению переходных сезонов весны (+10…+20 °С) и осени (+20…+15, +20…+10 °С).



Выделенные сглаженные кривые – сглаживание ряда данных с помощью локально-взвешенной робастной регрессии

Рисунок 3.7 – Продолжительность периодов на Южном берегу Крыма с температурами выше пределов +5, +7, +10, +15 и +20 °С

Анализ температурных изменений в течение летнего сезона за 1930–2017 гг. показал, что на Южном берегу Крыма после 1991 года происходит заметный рост числа аномально жарких дней. В сравнении с базовым периодом (1961–1990 гг.) за 1991–2017 гг. количество дней с температурой выше +31 °С в июле возросло в 2,5 раза, а в августе – почти в три раза. Температуры воздуха выше +31 °С в летний период вызывают температурный шок у садовых культур, что негативно сказывается на формировании урожая плодов и снижает декоративные качества цветковых растений [77, 138].

Осень на Южном берегу Крыма продолжительнее весны и наступает также медленно. До конца XX века длительность весеннего периода +5…+15 °С была короче осеннего в среднем на 10-12 дней, что объясняется влиянием моря, медленно нагревающегося весной, но зато долго сохраняющего тепло осенью [110]. После

2000 года выявлена тенденция увеличения весеннего периода +5…+15 °С за счет повышения температуры воздуха в феврале и в марте. Установлено, что весна в последние годы на ЮБК стала более затяжной, а ее продолжительность – длиннее осени. Отмечено усиление амплитуд межгодовых колебаний дат перехода температуры через +5 °С в приходе весны и стабилизация их – в ходе осени [166].

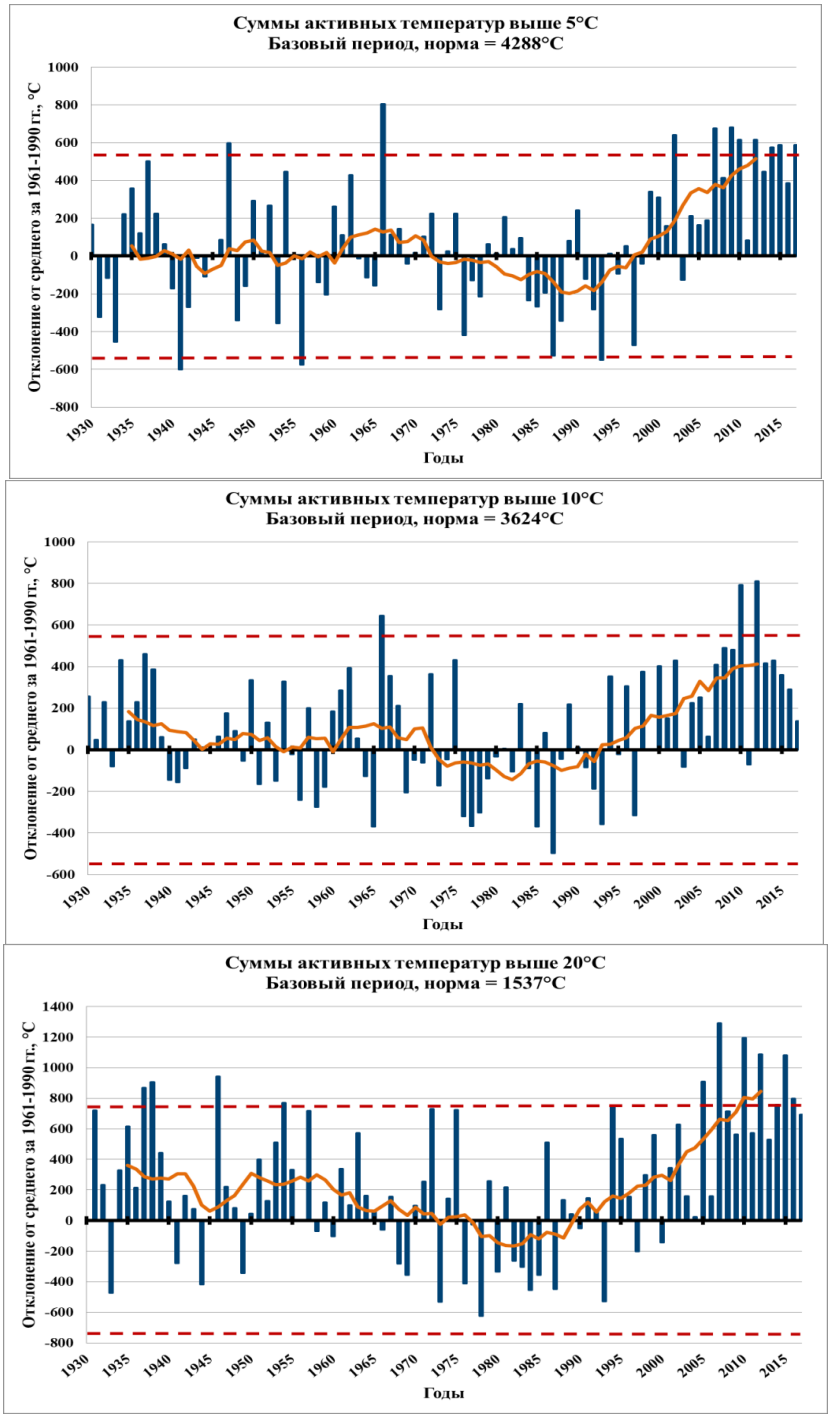
Информативной характеристикой тепловых ресурсов территории являются показатели сумм среднесуточных температур воздуха (активных или эффективных) за промежутки времени, определяемые датами устойчивого перехода среднесуточных температур через +5, +10, +15, +20 °С в сторону повышения весной и понижения – осенью [63].

Во временном ходе отклонений (Δ) сумм активных среднесуточных температур выше +5, +10, +15 и +20 °С ($\Delta\Sigma t_{>5,10,15,20}$) от базовой нормы за 1961–1990 гг., со второй половины 90-х годов XX века выявлена устойчивая тенденция увеличения теплообеспеченности вегетационного периода, что выражается в преобладаниях положительных аномалий над отрицательными (Рисунок 3.8). После 2004 года наблюдается их полное господство. Последние 13 лет характеризуются самыми большими положительными экстремумами термических ресурсов, как вегетационного периода в целом, так и его подпериодов, особенно с температурами выше +20 °С. Другой немаловажной особенностью является то, что в этот же период времени впервые отмечены особо сильные положительные аномалии (≥ 2σ), которые с начала 30-х годов XX века не фиксировались (Рисунок 3.8) [158].

Исследованиями [184, 466] установлена прямая связь ускорения вегетации и созревания теплолюбивых культур (вечнозеленых интродуцентов, винограда) с ростом сумм температур выше +20 °С.

При анализе климата по данным инструментальных наблюдений особое внимание уделяется анализу трендов за период с 1976 года, в большей мере характеризующих антропогенное влияние на современный климат [56]. Для оценки изменения климата за определенный временно́й интервал используется коэффициент линейного тренда (b), определённый методом наименьших квадратов [56, 64]. Данный коэффициент характеризует среднюю скорость изменений анализируемой гидрометеорологической величины на заданном интервале времени. Оценки трендов

(Таблица 3.3) получены по временны́м рядам аномалий сумм активных температур воздуха и выражены в градусах цельсия за десятилетие (°C/10 лет).



Аномалии рассчитаны как отклонения от базовой нормы (1961–1990 гг.). Сглаженная кривая получена 11-летним скользящим осреднением. Пунктирными линиями показано положение ±2σ – отклонение величин от базовой нормы.

Рисунок 3.8 – Многолетние изменения аномалий сумм средних суточных температур воздуха (°C) выше +5, +10, и +20 °C на ЮБК за вегетационный период, 1930–2017 гг.

Таблица 3.3 – Оценки характеристик линейного тренда сумм среднесуточных температур воздуха на ЮБК за вегетационный период, 1930–2017 гг.

Сумма активных температур за период (Σt), °C								
Период, гг.	$\Sigma t_{>5}$		$\Sigma t_{>10}$		$\Sigma t_{>15}$		$\Sigma t_{>20}$	
	b, °C/10 лет	*D*, %	*b*, °C/10 лет	*D*, %	*b*, °C/10 лет	*D*, %	*b*, °C/10 лет	*D*, %
1930-2017	39	9**	19	3	32	6*	37	5*
1976-1995	−36	1	121	10	102	6	287	19
1976-2000	57	3	164	22*	110	10	222	19*
1976-2005	116	14*	163	30**	137	20*	251	30**
1976-2010	194	36***	203	47***	185	36***	315	45***
1976-2015	202	46***	191	49***	200	44***	319	54***
1976-2017	200	49***	173	45***	187	43***	308	56***

Примечания

1 *b* – угловой коэффициент линейного тренда (°C/10лет)

2 *D* – вклад линейного тренда в общую дисперсию ряда, %

3 $\Sigma t_{>5,10,15,20}$ – суммы активных температур воздуха за период с температурами выше +5, +10, +15 и +20 °C

4 Тренды, имеющие высокую степень достоверности при уровнях статистической значимости: * – p≤0,05; ** – p≤0,01; *** – p≤0,001

Доля дисперсии переменной (*D*), объясняемая трендом (в процентах от полной дисперсии за рассматриваемый интервал времени) использована в качестве меры существенности тренда. Оценка статистической значимости тренда проведена в рамках принятой стохастической модели климата с использованием 1%- или 5%-го уровня значимости [64].

Анализ трендов за весь период наблюдений (1930–2017 гг.) показал, что скорость роста теплообеспеченности вегетационного периода и его подпериодов ($\Sigma t_{>5,10,15,20}$) составляет всего от 10 до 39 °C за 10 лет (вклад в общую изменчивость 3-9 %). Тренды незначимые на 1%-м уровне, за исключением периода с суммами температур выше +5 °C (Таблица 3.3).

Количественная оценка значимости трендов и интенсивности трендовых составляющих по 5-летиям за период с 1976 года показала, что все отклонения от тенденций, отмеченные для периода 1930–2017 гг., в 1976–2017 гг. значительно усилились (в 5-9 раз). Скорость роста $\Sigma t_{>5}$ составляет 200 °C, $\Sigma t_{>10}$ – 173 °C, $\Sigma t_{>15}$ – 187 °C, $\Sigma t_{>20}$ – 308 °C (вклад в общую изменчивость 43-56 %). Тренды обладают высокой степенью достоверности (уровень статистической значимости

$p \leq 0{,}001$). Для периодов 1976–1995 гг. отмечены положительные тренды, но они статистически незначимы.

Установлено, что с середины 1990-х годов произошло значительное ускорение темпов потепления. Наибольшая скорость роста показателей теплообеспеченности $\Sigma t_{>5,10,15,20}$ отмечалась в период с 2005 по 2015 гг. (все тренды значимы на 0,1 % уровне). В последние годы отмечено колебание в области достигнутых высоких значений, интенсивность роста замедлилась [158].

Широко используемым показателем обеспеченности территории влагой является количество выпавших осадков (Приложение Б, Таблица Б.3). Анализ многолетнего ряда наблюдений за 1930–2017 гг. показал, что со второй половины 1990-х годов отмечено заметное увеличение осадков. При норме в районе Никитского сада 585 мм (норма 1961–1990 гг.) средняя годовая сумма осадков за 1991–2017 гг. повысилась до 619 мм. Самое большое количество осадков за год наблюдалось в 1939 году – 1009 мм, самое малое было в 1993 году – 311 мм.

В годовом ходе больше всего осадков выпадает в январе и декабре – 77 и 82 мм. С апреля по сентябрь месячная сумма осадков значительно меньше, всего 32-41 мм. В отдельные очень сухие годы, например, 1957, 1971, 1994, 2000, 2008 гг. в эти месяцы может не выпадать и капли дождя. Обилие осадков в холодный период создает хорошие запасы влаги в почве, способствующие дружному росту растительности в начале вегетации.

Весенние и летние осадки отчасти компенсируют испарившуюся и потребленную растениями влагу, тем не менее, во второй половине лета и начале осени создаются засушливые условия. Недостаточное количество осадков в теплую часть года вызывает необходимость орошения декоративных, плодовых, винограда и других культур.

В сравнении с климатической нормой за 1961–1990 гг., за период 2001–2017 гг. в годовом ходе осадков прослеживается общая тенденция увеличения в январе-марте, июле, октябре и декабре (на 15-30 %) и существенное снижение их (на 15-20 %) в апреле, июне и августе (Рисунок 3.9).

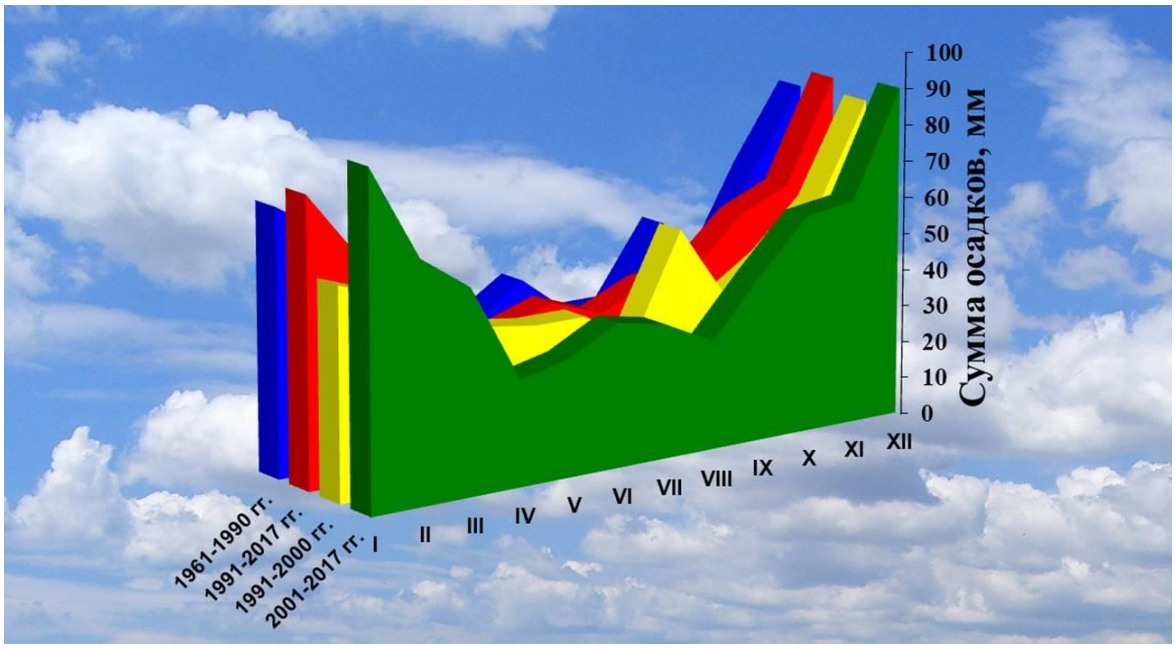


Рисунок 3.9 – Годовой ход осадков на Южном берегу Крыма

Учитывая, что повышение температуры воздуха в летние месяцы, которое наблюдается в последние годы, привело к увеличению испаряемости, сокращение количества осадков в этот период года, даже небольшое, на фоне повышения температуры приводит к значительному усилению засушливых явлений, вызывающих у растений температурный и водный стресс. В последние десятилетия практически ежегодно на Южном берегу Крыма наблюдается одновременное проявление почвенной и воздушной засух.

Фактические показатели суммы атмосферных осадков в разные по обеспеченности осадками годы свидетельствуют о существенной нестабильности поступления естественной влаги при постепенном изменении климата. Повышение доли слабых дождей, с одной стороны, и сильных – с другой, приводит к увеличению числа засушливых явлений, связанных с неравномерностью выпадения осадков. Как слабые, так и сильные дожди неэффективны для формирования запасов влаги в почве: первые в основном расходуются на смачивание листьев и стеблей растений и затем испаряются, вторые – большей частью формируют поверхностный сток [1].

Анализ изменения влагообеспеченности территории Никитского ботанического сада в течение вегетационного периода за 1930–2014 гг. [272] по коэффициенту увлажнения Н.Н. Иванова-Г.Н. Высоцкого [106] показал, что на

Южном берегу Крыма в начале XXI века отмечается тенденция к ухудшению условий увлажнения в летний период, особенно в августе и сентябре (Рисунок 3.10).

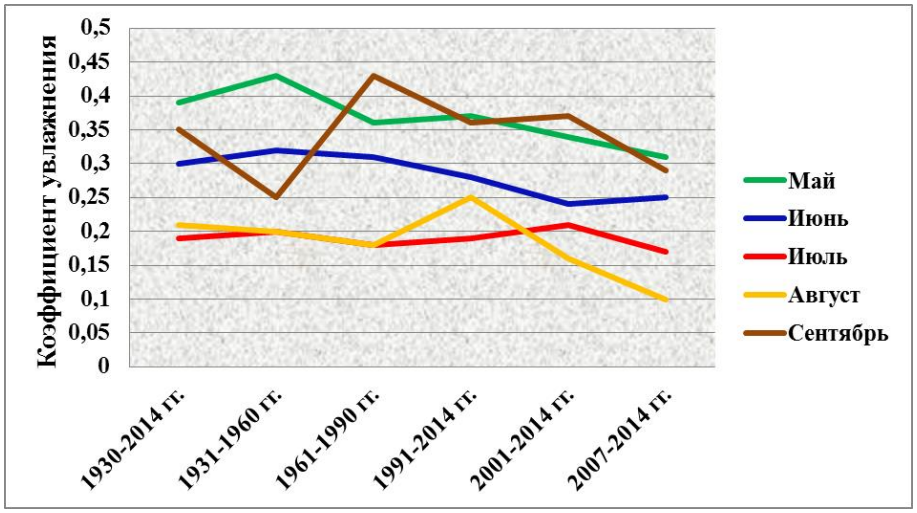


Рисунок 3.10 – Изменение влагообеспеченности территории Никитского сада в течение вегетационного периода (май-сентябрь)

Продолжительное отсутствие обильных осадков на фоне высоких летних температур воздуха приводит к значительным расходам влаги на суммарное испарение, в связи с этим коэффициент увлажнения в июле и в августе часто достигает критических значений. В среднем за теплый период (апрель-октябрь) коэффициент увлажнения в 2007–2014 гг. составил 0,29 при среднем многолетнем значении 0,36. В том числе: в апреле – 0,32, мае – 0,31, июне – 0,25, июле – 0,17, августе – 0,10, сентябре – 0,29 и октябре – 0,62. После 2001 года повторяемость критических значений коэффициента увлажнения (0,00-0,06) в июле и августе увеличилась в 2-3 раза [272]. Такая тенденция указывает на аридизацию климата данной территории.

Таким образом, результаты проведённого ретроспективного анализа свидетельствуют о наличии единых временных закономерностей формирования климата на территории ЮБК, что значительно упрощает задачу изучения, моделирования, реконструкции недостающих данных и прогнозирования климатических изменений. Изучив временные закономерности формирования по одной из метеостанций ЮБК, можно предположить, что подобные изменения могут происходить по всей территории побережья от мыса Айя до Алушты.

Имея данные по агрометеостанции Никитский сад за конкретный временно́й период и разности (Приложение А, Таблицы А.5–А.6), можно с достаточной для практики точностью определить значения метеорологических элементов для всех остальных пунктов за этот же период. А используя величины вертикальных градиентов [272] – вычислить значения метеорологических элементов по высотам в районе Большой Ялты. Оценить теплообеспеченность дикорастущих растений и сельскохозяйственных культур за конкретный период на ЮБК можно используя данные Приложения А (Таблицы А.2, А.5).

В результате исследований выявлено, что в условиях современного изменения климата на фоне потепления в приморской полосе произрастания декоративных экзотов, субтропических культур и винограда на ЮБК основными лимитирующими факторами в ближайшие годы будут условия их перезимовки.

Увеличение среднего из абсолютных годовых минимумов за последнюю четверть века более, чем на 1 °С в сравнении с предыдущими периодами подтверждает тенденцию глобального потепления. Число волн холода, их продолжительность и интенсивность в зимние месяцы имеют тенденцию к уменьшению, а аналогичные характеристики волн тепла – к увеличению. Установлено, что в последние годы на Южном берегу Крыма после продолжительных глубоких оттепелей, как правило, наблюдаются резкие понижения температуры. Это дает основания предположить, что в последующие годы холодные зимы будут повторяться чаще, поэтому растениеводам необходимо ежегодно проводить агротехнические мероприятия, обеспечивающие повышение морозоустойчивости растений.

Благодаря холодной погоде в декабре, а в отдельные годы ноябре, растения получают необходимую сумму пониженных температур. Оттепели, наблюдаемые в последние годы в январе, способствуют выходу почек из состояния покоя, что приводит к негативным последствиям – снижению морозостойкости растений. Отмеченные выше изменения температурного режима приводят к дальнейшему временно́му сдвигу в развитии природно-антропогенных комплексов. В начале XXI века практически ежегодно на ЮБК отмечалось более раннее развитие весенних процессов.

Установлено, что увеличение продолжительности безморозного периода происходит за счет смещения даты прекращения заморозков весной в сторону более ранней даты, а начала осенью – более поздней.

Выявлено, что в первых десятилетиях XXI века происходит сдвиг устойчивого перехода температур воздуха через +5 °С весной в сторону более холодной части года и его темпы значительно превосходят скорость смещения последних заморозков. Даты устойчивого перехода через +10°С за рассматриваемый период изменились незначительно. Установлено, что длительность перехода от +5 до +10 °С весной, в сравнении с базовым периодом, 1961–1990 гг. увеличилась в 1,5-2 раза в результате постепенной трансформации второй половины зимнего периода в ранний, но холодный и затяжной весенний период, продолжительность которого стала длиннее осеннего. При этом возросла изменчивость и экстремальность весеннего периода, что обусловливает возникновение более частых угроз поздних заморозков. Риск повреждений от возвратных заморозков в приморской зоне Южного берега Крыма усиливается с востока на запад.

Отмечена межгодовая стабильность временных границ для периода активной вегетации с температурами выше +10 °С по сравнению с остальными периодами. Продолжительность климатического лета изменилась незначительно, но в последние годы отмечается отрицательный сдвиг его временных границ весной и осенью. Выявлено, что в XXI веке, за счёт более раннего наступления и позднего окончания, на 16 дней (около 20 %) [166] удлинилась продолжительность самой теплой части летнего периода с температурами выше +20 °С, а число аномально жарких дней выросло в 2,5-3 раза.

После 1980 года выявлен устойчивый рост термических ресурсов, представленных суммами активных температур воздуха выше +5, +10, +15 и +20 °С.

Выявлено усиление темпов потепления с середины 1990-х годов. Наибольшая скорость роста показателей теплообеспеченности вегетационного периода и его сезонов наблюдалась с 2005 по 2015 гг., в последние годы темпы потепления несколько снизились. Средние скорости изменений термических ресурсов обладают высокой степенью достоверности. Повышение температуры воздуха в летние месяцы, которое наблюдается в последние годы, привело к увеличению

испаряемости и усилению засушливых явлений, вызывающих у растений температурный и водный стресс. После 2001 года повторяемость критических значений коэффициента увлажнения в июле и августе увеличилась в 2-3 раза. Такая тенденция указывает на аридизацию климата данной территории.

Приведённые климатические данные могут быть использованы как для общей характеристики условий произрастания растений, интродукции, селекции, так и для решения конкретных вопросов технологии выращивания сельскохозяйственных культур, таких как планирование сроков обработки почвы, сева, уборки, высадки саженцев, сроков полива и внесения минеральных удобрений, дат обработки растений химпрепаратами и многих других агротехнических мероприятий, направленных на повышение культуры земледелия.

3.3 Перспективная оценка изменений климата

3.3.1 Температура воздуха и условия увлажнения

Результаты расчётов будущих изменений климата для всей территории России по ансамблю глобальных климатических моделей для трёх основных сценариев CMIP5 (RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5) опубликованы на сайте Главной геофизической обсерватории им. А. И. Воейкова (ГГО) [47]. Изменения климата, осредненные за 20 лет по отношению к базовому климатическому периоду 1981–2000 гг., рассмотрены для начала XXI столетия (2011–2030 гг.), его середины (2041–2060 гг.) и конца (2080–2099 гг.). На основе представленных данных методом интерполяции нами получены приближенные оценки средних за сезоны и в целом за год значения будущей температуры воздуха и условий увлажнения на территории Южного берега Крыма за эти три интервала времени.

В первый временной интервал предполагается рост среднегодовой температуры воздуха на величину от 1,1 до 1,3 °С в зависимости от сценария, в последний интервал (2080–2099 гг.) – от 1,8 до 5,0 °С. При этом наиболее существенный рост температур ожидается в летний период: от 1,4 °С (2011–2031 гг.) до 2,0-6,1 °С (2080–2099 гг.) в зависимости от сценария. Наименьший рост температур предполагается в зимний и

весенний периоды (от 0,8-1,2 ºС °в первый период до 1,4-4,4 °С – в последний), и промежуточный – в осенний (1,1-1,2 °С в 2011–2031 гг. и 1,8-5,0 °С в конце столетия). При реализации наиболее вероятного среднего сценария (RCP4.5) в конце XXI века ожидается рост температуры зимнего сезона на 2,4 °С, а летнего – на 3,2 °С (Таблица 3.4).

Таблица 3.4 – Изменения температурных условий (°С) на территории Южного берега Крыма в XXI веке по отношению к базовому климатическому периоду 1981–2000 гг. (по данным ГГО [47])

Сезон	Климатический период		
	2011–2031 гг.	2041–2060 гг.	2080–2099 гг.
RCP2.6			
Зима	0,9	1,3	1,4
Весна	0,9	1,7	1,6
Лето	1,4	2,0	2,0
Осень	1,2	1,7	1,8
Год	1,1	1,8	1,8
RCP4.5			
Зима	0,9	1,7	2,4
Весна	0,8	1,8	2,4
Лето	1,4	2,3	3,2
Осень	1,1	2,0	2,8
Год	1,2	2,0	2,7
RCP8.5			
Зима	1,0	2,5	4,4
Весна	1,2	2,6	4,4
Лето	1,4	3,3	6,1
Осень	1,2	2,8	5,0
Год	1,3	2,9	5,0

По всем сценариям ожидается несущественное увеличение годового количества осадков (до 3-4 %) в первые два временных интервала и небольшое снижение (до 3 %) в последний интервал (2080–2099 гг.) по сценарию RCP8.5. В режиме их выпадения предполагается рост в зимний и весенний периоды в первый временной интервал на 3-7 %, в последний интервал (2080–2099 гг.) – на 5-10 %. Следует ожидать снижения осадков в летний период (соответственно, в первый и последний периоды на 2-8 и 2-22 % в зависимости от сценария). Осенью по сценариям RCP2.6 и RCP4.5 в XXI веке предполагается увеличение осадков на 2-5 %, а по сценарию RCP8.5 – снижение (к концу века до 3 %). По наиболее

реалистичному среднему сценарию (RCP4.5) ожидается увеличение осадков в зимний сезон в конце XXI века на 8 %, и снижение – в летний (на 8 %) (Таблица 3.5).

Таблица 3.5 – Изменения режима выпадения осадков (%) на территории Южного берега Крыма в XXI веке по отношению к базовому климатическому периоду 1981–2000 гг. (по данным ГГО [47])

Сезон	Климатический период		
	2011–2031 гг.	2041–2060 гг.	2080–2099 гг.
RCP2.6			
Зима	3	7	7
Весна	7	7	7
Лето	–2	–3	–2
Осень	2	2	5
Год	3	4	5
RCP4.5			
Зима	3	8	8
Весна	5	7	8
Лето	–8	–8	–8
Осень	2	2	2
Год	3	3	4
RCP8.5			
Зима	5	8	10
Весна	5	5	5
Лето	–8	–13	–22
Осень	2	–3	–3
Год	3	3	–3

Таким образом, результаты расчетов будущего климата указывают на статистически значимое уменьшение увлажнения в летний период на фоне роста температур, что свидетельствует об ожидаемом увеличении на ЮБК числа и повторяемости засух.

Исследования, проведенные нами с помощью ансамбля климатических моделей проекта CMIP5, позволили уточнить ожидаемые в будущем изменения температуры воздуха на территории ЮБК. Для сопоставимости результатов расчетов с данными ГГО, будущие значения температуры приземного воздуха, полученные по четырём метеостанциям и осредненные за 20-летние периоды до конца XXI столетия (2021–2040 гг., 2041–2060 гг., 2061–2080 гг. и 2081–2099 гг.), были оценены относительно базового климатического периода (1981–2000 гг.). Оценка произведена

по трём основным сценариям: RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5 (Таблица 3.6, Приложение В, Таблицы В.1–В.3).

Таблица 3.6 – Сценарные оценки изменения норм температур воздуха (°С) на агрометеостанции Никитский сад до конца XXI по отношению к норме 1981–2000 гг.

Месяцы	Норма 1981–2000 гг.	2021–2040 гг.			2041–2060 гг.			2061–2080 гг.			2081–2099 гг.		
		Климатические сценарии											
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
I	3,4	1,3	1,3	1,9	1,9	1,8	2,7	1,6	2,3	3,6	1,8	2,3	4,5
II	2,8	1,1	1,1	1,7	1,6	1,6	2,6	1,6	2,0	3,4	1,7	2,1	4,3
III	5,0	1,1	1,0	1,6	1,5	1,6	2,5	1,4	1,9	3,2	1,7	2,2	4,3
IV	10,3	1,1	1,0	1,3	1,4	1,5	2,1	1,5	1,7	3,1	1,2	2,4	4,0
V	15,3	1,3	1,4	1,2	1,7	1,9	2,3	1,6	2,2	3,2	1,7	2,5	4,1
VI	19,6	1,2	1,3	1,1	1,7	2,0	2,2	1,6	2,3	3,4	1,6	2,8	4,5
VII	23,1	1,7	1,7	1,7	2,1	2,3	2,8	2,1	2,8	4,3	2,0	3,0	5,3
VIII	23,0	1,7	1,5	1,8	1,9	2,0	2,9	1,9	2,5	4,5	2,0	3,1	5,5
IX	18,2	1,5	1,6	1,9	1,7	2,3	3,0	2,0	2,5	4,2	2,0	2,9	5,4
X	13,2	1,5	1,4	1,7	1,7	2,1	2,7	1,7	2,4	3,9	1,7	2,7	5,0
XI	7,9	1,3	1,2	1,8	1,5	1,7	2,6	1,5	2,1	3,5	1,7	2,4	4,6
XII	5,0	0,8	0,7	1,5	1,2	1,4	2,4	1,2	1,8	3,2	1,3	1,9	4,2

Примечание – Климатические сценарии: 1 – RCP2.6; 2 – RCP4.5; 3 – RCP8.5

Уточненные нами оценки изменения температуры на территории Южного берега Крыма хорошо согласуются с сезонными тенденциями, выявленными ГГО для Крыма.

По наиболее реалистичному сценарию RCP4.5 для середины (2041–2060 гг.) XXI века, на ЮБК наибольший рост температур относительно базового климатического периода (1981–2000 гг.) ожидается в июле-сентябре: в западной и центральной частях на 2,0-2,3 °С, на восточной границе – на 2,2-2,5 °С. Наименьший рост температур до середины XXI века предполагается в декабре и феврале-апреле – на 1,2-1,7 °С.

Во второй половине XXI века, с 2060 до 2099 гг., в западной и в центральной частях ЮБК наиболее интенсивный рост температур ожидается в мае и в сентябре – на 0,8-1,1 °С, наименее – в декабре-феврале (примерно на 0,5 °С). На восточной границе в районе Алушты в мае и в сентябре в этот период предполагается рост температур всего на 0,3-0,4 °С.

В последнем 20-летии по сценарию RCP4.5 ожидается стабилизация температур практически во все месяцы, за исключением апреля и августа, когда температура должна вырасти еще на 0,5-0,7 °С.

По жёсткому сценарию RCP8.5 климатические нормы для середины XXI века в июле-сентябре увеличатся на 2,8-3,2 °С, а к концу века – почти на 5,3-5,7 °С. Наиболее интенсивный рост температур в эти месяцы предполагается в 2061–2080 гг. Для остальных месяцев во второй половине XXI века отмечается равномерная тенденция роста температур в среднем на 0,9-1,1 °С за 20 лет [189].

Для наглядного сопоставления фактически наблюдавшихся и ожидаемых по различным сценариям климатических изменений в XXI веке, для ЮБК была дополнительно проведена оценка этих изменений по отношению к климатической норме 1961–1990 гг. Учитывая наличие единых временны́х закономерностей формирования климата на территории ЮБК, результаты приведены по агрометеостанции Никитский сад (Рисунок 3.11).

Если вместо климатической нормы 1961–1990 гг. рассматривать период за последние 17 лет, с 2001 по 2017 гг., то последующие нормы отдельных 20-летий XXI века мало будут от него отличаться. По всем RCP сценариям уже в 2021–2040 гг. предполагается рост температуры воздуха в январе, апреле и октябре. Для наиболее оптимистичного сценария RCP2.6 предполагается фактический рост температур только в отдельные месяцы (январь, апрель, октябрь) и только в первый период с 2021 по 2040 год (на 0,8-0,9 °С), а для марта, июня, августа и ноября ожидается даже небольшое их снижение (примерно на 0,2-0,4 °С). В дальнейшем вероятна некоторая стабилизация температур до конца столетия.

По наиболее реалистичному сценарию RCP4.5, в 2021–2040 гг. также предполагается рост температур в январе, апреле и в октябре (на 0,8-0,9 °С) и снижение их в марте, июне, августе и в ноябре (на 0,2-0,4 °С). В середине XXI века (2041–2060 гг.) вероятен относительно равномерный небольшой рост температур во все месяцы года в пределах 0,4-0,7 °С. В последующем 20-летии темпы потепления заметно снижаются и не превышают 0,2-0,5 °С. В конце XXI века ожидается возобновление роста температур, но преимущественно только в теплый период с

апреля по октябрь. Климатическая норма зимних температур в последнем 20-летии практически не изменится.

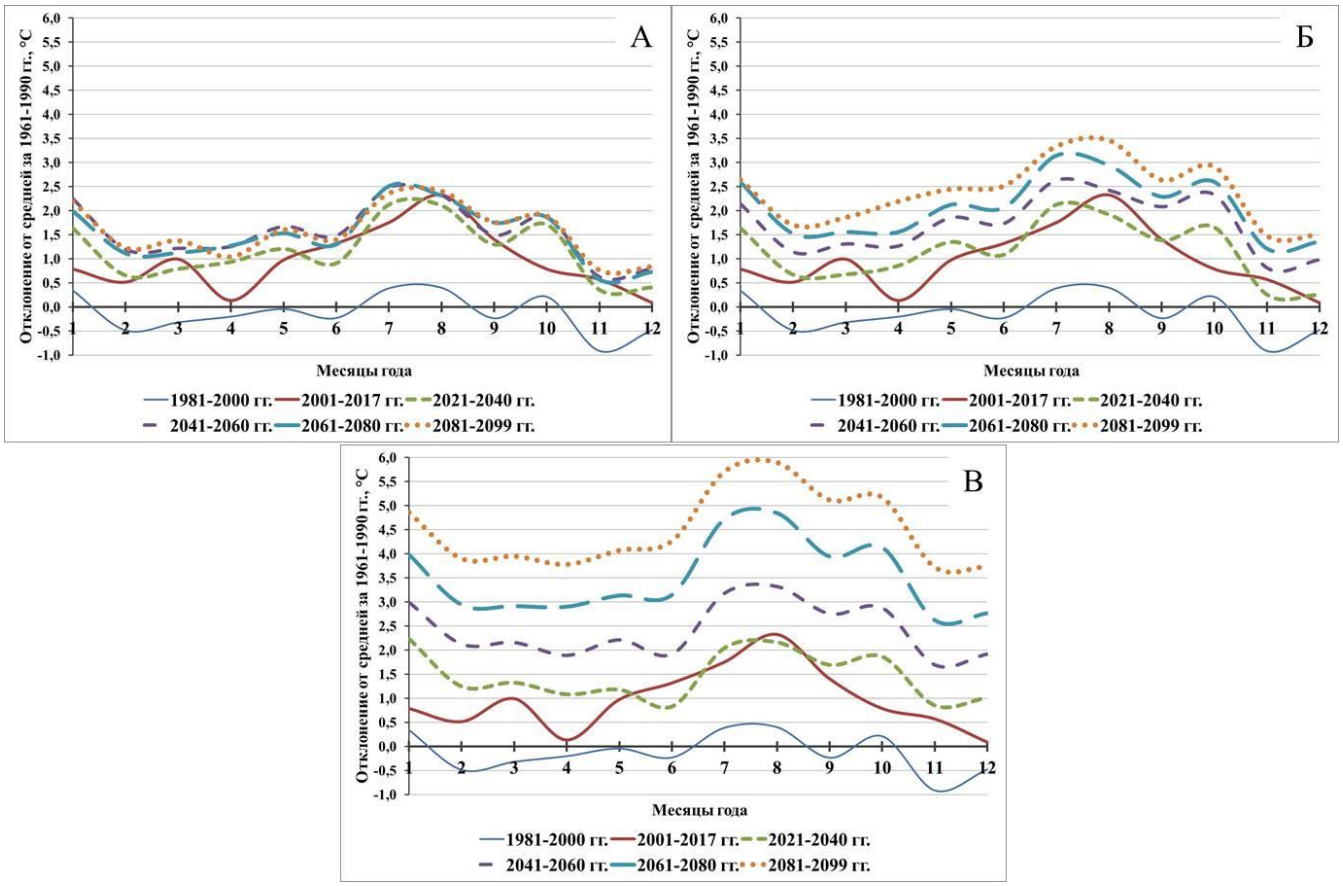


Рисунок 3.11 – Расчетные аномалии средней месячной температуры воздуха для Южного берега Крыма по сценарию RCP2.6 (А), RCP4.5 (Б), RCP8.5 (В) до конца XXI века по сравнению с нормой за 1961–1990 гг.

По жёсткому сценарию RCP8.5, в период с 2021 по 2040 год норма температур должна вырасти в декабре и в апреле на 0,9 °С, октябре – на 1,1 °С, а в январе – на 1,4 °С и немного снизиться в июне (на 0,5 °С). В дальнейшем ожидается стабильный рост температур во все месяцы года. К концу XXI века в сравнении с нормой 1961–1990 гг. максимальное повышение температур будет наблюдаться в июле-октябре и достигнет 5,1-5,9 °С. Наименьший рост температур ожидается в ноябре, декабре и апреле (на 3,7-3,8 °С). В сравнении с периодом 2001–2017 гг. к концу XXI века максимально вырастут температуры в октябре (на 4,4 °С) и в январе (на 4,1 °С), а минимально – в июне (на 2,9 °С) и в марте (на 3,0 °С) [189].

В настоящее время ведется тестирование доступа к данным новых усовершенствованных результатов моделирования, представленных в новой фазе проекта – CMIP6. В данной фазе проекта реализованы некоторые конфигурации моделей с глобальным разрешением 25 км, что лучше региональных разрешений, используемых лишь несколько лет назад [410] и, вероятно, позволит снизить систематические погрешности моделей, а также уменьшить неопределенность, обусловленную климатическими проекциями.

3.3.2 Изменения теплообеспеченности вегетационного периода и границ климатических сезонов

Одним из методов отображения возможных изменений в климатическом режиме любых метеорологических величин является сравнение этих величин со средними многолетними показателями за базовый исторический период [4, 7]. Нами рассмотрено два исторических периода – базовый (фоновый) за 1961–1990 гг., рекомендованный ВМО [73], и современный (за последние 20 лет 1998–2017 гг.). Анализ влияния изменений климата на показатели температурного режима ЮБК проведён путём сравнения между историческими периодами и прогностическими срезами за три 20-летия XXI века: 2021–2040, 2041–2060 и 2080–2099 гг.

Для характеристики температурного режима были рассчитаны:

– даты устойчивого перехода температур воздуха через 0, +5, +10, +15 и +20 °С весной и осенью;

– продолжительность периода с температурами выше 0, +5, +10, +15 и +20 °С;

– суммы положительных температур выше 0, +5, +10, +15 и +20 °С.

Суммы накопленных температур выше определенного предела отражают ресурсы тепла, обусловленные значениями радиационного баланса для данной территории. С датами устойчивого перехода температур через 0, +5, +10, +15°С и темпами накопления тепла связаны ритмы роста и развития растений, а также сезонное развитие их болезней, стадий и поколений хвоелистогрызущих насекомых [234, 308].

Анализ изменения границ климатических сезонов показал, что по сравнению с 1961–1990 гг., в горах в районе Ай-Петри даты устойчивого перехода температуры воздуха через 0 °С и +5 °С за 1998–2017 гг. весной изменились незначительно, а

осенью стали происходить соответственно на 5 и 8 дней позже (Таблица 3.7).

Таблица 3.7 – Даты устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через 0, +5, +10, +15 °С и продолжительность периода с этими температурами на плато Ай-Петри при сценариях изменения климата RCP4.5 и RCP8.5

Период	Дата устойчивого перехода средних суточных температур через 0, 5, 10 и 15 °С								Продолжительность периода (дни) с температурами выше			
	Весной				Осенью							
	0 °С	5 °С	10 °С	15 °С	15 °С	10 °С	5 °С	0 °С	0 °С	5 °С	10 °С	15 °С
1961–1990 гг.	20.03	16.04	20.05	14.07	11.08	21.09	27.10	3.12	258	194	124	28
1998–2017 гг.	18.03	15.04	13.05	24.06	29.08	27.09	4.11	8.12	265	203	137	66
RCP4.5												
2021–2040 гг.	16.03	12.04	11.05	22.06	28.08	2.10	3.11	16.12	265	205	144	67
2041–2060 гг.	12.03	10.04	8.05	17.06	1.09	8.10	6.11	13.12	276	210	153	76
2081–2099 гг.	8.03	5.04	4.05	10.06	6.09	12.10	10.11	20.12	287	219	161	88
RCP8.5												
2021–2040 гг.	11.03	11.04	12.05	24.06	30.08	4.10	6.11	14.12	278	209	145	67
2041–2060 гг.	4.03	6.04	5.05	15.06	7.09	11.10	11.11	27.12	298	219	159	84
2081–2099 гг.	–	27.03	24.04	28.05	22.09	25.10	24.11	–	365	242	184	117

Примечание – прочерк означает отсутствие устойчивого перехода

На 6-7 дней сместился переход через +10 °С весной на более ранние, а осенью – на более поздние сроки. В результате, период активной вегетации растений в горах увеличился на 13 дней. Наибольшие изменения произошли в сроках весеннего и осеннего перехода температур воздуха через +15 °С, определяющих летний сезон. Его продолжительность на яйлах за последние 20 лет по сравнению с базовым периодом увеличилась более чем в 2 раза. Расчёты по сценарию RCP4.5 показали, что наблюдавшиеся в начале XXI столетия темпы смещения границ пороговых температур замедлятся, во втором 20-летии претерпят незначительные изменения и сохранятся на уровне 1998–2017 гг. В дальнейшем, в связи с ростом температур, произойдет постепенное смещение дат весеннего перехода температур через 0, +5, +10 и +15 °С на более ранние сроки, а осенью – на более поздние. К концу XXI века, по сравнению с базовым периодом (1961–1990 гг.), продолжительность зимнего сезона в горах сократится на месяц и составит 78 дней, а летнего увеличится на два месяца: с 28 до 88 дней.

По жёсткому сценарию RCP8.5 ожидается сохранение темпов смещения границ климатических сезонов, наблюдавшееся в первые десятилетия XXI столетия.

В результате к 2081–2099 гг. в течение календарного года температуры будут устойчиво выше 0 °С, что приведёт к исчезновению зимы на яйлах как таковой, а продолжительность летнего сезона превысит 3,5 месяца.

На побережье, в связи с ростом температур за последние 20 лет, выявлено смещение перехода температур через +5 °С по сравнению с базовым периодом весной в сторону более ранних дат, а осенью – более поздних (Таблица 3.8).

Установлено, что повышение температур на побережье шло не равномерно, а в порядке убывания с запада на восток. В результате в центральной части ЮБК весной переход температур стал осуществляться на 13-17 дней раньше, а осенью – на 10-4 дней позже, продолжительность периода выросла на 23-21 дня. На восточной границе ЮБК эти показатели составили соответственно всего 8, 1 и 9 дней.

Расчёты по среднему сценарию RCP4.5 показали, что в первой половине XXI столетия переход температуры через +5 °С изменится незначительно по сравнению с 1998–2017 гг., а в отдельных пунктах (Никитский сад) даже сдвинется на поздние сроки. При этом осенняя тенденция смещения сохранится, но скорость его замедлится.

Предполагается, что к концу XXI столетия в прибрежной зоне ЮБК в течение всего года температуры воздуха будут устойчиво выше +5 °С. При неблагоприятном сценарии RCP8.5 такое повышение температур в Ялте ожидается уже к 30-м годам, а на остальной территории побережья – к середине столетия [192].

В связи с изменением продолжительности периода с температурами выше +5 °С изменятся и суммы температур в случае реализации обоих сценариев. В 2021–2040 гг., при реализации сценария RCP4.5, суммы температур в центральной части побережья и в горах сохранятся примерно на уровне 1998–2017 гг., а в районе Алушты – вырастут на 160 °С. В этот период при сценарии RCP8.5 они вырастут на 350-220 °С в районе Ялты – Никитского сада, на 450 °С – в районе Алушты и только на 100 °С – в районе Ай-Петри.

С середины XXI столетия ожидается дальнейший рост температур по обоим сценариям. В 2081–2099 гг. в результате более интенсивного потепления в восточной части ЮБК, суммы температур выше +5 °С в районе Алушты и Никитского сада практически сравняются и по сценарию RCP4.5 достигнут 5350 °С, в Ялте – 5600 °С, на Ай-Петри – 2900 °С. По сценарию RCP8.5 они будут выше соответственно на 830,

770 и 600 °С (Таблица 3.9).

Таблица 3.8 – Даты устойчивого перехода средней суточной температуры воздуха через +5, +10, +15, +20 °С и продолжительность периода с этими температурами на Южном берегу Крыма при сценариях изменения климата RCP4.5 и RCP8.5

Период	Дата устойчивого перехода средних суточных температур через 5, 10, 15 и 20 °С								Продолжительность периода (дни) с температурами выше			
	Весной				Осенью							
	5 °С	10 °С	15 °С	20 °С	20 °С	15 °С	10 °С	5 °С	5 °С	10 °С	15 °С	20 °С
Ялта												
1961–1990 гг.	5.03	11.04	12.05	14.06	9.09	7.10	11.11	31.12	301	214	148	87
1998–2017 гг.	20.02	8.04	7.05	4.06	17.09	12.10	16.11	10.01	324	222	158	105
RCP4.5												
2021–2040 гг.	22.02	7.04	5.05	5.06	18.09	16.10	14.11	28.01	340	221	164	105
2041–2060 гг.	–	4.04	2.05	1.06	22.09	20.10	18.11	–	365	228	171	113
2081–2099 гг.	–	30.03	28.04	28.05	25.09	23.10	22.11	–	365	237	178	120
RCP8.5												
2021–2040 гг.	–	4.04	5.05	7.06	19.09	18.10	18.11	–	365	228	166	104
2041–2060 гг.	–	30.03	30.04	31.05	25.09	23.10	25.11	–	365	240	176	117
2081–2099 гг.	–	15.03	19.04	18.05	8.10	5.11	15.12	–	365	275	200	143
Никитский сад												
1961–1990 гг.	9.03	13.04	13.05	19.06	4.09	7.10	5.11	20.12	286	206	147	77
1998–2017 гг.	20.02	13.04	10.05	10.06	15.09	12.10	12.11	24.12	307	213	155	97
RCP4.5												
2021–2040 гг.	01.03	9.04	5.05	9.06	14.09	13.10	10.11	31.12	305	215	161	97
2041–2060 гг.	28.02	6.04	3.05	4.06	18.09	17.10	13.11	21.01	327	221	167	106
2081–2099 гг.	–	2.04	29.04	30.05	21.09	20.10	17.11	–	365	229	174	114
RCP8.5												
2021–2040 гг.	27.02	7.04	6.05	11.06	16.09	15.10	13.11	25.01	332	220	162	97
2041–2060 гг.	–	2.04	30.04	3.06	22.09	20.10	19.11	–	365	231	173	111
2081–2099 гг.	–	21.03	20.04	20.05	5.10	1.11	6.12	–	365	260	195	138
Алушта												
1961–1990 гг.	13.03	15.04	16.05	19.06	3.09	30.09	31.10	19.12	281	199	137	76
1998–2017 гг.	5.03	14.04	12.05	9.06	11.09	6.10	7.11	20.12	290	207	147	94
RCP4.5												
2021–2040 гг.	1.03	8.04	8.05	8.06	14.09	11.10	8.11	23.12	297	214	156	98
2041–2060 гг.	23.02	5.04	5.05	4.06	18.09	15.10	11.11	18.01	329	220	163	106
2081–2099 гг.	–	31.03	2.05	31.05	19.09	18.10	15.11	–	365	229	169	111
RCP8.5												
2021–2040 гг.	20.02	6.04	8.05	10.06	15.09	11.10	10.11	25.01	339	218	156	97
2041–2060 гг.	–	31.03	2.05	2.06	21.09	17.10	17.11	–	365	231	168	111
2081–2099 гг.	–	15.03	22.04	21.05	4.10	30.10	4.12	–	365	264	191	136

Примечание – прочерк означает отсутствие устойчивого перехода

Таблица 3.9 – Характеристика температурного режима на Южном берегу Крыма при различных климатических сценариях

Период, сценарии		Метеостанция							
		Ялта				Никитский сад			
		+5° С	+10 °С	+15 °С	+20 °С	+5 °С	+10 °С	+15 °С	+20 °С
1961–1990 гг.		4469	3831	3004	1926	4288	3624	2846	1537
1998–2017 гг.		4925	4213	3411	2475	4664	3943	3219	2148
2021–2040 гг.	RCP4.5	5023	4226	3505	2462	4656	4064	3381	2241
	RCP8.5	5281	4319	3542	2448	4891	4132	3401	2252
2041–2060 гг.	RCP4.5	5377	4423	3710	2684	4991	4247	3567	2485
	RCP8.5	5630	4679	3878	2832	5420	4476	3748	2650
2081–2099 гг.	RCP4.5	5619	4684	3940	2916	5339	4492	3795	2733
	RCP8.5	6396	5599	4674	3669	6185	5314	4506	3496
Период, сценарии		Метеостанция							
		Алушта				Ай-Петри			
		+5° С	+10 °С	+15 °С	+20 °С	+5 °С	+10 °С	+15 °С	+20 °С
1961–1990 гг.		4109	3505	2726	1535	2357	2196	1652	397
1998–2017 гг.		4452	3840	3090	2154	2655	2500	1994	1095
2021–2040 гг.	RCP4.5	4618	4027	3296	2273	2705	2556	2082	1108
	RCP8.5	4905	4070	3292	2250	2756	2590	2095	1111
2041–2060 гг.	RCP4.5	4970	4214	3500	2494	2858	2700	2259	1282
	RCP8.5	5413	4451	3665	2659	3042	2864	2403	1453
2081–2099 гг.	RCP4.5	5381	4450	3693	2671	3060	2902	2454	1532
	RCP8.5	6204	5343	4438	3467	3749	3499	3056	2199

В течение последних 20 лет существенного смещения границ перехода температур через +10 °С на более ранние сроки весной в районе Ялты-Алушты не отмечено (0-3 дня), осенью же он стал отмечаться на 5-7 дней позже. Расчёты дат наступления перехода температур через +10 °С по сценариям RCP4.5 и RCP8.5 показывают, что скорость расширения границ и увеличение продолжительности периода будут нарастать на побережье с запада на восток, причем сдвиги весной на более ранние сроки будут сильнее, чем на поздние – осенью.

В первой половине XXI столетия сроки перехода и продолжительность периода с температурами выше +10 °С на побережье будут незначительно отклоняться от показателей 1998–2017 гг. В 2041–2060 гг. по сценарию RCP4.5 (RCP8.5) они будут наступать раньше в центральной части на 4 дня, а на восточной границе – на 9 дней; продолжительность периода увеличится соответственно на 6 и на 13 дней.

Более существенны отклонения, рассчитанные по сценарию RCP8.5. В 2041–2060 гг. упреждение начала весны по сравнению с 1998–2017 гг. предположительно составит в центральной части ЮБК 9 дней, а на восточной границе – 14 дней; продолжительность периода увеличится соответственно на 18 дней и на 24 дня.

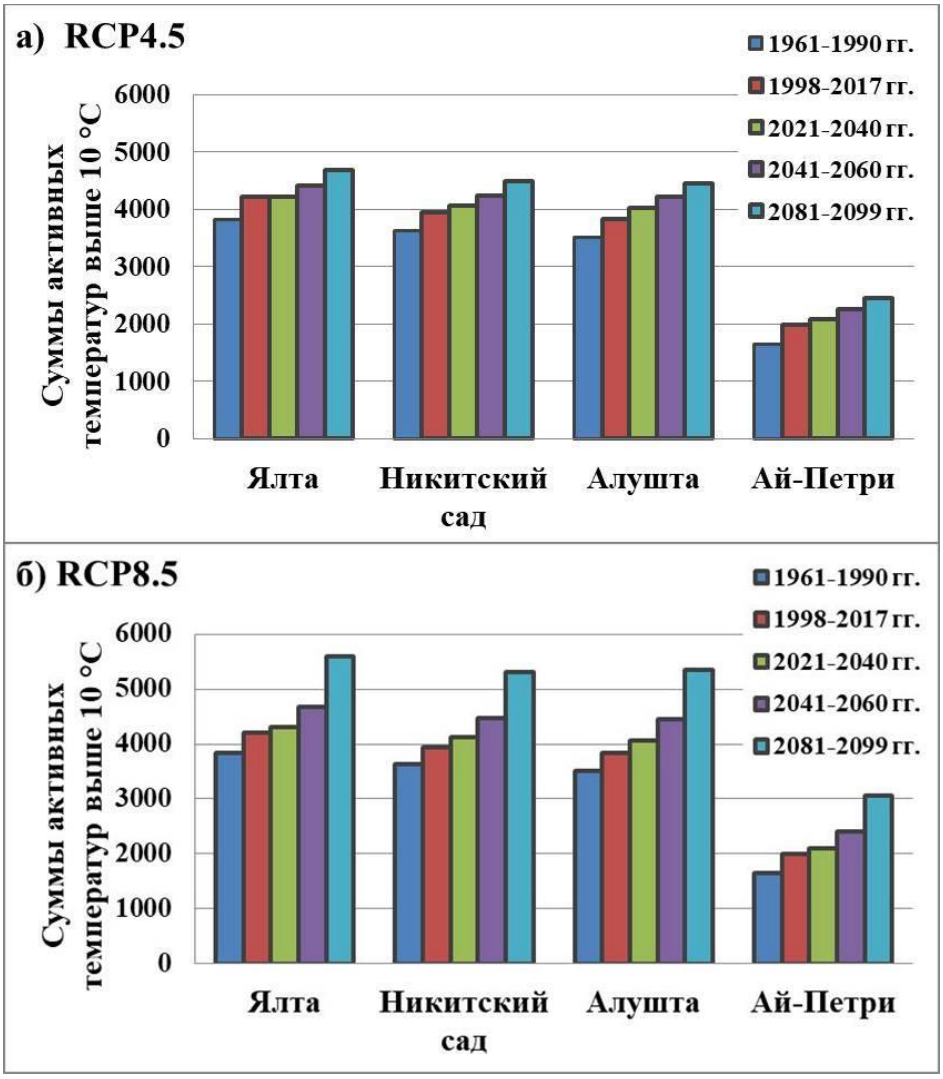
Особенно резкие изменения ожидаются в последнее 20-летие XXI века. Разница между датами перехода температуры воздуха через +10 °С в 1998–2017 гг. и в 2081–2099 гг. значительно возрастёт и достигнет весной и осенью 23-30 дней. В результате продолжительность периода к концу столетия будет длиннее, чем в первые десятилетия, на 1,5-2 месяца.

Ожидается постепенное нарастание сумм температур выше +10 °С по первому и второму сценариям почти до конца XXI века, и только в 2081–2099 гг. по сценарию RCP8.5 должен произойти резкий скачок, связанный с увеличением продолжительности периода с этими температурами (Рисунок 3.12).

В 2021–2040 гг. на побережье ожидается неравномерный рост термических ресурсов с нарастанием в направлении с запада на восток. После 2040 г. на всей территории ЮБК скорости нарастания выровняются. Темпы увеличения сумм активных температур выше +10 °С по сценарию RCP4.5 будут возрастать в районе Ялты с 10 °С/10 лет в 2021 г. до 130 °С/10 лет в 2099 г., в районе Никиты, соответственно, с 60 °С/10 лет до 120 °С/10 лет, в районе Алушты – с 95 °С/10 лет до 120 °С/10 лет, в горах на плато – с 50 °С/10 лет до 100 °С/10 лет. По наиболее неблагоприятному сценарию RCP8.5 предполагаемый рост сумм температур в последнем 20-летнем периоде на побережье составит 400-450 °С/10 лет, на плато – 300 °С/10 лет.

В результате глобального потепления за последние двадцать лет в сравнении периодом 1961–1990 гг. переход температуры воздуха через +15 °С весной стал осуществляться на побережье раньше на 3-5 дней, а осенью – позже на 5-7 дней (Таблица 3.8). Смещение границ периода с температурой воздуха выше +20 °С произошло почти в 2 раза сильнее и составило весной – 9-10 дней, а осенью – 6-11 дней. В результате роста температур с мая по октябрь в 1998–2017 гг. продолжительность летнего сезона на побережье увеличилась в среднем на 10 дней и составила 147-158 дней, а самой теплой его части – на 18-20 дней (до 94-105 дней).

Суммы активных температур воздуха выше +15 °С по отношению к базовому периоду выросли в среднем на 350-400 °С, а выше +20 °С – на 550-600 °С (Таблица 3.9).



1961–1990 гг. – базовый (фоновый) климатический период,

1998–2017 гг. – современный период,

2021–2040 гг., 2041–2060 гг. и 2081–2099 гг. – климатические проекции.

Рисунок 3.12 – Сравнительная характеристика сумм температур за период с температурой выше +10 °С в пунктах метеорологических наблюдений на Южном берегу Крыма при сценариях изменения климата: а) – RCP4.5, б) – RCP8.5

В 2021–2040 гг. как по сценарию RCP4.5, так и по сценарию RCP8.5 заметный рост сумм температур выше +15 и +20 °С ожидается только в районе Никиты и

Алушты, в районе Ялты они практически не изменятся. После 2040 г. в случае реализации сценария RCP4.5, темпы роста температур выше +15 и +20 °С должны быть ниже в два-три раза, чем в 1998–2017 гг., а в случае реализации сценария RCP8.5 – выше, особенно в 2081–2099 гг. (до полутора-двух раз).

Таким образом, проведен анализ данных о прошлых, современных и ожидаемых в будущем изменениях гидротермического режима на территории Южного берега Крыма.

На основании ансамблевой климатической проекции получены численные оценки изменения температуры до конца XXI века. С 2021 по 2040 год на ЮБК ожидается сохранение температур в отдельные месяцы на уровне 2001–2017 гг. в случае реализации климатического сценария RCP4.5. При этом предполагается рост температур в январе, апреле и в октябре (примерно на 1 °С), и небольшое снижение в марте, июне, августе и в ноябре (менее 0,5 °С). В середине столетия ожидается небольшой равномерный рост температур во все месяцы года (в пределах 0,5-1 °С). В конце столетия – незначительное повышение температур только в теплый период года при стабилизации в холодный период. Наибольший прирост температур по отношению к климатической норме 1961–1990 годов при наиболее неблагоприятном сценарии RCP8.5 предполагается в июле-октябре – до 5-6 °С, наименьший – в ноябре, декабре и апреле (на 3,5-4 °С).

При реализации любого сценария изменения климата, на территории ЮБК ожидается рост тепловых ресурсов. Климатические изменения на протяжении XXI века будут развиваться по сходным направлениям: как и в прошедшие десятилетия: наибольший рост температур ожидается в летние и осенние месяцы, а наименьший – в зимние и весенние. После значительных темпов роста в 1998–2017 гг., по наиболее реалистичному сценарию RCP4.5, скорость нарастания тепла снизится и активизируется только в последнем 20-летии XXI века. По самому неблагоприятному сценарию RCP8.5 в середине и во второй половине столетия предполагается сохранение равномерного повышения температуры с резким возрастанием в 2081–2099 гг.

При реализации наиболее вероятного сценария изменения климата RCP4.5 на ЮБК к концу XXI века, по сравнению с базовым климатическим периодом 1961–1990 гг., следует ожидать увеличение средних сумм активных температур воздуха

выше +10 °С на 800-950 °С, а при реализации наиболее неблагоприятного сценария RCP8.5 – увеличение сумм температур достигнет 1400-1800 °С.

Приведенные особенности теплообеспеченности территории Южного берега Крыма необходимо учитывать при районировании сортов новых комплексно-устойчивых культур.

Представленные в работе результаты и подходы к многомерной обработке метеорологических данных можно использовать для изучения и сценарных оценок будущего состояния окружающей среды в условиях глобального изменения климата, а также для разработки мероприятий по адаптивному пространственно-временному природопользованию.

РАЗДЕЛ 4
ОЦЕНКА ЭКОЛОГИЧЕСКИХ УСЛОВИЙ МЕСТООБИТАНИЙ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ АБОРИГЕННОЙ ФЛОРЫ ЮЖНОГО БЕРЕГА КРЫМА

Сосудистые растения играют важнейшую экологическую роль в устойчивости и существовании всех типов наземных экосистем [296]. В связи с этим, изучение, оценка, моделирование и прогнозирование на различных масштабных уровнях экологических условий их местообитаний является необходимой составляющей при пространственной оценке биоразнообразия [295]. Получение знаний о закономерностях пространственного распределения экологических условий местообитаний растений (условий экотопа) в свете современных концепций устойчивого развития относится одной из важнейших фундаментальных научных задач, как для оценки современного, так и потенциального состояния биоразнообразия региона.

Анализ экологических характеристик местообитаний аборигенных видов растений в условиях изменения климата позволяет оценить и спрогнозировать возможные темпы трансформации растительности и сукцессионные перестройки фитоценозов, а также разработать рекомендации по их охране и оптимизации природопользования.

С помощью базы данных «Экодата», содержащей унифицированную информацию о размещении видов растений вдоль градиентов факторов-условий и факторов-ресурсов [151, 153, 154] была определена экологическая толерантность *Quercus pubescens*, *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides*, *Arbutus andrachne*, *Cornus mas*, *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica* на Южном берегу Крыма и экологические факторы, лимитирующие их развитие (Таблицы 4.1–4.2).

В работе были использованы данные исследований растительных сообществ и экосистем на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, проведённые в 1976–1977 гг. В.Н. Голубевым и В.В. Корженевским [54]. От 400 м над уровнем моря до яйлы были заложены 26 высотных мониторинговых профилей, фиксированных в пространстве. На трансектах через каждые 25 м высоты закладывались пробные площадки в 100 м², выполненные по принятой методике [54]. На заложенных трансектах были построены гипсометрические схемы простирания профилей, установлены формы рельефа с указанием их геохронологического возраста, состава

горных пород и определен характер современных экзогенных процессов, выполнены полные геоботанические описания растительности [255, 296], в которых зафиксирован состав сообществ, участие видов в сложении растительного покрова [269].

Таблица 4.1 – Экологическая толерантность *Carpinus orientalis*, *Arbutus andrachne*, *Quercus pubescens* и *Cornus mas* на Южном берегу Крыма и экологические факторы, лимитирующие их развитие

Факторы-условия и факторы-ресурсы	Вид					
	Carpinus orientalis			*Arbutus andrachne*		
	min	opt	max	min	opt	max
Освещение (Lc), %	4,8	21,8	63,3	21,8	37,2	60,0
Средняя температура июля (tmVII), °C	20,6	22,1	23,8	21,5	23,8	26,0
Сумма активных температур воздуха выше 10 °C (tm>10), °C	3222	3605	4036	3462	4036	4610
Аридность-гумидность (Om), мм	–822	–378	111	–778	–333	111
Средняя температура февраля (Cr), °C	–3,4	3,4	10,3	–1,0	4,5	10,9
Континентальность (Kn), %	124	143	161	137	151	164
Индекс сухости (Hd)	2,6	1,9	1,3	2,7	2,4	2,0
Факторы-условия и факторы-ресурсы	*Quercus pubescens*			*Cornus mas*		
	min	opt	max	min	opt	max
Освещение (Lc), %	15,4	33,6	60,0	7,5	22,7	45,4
Средняя температура июля (tmVII), °C	19,6	22,1	24,5	13,7	19,0	24,2
Сумма активных температур воздуха выше 10 °C (tm>10), °C	2983	3605	4227	1500	2840	4132
Аридность-гумидность (Om), мм	–111	422	911	–422	67	511
Средняя температура февраля (Cr), °C	–1,1	6,3	13,1	–3,4	4,0	11,4
Континентальность (Kn), %	136	151	169	91	133	176
Индекс сухости (Hd)	2,6	1,8	1,2	1,6	1,2	0,6

Из 26 мониторинговых высотных профилей, репрезентативно представляющих всю территорию центральной части южного макросклона Главной Гряды, нами были выбраны 4: Мониторинговый профиль 1, г. Могаби – Ай-Петринская яйла; Мониторинговый профиль 3, водопад Учан-су – Ялтинская яйла; Мониторинговый профиль 7, Никитский хребет – Никитская яйла и Мониторинговый профиль 10, п. Кипарисное – г. Шарха – Бабуган-яйла. На каждом мониторинговом профиле выбраны по три учётные площадки на высотах 400, 600 и 800 м [269]. Дополнительно ниже мониторинговых профилей были включены в исследование две

площадки, расположенные в нижней зоне южного склона Главной гряды на высотах 100 и 200 м над уровнем моря (Рисунок 4.1, Приложение Г, Таблица Г.1).

Таблица 4.2 – Экологическая толерантность *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и *Sorbus domestica* на Южном берегу Крыма и экологические факторы, лимитирующие их развитие

Факторы-условия и факторы-ресурсы	Вид					
	Juniperus excelsa			*Juniperus deltoides*		
	min	opt	max	min	opt	max
Освещение (Lc), %	32,7	42,7	63,3	26,3	39	53,3
Средняя температура июля (tmVII), °C	18,3	21,5	24,7	18,7	22,5	26,0
Сумма активных температур воздуха выше 10 °C (tm>10), °C	2648	3462	4275	2744	3701	4610
Аридность-гумидность (Om), мм	–1978	–822	333	–1000	–289	467
Средняя температура февраля (Cr), °C	–4,0	1,7	8,0	–2,9	1,7	6,9
Континентальность (Kn), %	103	151	200	70	123	174
Индекс сухости (Hd)	2,8	2,2	1,6	2,7	2,1	1,6
Факторы-условия и факторы-ресурсы	*Sorbus domestica*					
	min		opt		max	
Освещение (Lc), %	4,4		8,2		21,8	
Средняя температура июля (tmVII), °C	19,2		22,1		24,9	
Сумма активных температур воздуха выше 10 °C (tm>10), °C	2888		3605		4323	
Аридность-гумидность (Om), мм	–200		156		511	
Средняя температура февраля (Cr), °C	–3,4		2,9		9,7	
Континентальность (Kn), %	114		143		171	
Индекс сухости (Hd)	2,5		1,9		1,3	

Моделирование текущего состояния климатогенной динамики экологических условий местообитаний и ожидаемых в XXI веке по среднему климатическому сценарию изменений климата RCP4.5 осуществлено путём статистических расчётов зависимостей экотопических факторов от форм рельефа (высоты над уровнем моря, экспозиции и крутизны склона). В расчётах использованы результаты приведения температур и осадков к данным агрометеостанции Никитский сад. Для экологической оценки местообитаний использованы данные о терморежиме (средняя температура июля, сумма активных температур воздуха выше +10 °C), омброрежиме (аридность-гумидность климата), криорежиме (температура самого холодного

месяца), континентальности и увлажнения (индекс сухости Будыко) (Приложение Д, Таблицы Д.1–Д.4).



Рисунок 4.1 – Схема мониторинговых профилей на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор

На основе гипотезы об экологической индивидуальности видов и приуроченности к определенным местообитаниям [241, 290] построены модели пространственного распределения экологических условий местообитаний древесно-кустарниковых растений аборигенной флоры Южнобережья. Применение подхода в рамках закона толерантности и гипотезы об экологической индивидуальности видов позволяет проанализировать происходящую климатогенную динамику смещения точки оптимального значения вдоль вектора в одну или другую сторону на градиентах факторов-условий и факторов-ресурсов, получить информацию о тенденции использования ресурса, оценке степени напряжённости природно-климатических процессов.

Результаты положения исследуемых видов в экологическом пространстве местообитаний: средняя месячная температура июля (1), сумма активных температур воздуха выше +10 °С (2), аридность-гумидность (3), средняя месячная температура февраля (4), континентальность (5) и индекс сухости (6), в текущих и ожидаемых условиях изменений климата представлены в виде лепестковых диаграмм – экограмм (Таблицы 4.3–4.6, Приложение Е, Таблицы Е.1–Е.17). На диаграммах градиенты факторов среды: синий –

минимальное, зелёный – максимальное, красный – оптимальное значение.

Таблица 4.3 – Графические модели экологического диапазона *Quercus pubescens* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ливадия – г. Могаби – Ай-Петринская яйла

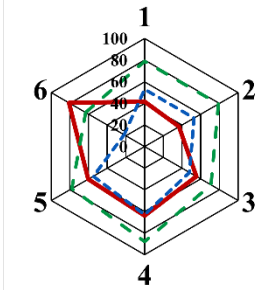
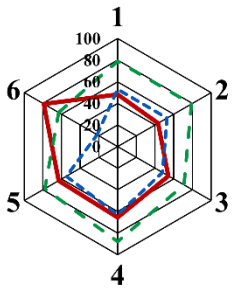
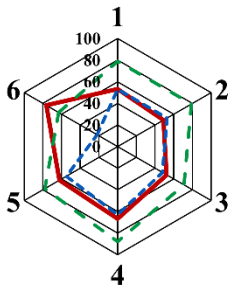
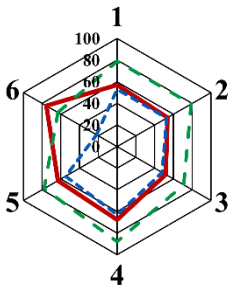
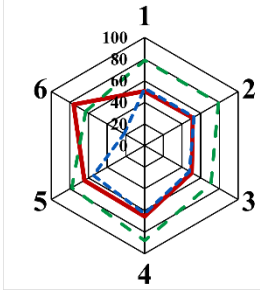
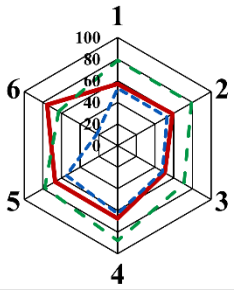
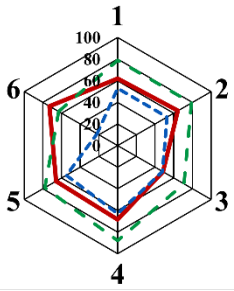
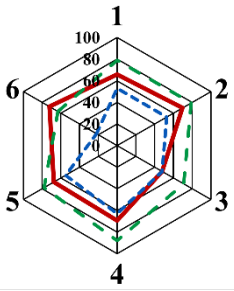
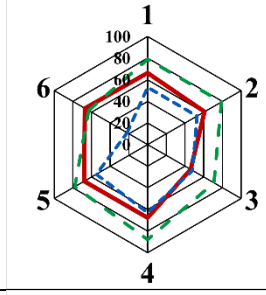
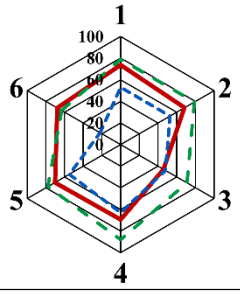
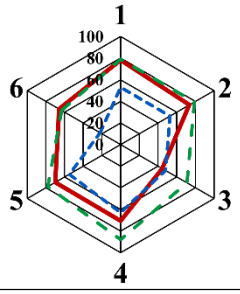
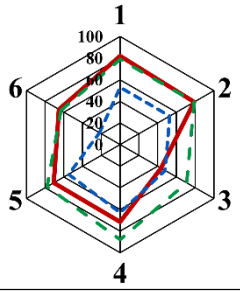
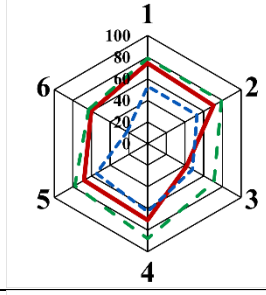
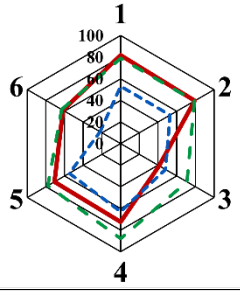
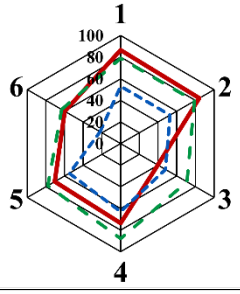
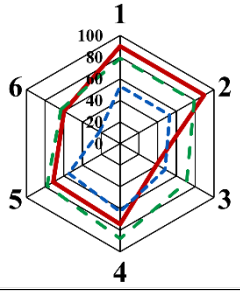
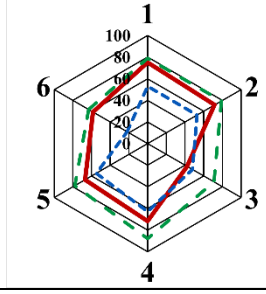
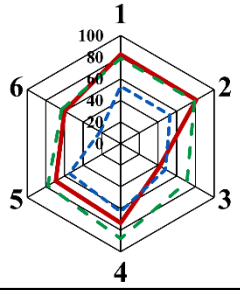
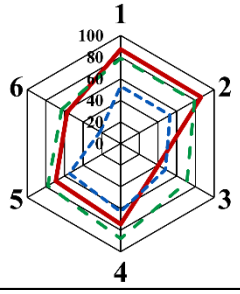
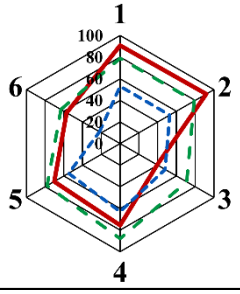
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица 4.4 – Графические модели экологического диапазона *Quercus pubescens* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ялта – водопад Учан-су – Ялтинская яйла

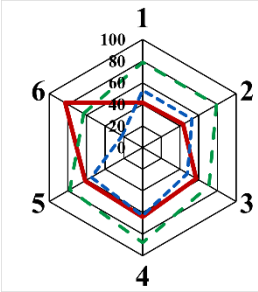
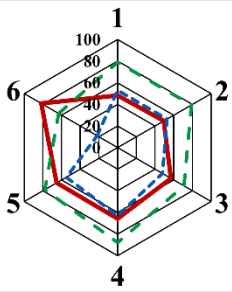
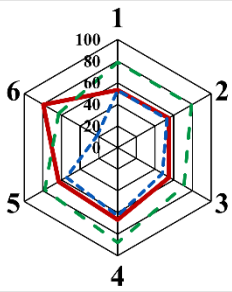
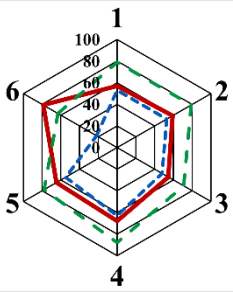
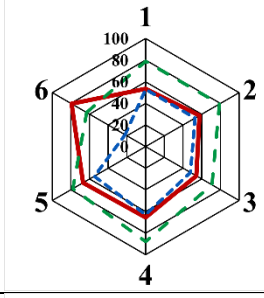
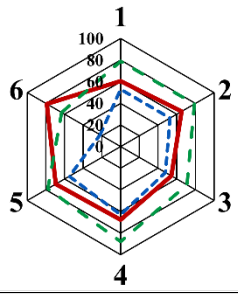
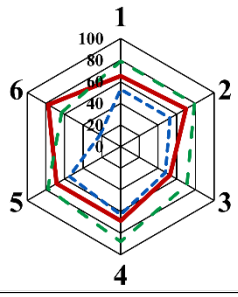
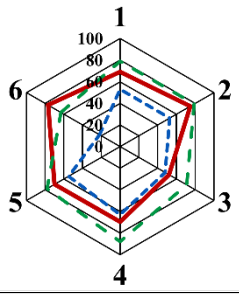
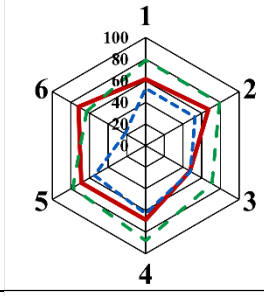
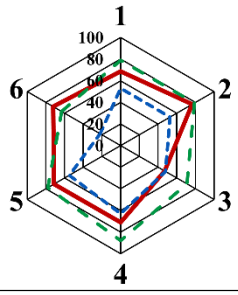
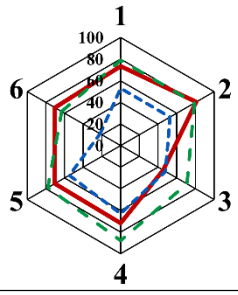
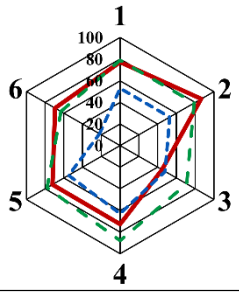
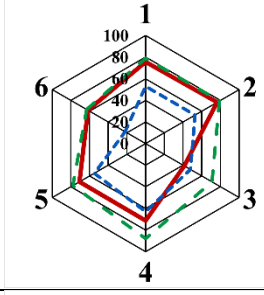
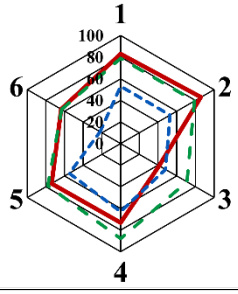
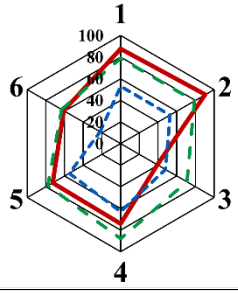
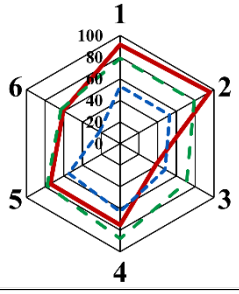
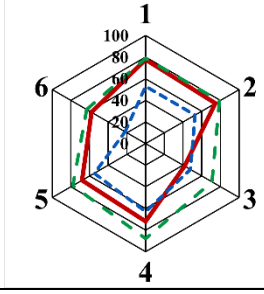
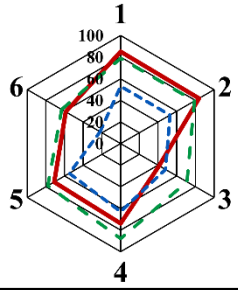
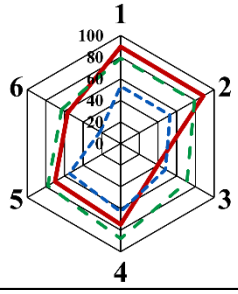
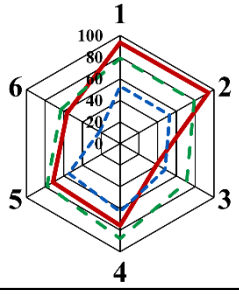
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 CP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица 4.5 – Графические модели экологического диапазона *Quercus pubescens* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник «Мыс Мартьян» – Никитский хребет – Никитская яйла

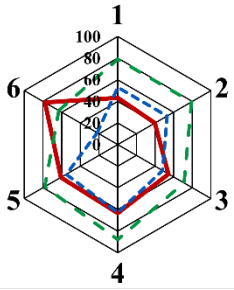
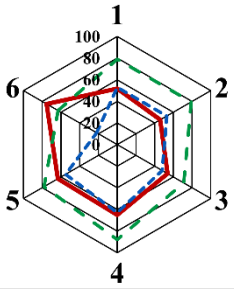
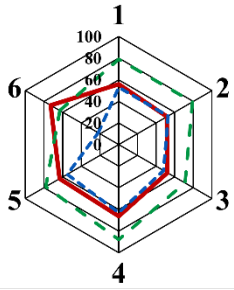
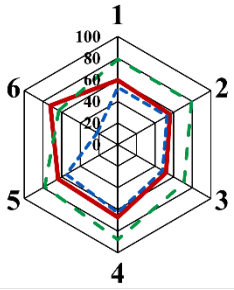
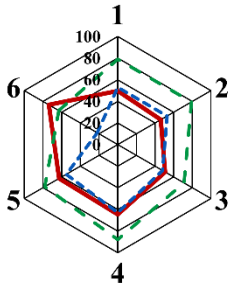
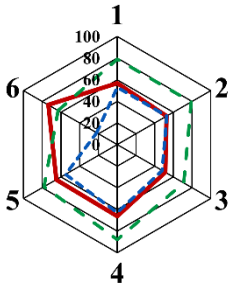
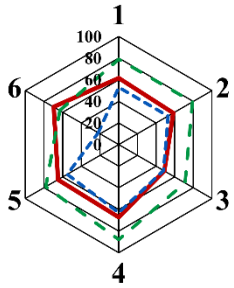
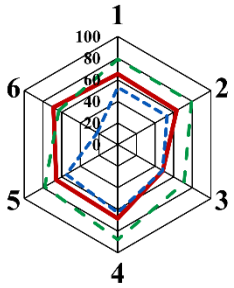
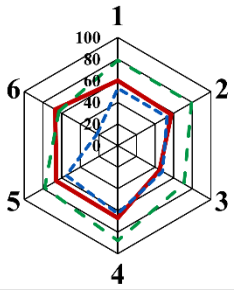
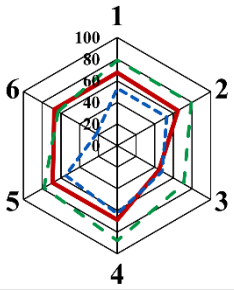
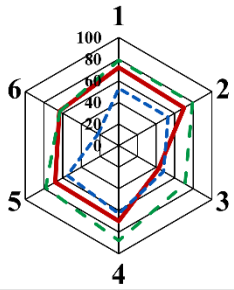
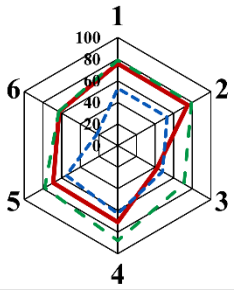
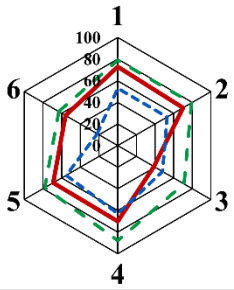
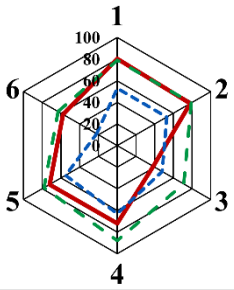
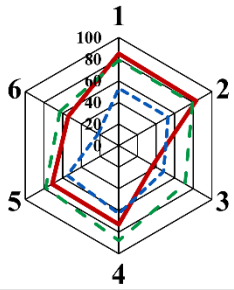
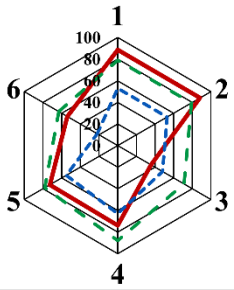
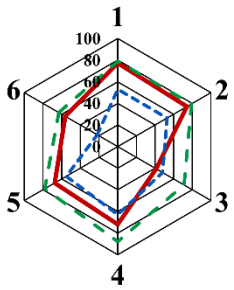
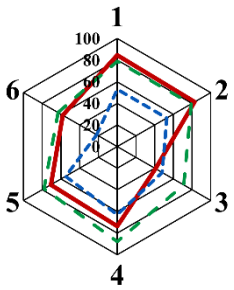
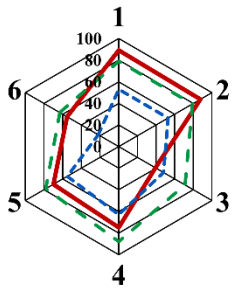
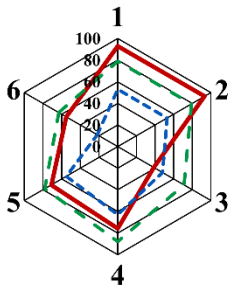
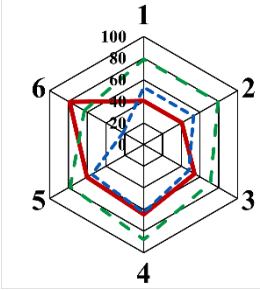
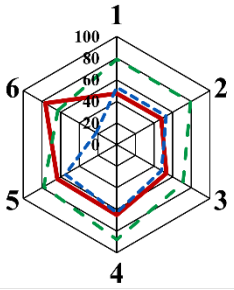
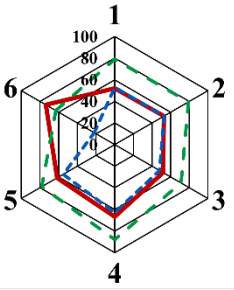
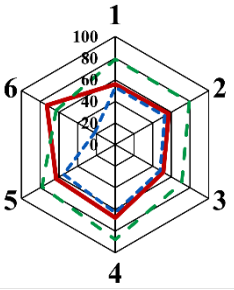
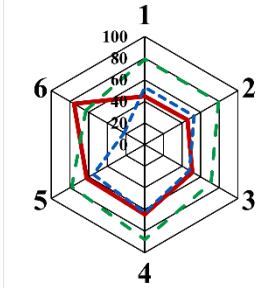
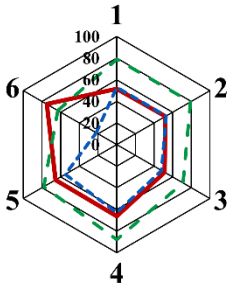
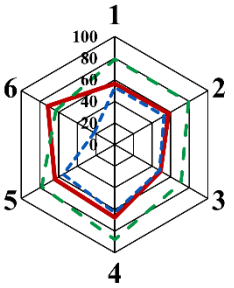
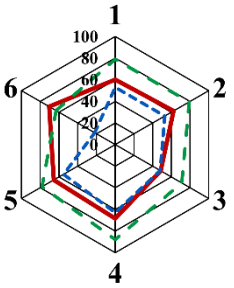
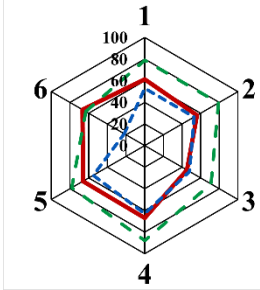
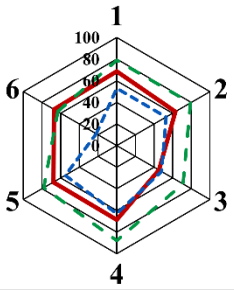
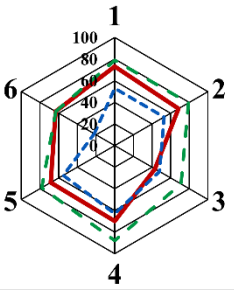
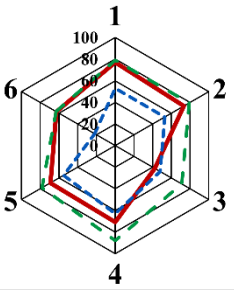
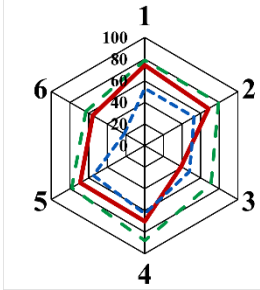
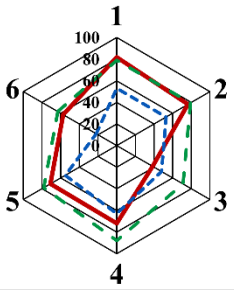
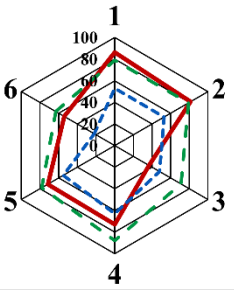
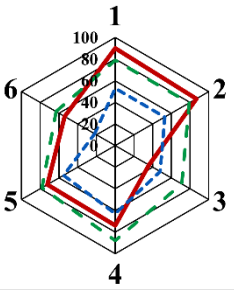
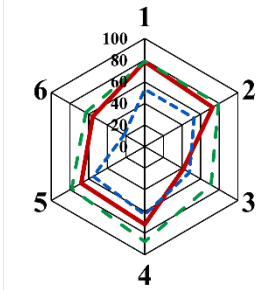
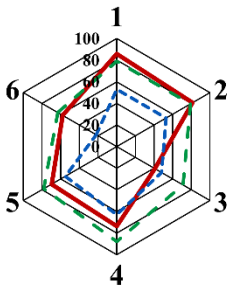
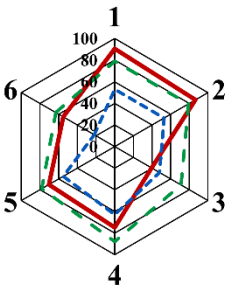
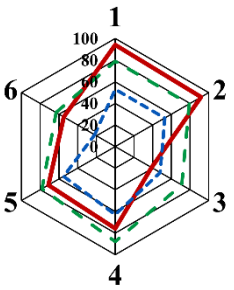
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица 4.6 – Графические модели экологического диапазона *Quercus pubescens* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник Партенит – п. Кипарисное – г. Шарха – Бабуган-яйла

Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Анализ экологической амплитуды исследованных видов по ряду факторов позволил установить, что с начала XXI столетия (2001–2017 гг.) в результате роста температур критическими для *Quercus pubescens* и *Sorbus domestica* являются термо- и омброрежим на высотах 100-200 м над уровнем моря. Оптимальные условия сложились на высотах около 400 м (Таблицы 4.3–4.6, Приложение Е, Таблицы Е.16–Е.17) [190].

За первые десятилетия XXI столетия достигли максимальных значений показатели терморежима на высотах 100 м над уровнем моря для *Juniperus excelsa* (Приложение Е, Таблицы Е.1–Е.2), и превысили на высотах 100-200 м – для *Cornus mas* и *Carpinus orientalis* (Приложение Е, Таблицы Е.8–Е.15).

Достигли оптимальных значений температуры на высотах 400 м над уровнем моря для *Arbutus andrachne* (Приложение Е, Таблицы Е.6–Е.7).

Сохраняется в пределах диапазона толерантности термический режим для *Juniperus deltoides* на высотах 100-800 м над уровнем моря (Приложение Е, Таблицы Е.3–Е.5).

В ходе исследований была также проанализирована динамика изменений относительной благоприятности условий среды, в которой произрастают аборигенные виды растений и ожидаемых при изменении климата по наиболее вероятному сценарию RCP4.5. Были выполнены расчёты коэффициентов удовлетворенности условий среды для модельных видов растений на высотах от 100 до 800 м над уровнем моря за периоды: 1981–2000, 2001–2017, 2041–2060 и 2081–2099 гг. (Рисунки 4.2–4.8). Коэффициент удовлетворённости среды (D) – это разница значений между экологическим фактором в анализируемом местообитании и оптимальным значением данного фактора для конкретного вида.

Коэффициент D по своему содержанию оценивает степень благоприятствования условий произрастания для того или иного вида и является мерой экологического дискомфорта популяции: чем выше значение этого коэффициента, тем в среднем условия местообитания менее соответствуют экологии изучаемого вида растения [102]. Величины рассчитанных коэффициентов удовлетворенности условиями среды изученных видов для наглядности представлены в графическом виде (Рисунки 4.2–4.8).



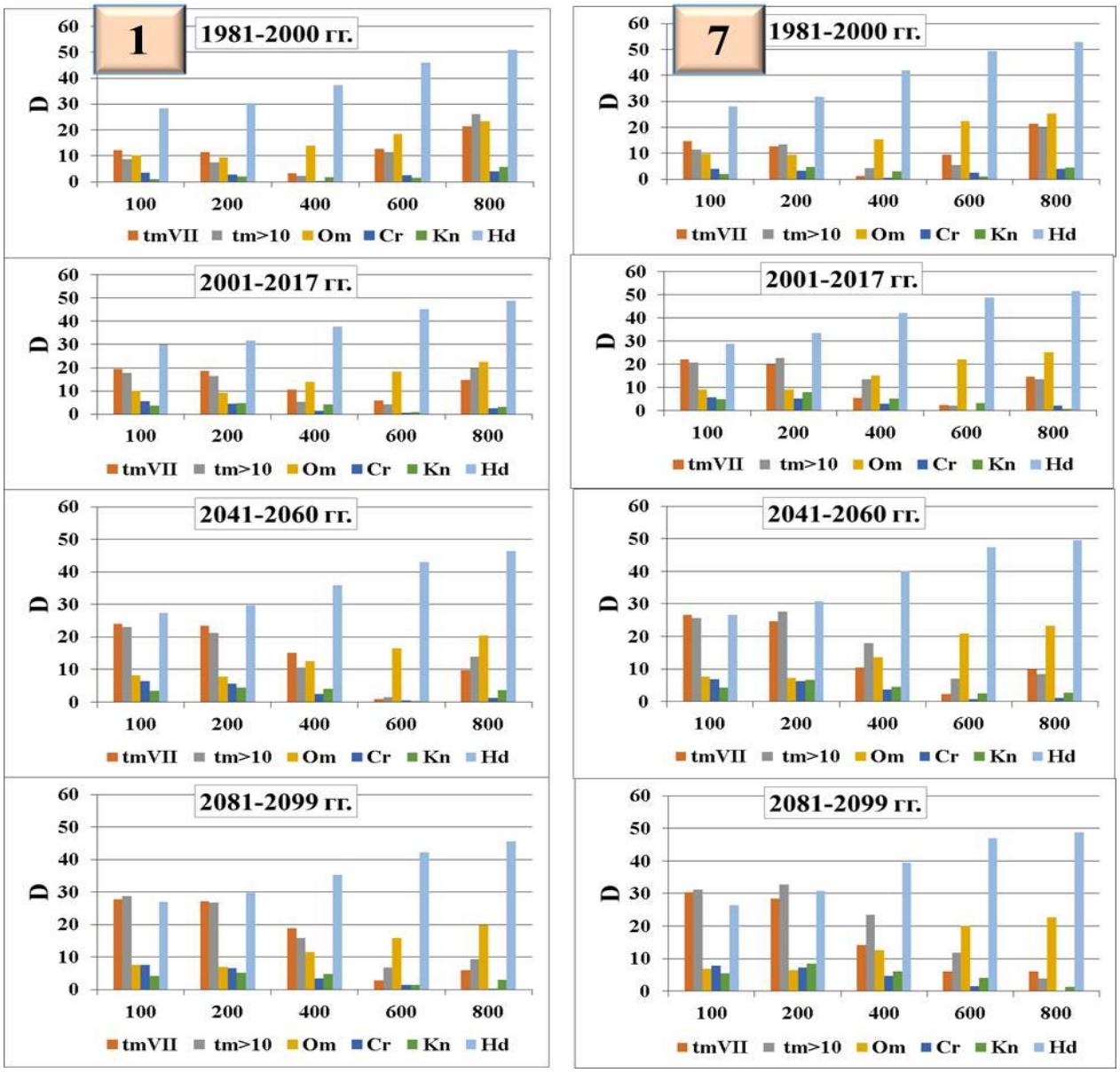
tmVII – термофактор; tm>10 – термофактор; Om – омброфактор;
Cr – криофактор; Kn – континентальность; Hd – увлажнение.

Рисунок 4.2 – Анализ степени расхождения между экологическим оптимумом *Quercus pubescens* и экологическими условиями местообитаний на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в условиях изменения климата по сценарию RCP4.5 (1, 3, 7 и 10 – номера профилей)

Для большинства видов максимальные значения D отмечены по термофактору и индексу сухости. Самые высокие значения по термофактору выявлены для *Cornus mas* (Рисунок 4.6).

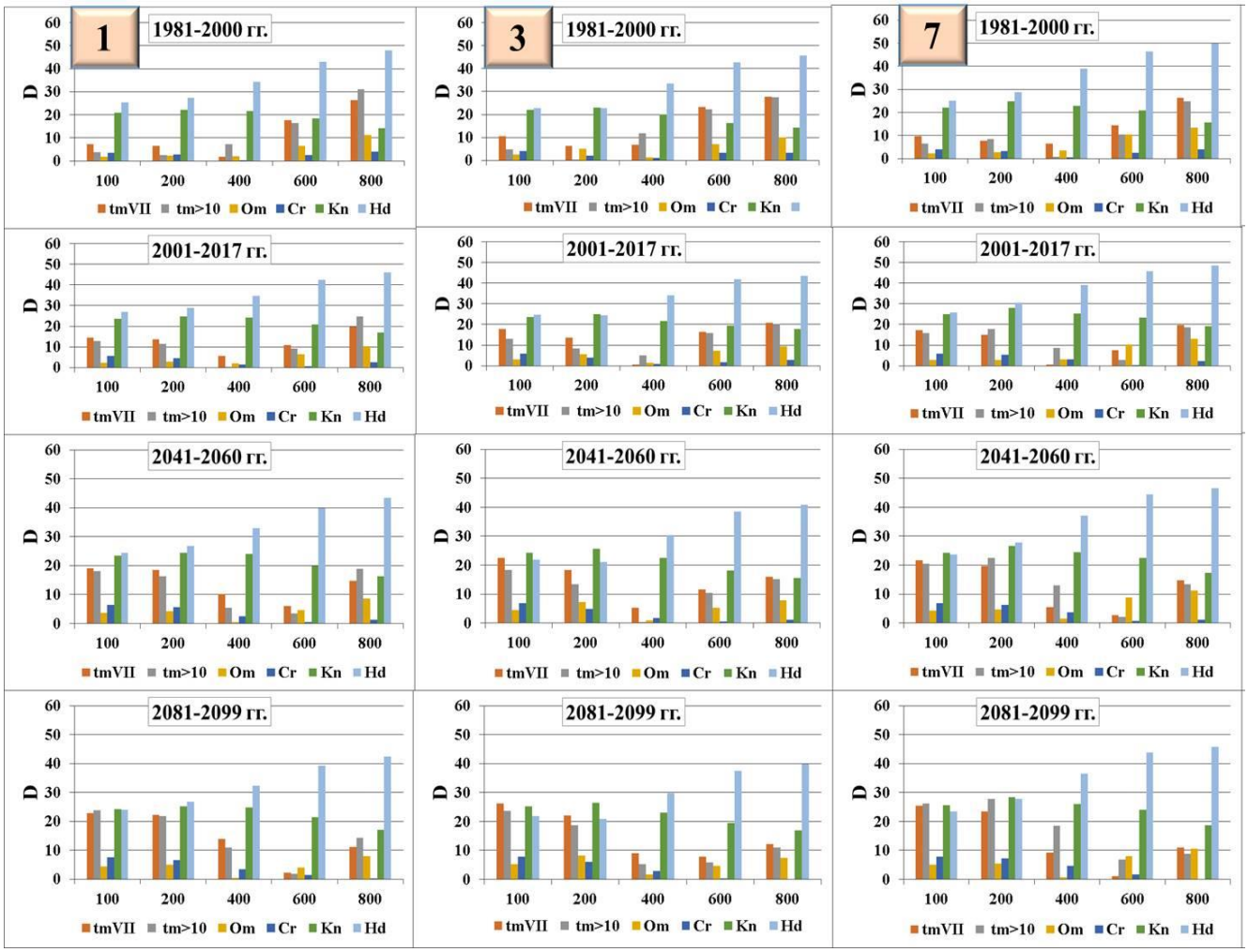
Проведённые исследования позволяют заключить, что основными лимитирующими факторами для исследованных видов на ЮБК в условиях

изменения климата являются характеристики термо- и гидрорежима, особенно это касается высот 100-200 м над уровнем моря.



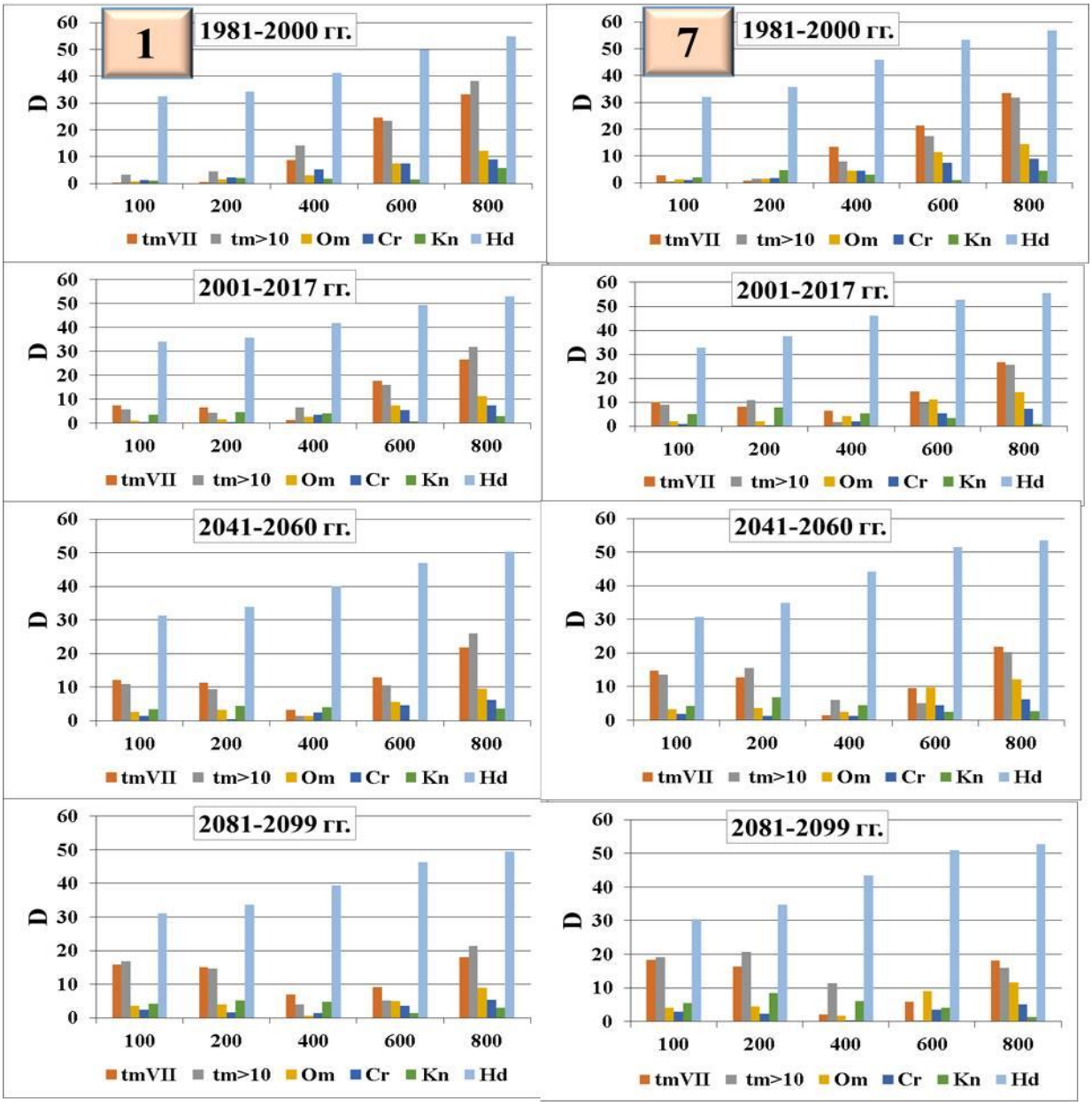
tmVII – термофактор; tm>10 – термофактор; Om – омброфактор; Cr – криофактор; Kn – континентальность; Hd – увлажнение.

Рисунок 4.3 – Анализ степени расхождения между экологическим оптимумом *Juniperus excelsa* и экологическими условиями местообитаний на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в условиях изменения климата по сценарию RCP4.5 (1 и 7 – номера профилей)



tmVII – термофактор; tm>10 – термофактор; Om – омброфактор; Cr – криофактор; Kn – континентальность; Hd – увлажнение.

Рисунок 4.4 – Анализ степени расхождения между экологическим оптимумом *Juniperus deltoides* и экологическими условиями местообитаний на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в условиях изменения климата по сценарию RCP4.5 (1, 3 и 7 – номера профилей)



tmVII – термофактор; tm>10 – термофактор; Om – омброфактор; Cr – криофактор; Kn – континентальность; Hd – увлажнение.

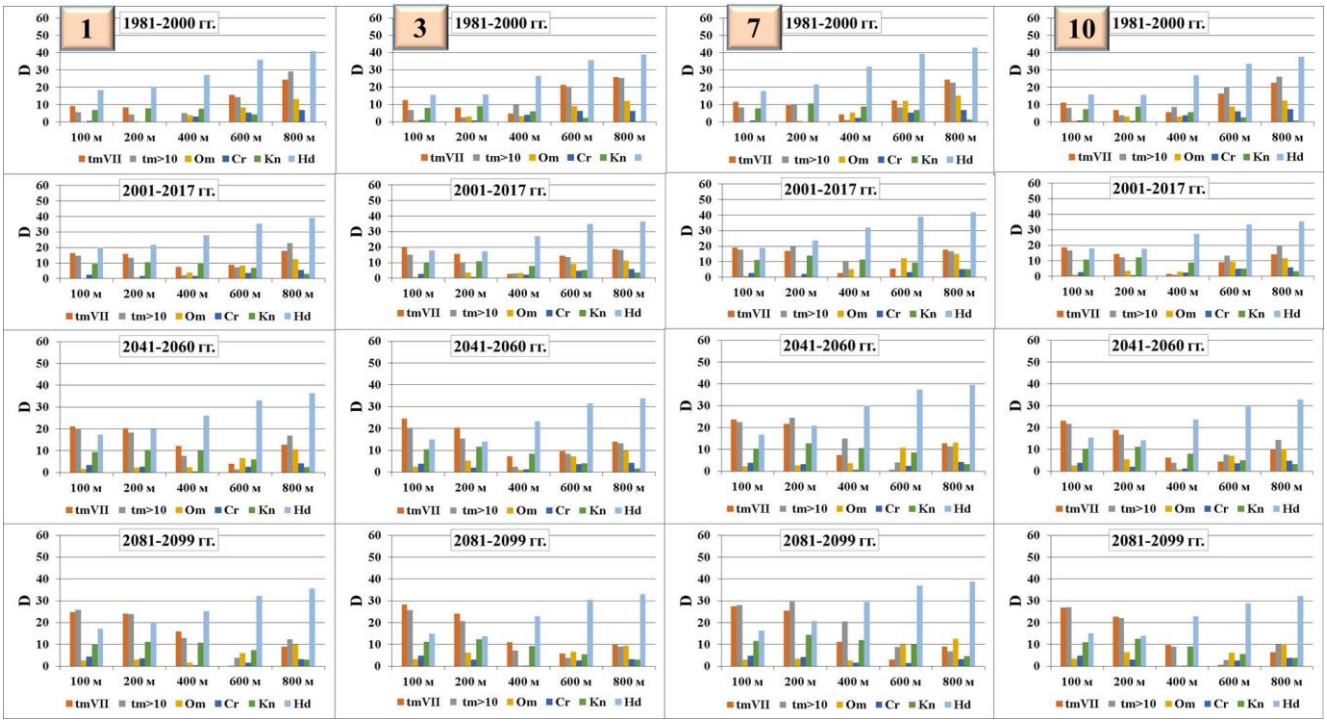
Рисунок 4.5 – Анализ степени расхождения между экологическим оптимумом *Arbutus andrachne* и экологическими условиями местообитаний на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в условиях изменения климата по сценарию RCP4.5 (1 и 7 – номера профилей)



tmVII – термофактор; tm>10 – термофактор; Om – омброфактор;

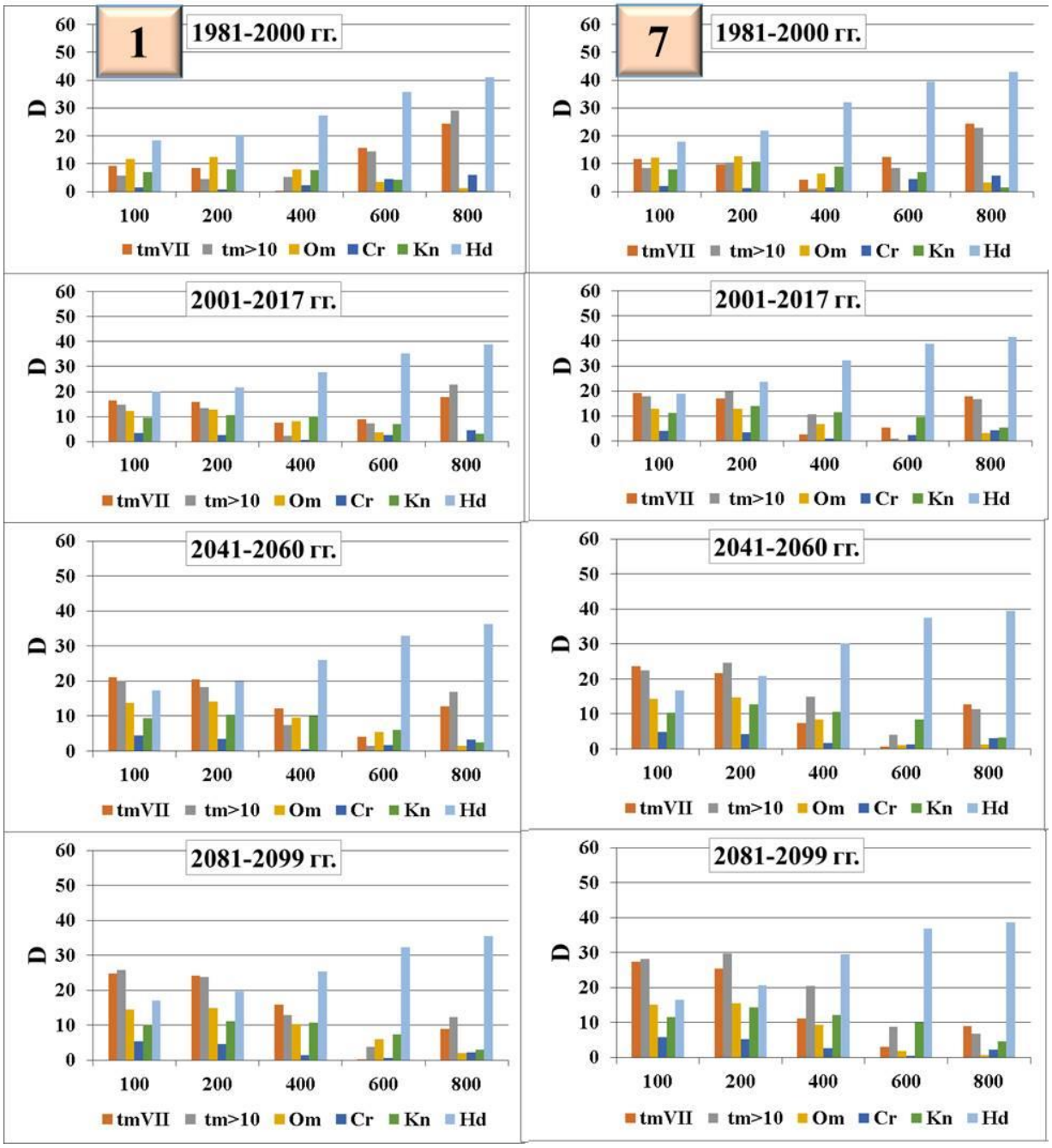
Cr – криофактор; Kn – континентальность; Hd – увлажнение.

Рисунок 4.6 – Анализ степени расхождения между экологическим оптимумом *Cornus mas* и экологическими условиями местообитаний на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в условиях изменения климата по сценарию RCP4.5 (1, 3, 7 и 10 – номера профилей)



tmVII – термофактор; tm>10 – термофактор; Om – омброфактор; Cr – криофактор; Kn – континентальность; Hd – увлажнение.

Рисунок 4.7 – Анализ степени расхождения между экологическим оптимумом *Carpinus orientalis* и экологическими условиями местообитаний на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в условиях изменения климата по сценарию RCP4.5 (1, 3, 7 и 10 – номера профилей)



tmVII – термофактор; tm>10 – термофактор; Om – омброфактор; Cr – криофактор; Kn – континентальность; Hd – увлажнение.

Рисунок 4.8 – Анализ степени расхождения между экологическим оптимумом *Sorbus domestica* и экологическими условиями местообитаний на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор в условиях изменения климата по сценарию RCP4.5 (1 и 7 – номера профилей)

За рассмотренный вековой период с 1981 по 2099 гг. (Рисунки 4.2–4.8) на ЮБК ожидается смещение климатических факторов из зоны оптимума, характерных для

развития *Quercus pubescens* с 200 до 600 м высоты над уровнем моря, *Juniperus excelsa* – с 200-400 до 600 м, *Juniperus deltoides* – с 100-400 до 600 м, *Arbutus andrachne* – с 100-200 до 400 м, *Cornus mas* – с 400-600 до 800 м, *Carpinus orientalis* – с 200 до 400-600 м и *Sorbus domestica* – с 200-400 до 600 м. Тенденции трансформации экофакторов местообитаний указывают на наиболее вероятные направления эколого-фитоценотической экспансии вида, на пути адаптогенеза. При сохранении тенденции роста температур, на ЮБК существует вероятность трансформации ландшафтов и сукцессионных перестроек на высотах около 100-200 м и 600 м над уровнем моря. Однако, сложность прогнозирования возможных темпов трансформации растительности и сукцессионных перестроек фитоценозов заключается в том, что изменение каждого отдельно взятого экологического фактора преломляет и трансформирует действие других факторов, специфичных для данного местообитания, поэтому реакция растений на изменения климата может быть прогнозируема лишь в самых общих чертах [39].

По результатам оценки степени текущих и ожидаемых изменений экологических условий местообитаний *Quercus pubescens, Juniperus excelsa, Juniperus deltoides, Arbutus andrachne, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*, при прогнозируемых изменениях климата по среднему сценарию RCP4.5, на Южном берегу Крыма можно ожидать к концу XXI столетия смещения их зон температурного оптимума по высоте среднем на 150-200 м.

Анализ экологических амплитуд исследуемых видов по ряду факторов позволил установить, что в результате роста температур, с начала XXI столетия границы толерантности *Quercus pubescens* и *Sorbus domestica* по факторам термо- и омброрежима на высотах 100-200 м над уровнем моря находятся в зоне пессимума. Оптимальные условия сложились на высотах около 400 м. Это может послужить отправной точкой для сукцессионных изменений на высотах около 100-200 м над уровнем моря, что требует более детальных мониторинговых исследований динамики растительного покрова в связи с изменениями климата [190].

За первые десятилетия XXI столетия достигли или превысили максимальные значения показатели терморежима на высотах 100-200 м над уровнем моря для *Juniperus excelsa*, *Cornus mas* и *Carpinus orientalis*.

Для *Arbutus andrachne* температуры на высотах 400 м над уровнем моря достигли оптимальных значений.

Для *Juniperus deltoides* термический режим ЮБК не выходит за границы диапазона толерантности вида.

Таким образом, моделирование потенциального состояния условий экотопа отдельных видов растений в пределах исследуемой территории может представлять практический интерес на региональном уровне. Основу этого могут составить пространственные прогнозы экологических условий местообитаний растений.

Принимая во внимание то, что кроме использованных в исследовании шести факторов среды, воздействие других (в частности, эдафических) не исключается, более целесообразно при анализе пригодности экотопа для произрастания некоторого вида определять участки территории, где данный вид произрастать не может. На таких участках интервал толерантности вида по одному из рассмотренных экотопических факторов не пересекается с величиной данного фактора. Аналогичным образом карты экотопических ограничений могут быть получены для любого вида.

Данный подход может быть использован при анализе вероятных изменений экологических условий местообитаний для конкретных видов растений при прогнозируемых изменениях климата, разработке мероприятий по оптимизации ландшафтов.

РАЗДЕЛ 5
ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ МОНИТОРИНГ И ПРОГНОЗ КАК СОСТАВНАЯ ЧАСТЬ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО РЕГИОНАЛЬНОГО МОНИТОРИНГА

Фенологический мониторинг позволяет выявлять возможные отклонения временных параметров жизнедеятельности отдельных видов живых организмов, интерпретировать результаты сопряженного анализа климатических и биофенологических данных по схеме «воздействие – отклик». Таким образом, результаты фенологических исследований приобретают все большую эколого-мониторинговую значимость. Экологизация фенологии обусловлена также обостряющейся проблемой сохранения биологического разнообразия [315].

5.1 Климатогенная динамика сроков сезонного развития древесно-кустарниковых растений фитоценозов Южного берега Крыма

Фенологическое развитие растений отражает генетические особенности их реакции на сезонные, суточные изменения тех факторов, которые прямо или косвенно воздействуют на их биологический ритм [32]. На режим изменения климата, даже при совместном произрастании на одной территории в одни и те же годы разные виды растений реагируют по-разному [215, 247, 249, 278, 296, 513]. Основной причиной наблюдаемой разнонаправленности сдвига фенодат является нелинейность отклика растений на изменение климата, который проявляется с задержкой (lag), поскольку обладает свойствами буферности и гистерезиса [2, 38, 235].

Цветение – важнейшее событие в сезонном цикле развития растений, в значительной степени определяющее репродуктивный успех и является одним из критериев адаптации вида к условиям обитания. Данное сезонное событие хорошо проявляется в природе и достаточно надежно фиксируется [93, 279]. Величины и тенденции смещения фенодат цветения при изменении среднегодовой температуры воздуха на 1 °C часто используют для тестирования растений при общей оценке

различий их фенологической чувствительности к температуре (температурной чувствительности) [245, 588].

Анализ температурной чувствительности, рассчитанной по результатам многолетних фенологических наблюдений для 10 видов растений природных и искусственных фитоценозов ЮБК, свидетельствует об их положительном отклике на температурные изменения, который выражается в смещении фенодат цветения (лёта пыльцы у хвойных) с ростом среднегодовой температуры на более ранние сроки (Таблица 5.1). Согласованность изменений фенодат начала массового цветения (пыления) и температурного фактора позволяет использовать данные виды растений в качестве региональных феноиндикаторов.

Таблица 5.1 – Температурная чувствительность (Δ день/°С) древесно-кустарниковых растений ЮБК

Вид растения	Число лет, n	Фенодата начала массового цветения (лёта пыльцы у хвойных), день года ± σ	Δдень / °С ± σ	Коэффициент детерминации, R^2	Уровень статистической значимости, p
Juniperus excelsa	44	69 ± 16	–9,57 ± 2,51	0,26	0,0004
Cornus mas	81	70 ± 19	–9,72 ± 2,42	0,17	0,0001
Arbutus andrachne	71	108 ± 16	–10,93 ± 2,30	0,35	< 0,0001
Juniperus deltoides	44	115 ± 9	–5,61 ± 1,24	0,33	< 0,0001
Carpinus orientalis	71	122 ± 10	–4,72 ± 1,34	0,15	0,0008
Quercus pubescens	82	125 ± 8	–4,84 ± 0,95	0,25	< 0,0001
Syringa vulgaris	81	126 ± 7	–4,44 ± 0,91	0,23	< 0,0001
Sorbus domestica	72	131 ± 10	–6,23 ± 1,36	0,23	< 0,0001
Rosa canina	71	144 ± 8	–5,49 ± 1,06	0,28	< 0,0001
Tilia cordata	81	173 ± 10	–4,79 ± 1,30	0,15	0,0004

Примечание – σ – стандартное отклонение

Выявлена тесная статистически достоверная связь ($R^2 = 0,53$; $p = 0,017$) между температурной чувствительностью и биоэкологическими особенностями исследованных видов (Рисунок 5.1). Установлено, что *Juniperus excelsa*, *Cornus mas*, *Arbutus andrachne*, *Juniperus deltoides*, *Carpinus orientalis*, *Quercus pubescens*, *Syringa vulgaris*, *Sorbus domestica*, *Rosa canina* и *Tilia cordata* изменяют свою фенологию с разной скоростью и в зависимости от сроков цветения. Наибольшей реакцией изменений дат начала массового цветения (пыления) относительно изменений среднегодовой

температуры воздуха характеризуются раноцветущие виды (*Arbutus andrachne*, *Cornus mas* и *Juniperus excelsa*). Полученные нами результаты согласуются с данными других авторов [88, 414, 492, 551] о том, что раноцветущие растения наиболее резко реагируют на потепление климата.

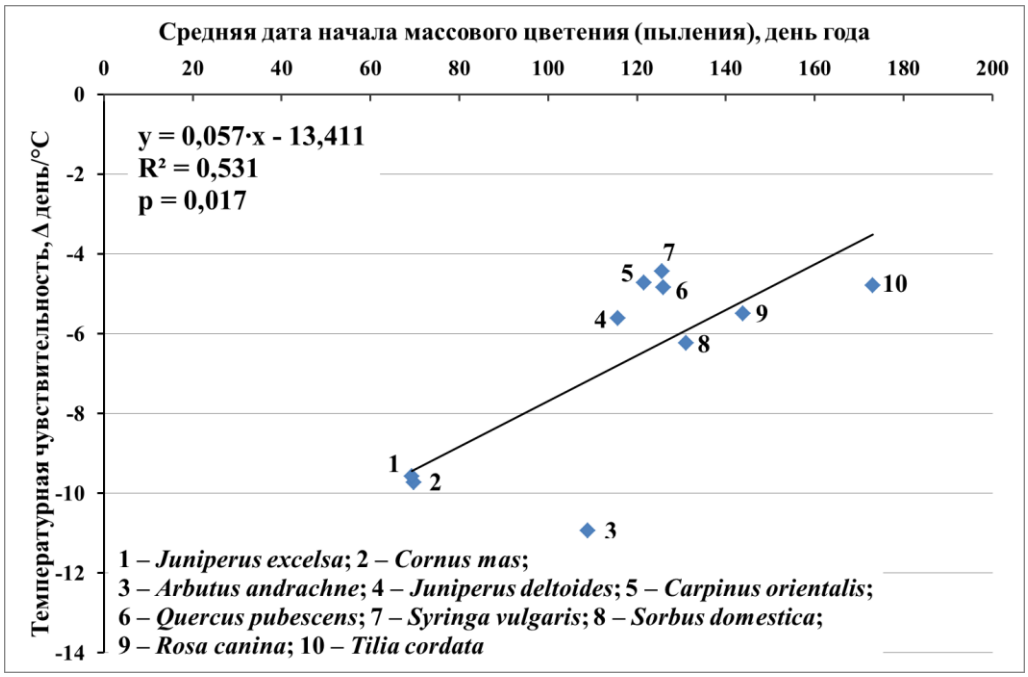


Рисунок 5.1 – Связь температурной чувствительности со сроками начала массового цветения (лёта пыльцы у хвойных) растений

Выявить климатогенную составляющую скорости и величины сдвига фенодат, оценить степень уязвимости растений в условиях меняющегося климата возможно методом хронобиологического анализа, предложенного М.А. Проскуряковым [279] на основе временны́х рядов данных стационарных наблюдений. С этой целью нами изучена многолетняя динамика сроков цветения модельных древесно-кустарниковых видов растений (Рисунок 5.2).

Исследования вековых изменений термического режима по данным регулярных инструментальных наблюдений прибрежных гидрометеостанций Крыма показали, что на фоне линейных трендов на ЮБК наблюдаются колебания с периодом 70-80 лет и общим повышением температуры в середине XX, конце XX – начале XXI веков [110]. Анализ межгодовых колебаний температуры воздуха и абсолютного максимума позволяет выделить в вековом ходе относительно

устойчивый период потепления с 1957 по 1984 гг. Цикл периода потепления 28 лет: постепенный рост температуры с 1957 по 1971 гг. и спад с 1972 по 1984 гг. После теплого периода на ЮБК с 1985 по 1997 гг. наблюдались относительно прохладные годы. Цикл этого периода – 14 лет [272]. С 1998 года на побережье опять начался более теплый период, 1998-2017 гг. по температурному режиму значительно превышали норму. Темпы потепления в последние годы возрастают [158].

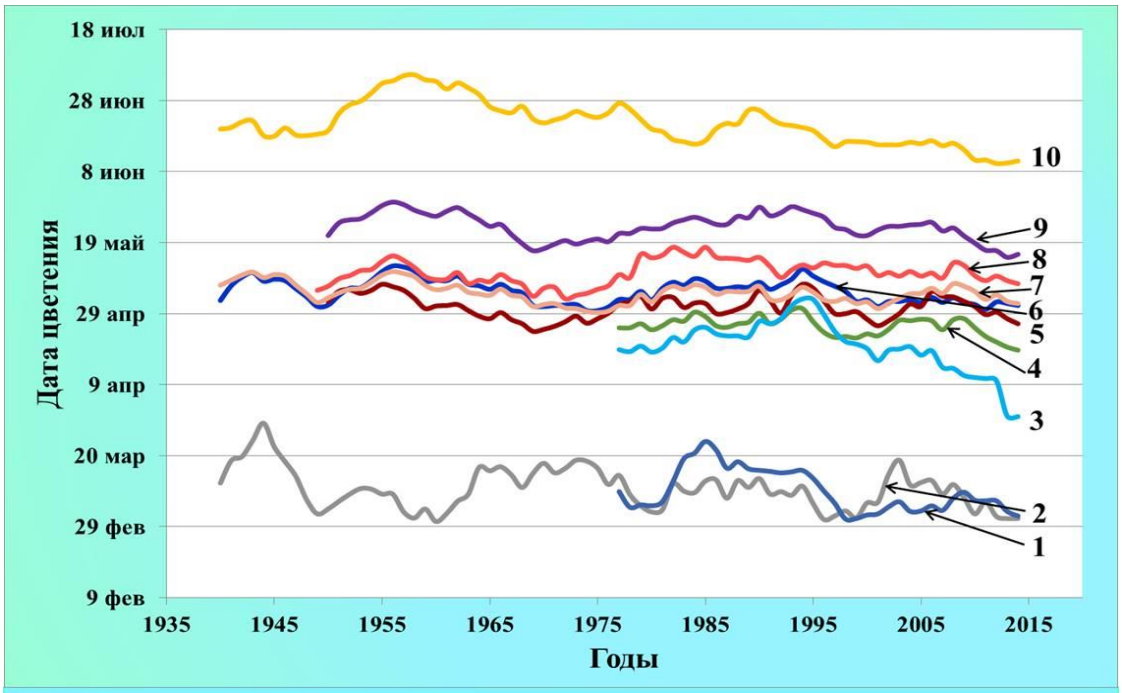


Рисунок 5.2 – Динамика начала массового цветения (лёта пыльцы у хвойных) исследованных видов растений на Южном берегу Крыма (сглаженная кривая цветения получена 7-летним скользящим осреднением)

Учитывая результаты климатологических исследований за период продолжительностью 100-130 лет [110], для лучшего сопряжения с установленным разнообразием циклических колебаний приземной температуры воздуха, при расчетах статистических оценок корреляционных отношений группировка данных выполнена по семи годам (Рисунок 5.2).

Исследованные виды растений имеют различные временны́е ряды наблюдений (Рисунок 5.2). Поэтому, при выявлении климатогенной компоненты для сопоставимости

результатов, был выбран единый для всех видов временно́й период с 1976 по 2017 гг., характеризующий также антропогенное влияние на современный климат [40] и охватывающий периоды похолодания и потепления. Результаты анализа фаз цветения (поллинации у хвойных) растений показали, что даты их наступления у большинства видов растений коррелируют с изученным периодом изменения климата, однако степень уязвимости и адаптационные стратегии в трансформирующихся климатических условиях различны (Таблица 5.2). На это указывают величины и скорости смещения регрессии. В качестве общей тенденции реакции на изменение климата за период 1976–2017 гг. можно отметить, что начало массового зацветания или лёта пыльцы для всех исследованных видов растений характеризуется отрицательными трендами.

Таблица 5.2 – Результаты анализа степени уязвимости, скорости и величины смещения даты начала массового цветения (лёта пыльцы у хвойных) растений в исследованный период изменения климата ЮБК (1976–2017 гг.)

Наблюдаемый вид растений	Корреляционное отношение, $\eta_{yx} \pm S_n$	d_{yx}	Общая величина смещения, дни	Скорость смещения, дни/год	Показатель Хёрста, H	Степень уязвимости
Juniperus excelsa	0,44 ± 0,28**	0,19	–28	–0,68	0,77	Низкая
Cornus mas	0,19 ± 0,31	0,04	–30	–0,73	0,47	Низкая
Arbutus andrachne	0,60 ± 0,25**	0,36	–42	–1,02	0,80	Средняя
Juniperus deltoides	0,40 ± 0,29**	0,16	–17	–0,41	0,46	Низкая
Carpinus orientalis	0,32 ± 0,30*	0,10	–25	–0,61	0,43	Низкая
Quercus pubescens	0,34 ± 0,30*	0,12	–11	–0,27	0,73	Низкая
Syringa vulgaris	0,15 ± 0,31	0,02	–9	–0,22	0,47	Низкая
Sorbus domestica	0,32 ± 0,30*	0,10	–15	–0,37	0,60	Низкая
Rosa canina	0,51 ± 0,21*	0,26	–1	–0,02	0,75	Средняя
Tilia cordata	0,47 ± 0,28*	0,22	–19	–0,46	0,72	Низкая

Примечания
1 ** – статистически достоверно на 1%-ом уровне значимости
2 * – статистически достоверно на 5%-ом уровне значимости

Процесс смещения дат начала массового цветения (пыления) у всех видов шёл неравномерно, что могло быть следствием неравномерности процесса изменения климата. За изученный период, итоговый общий сдвиг даты фенофазы у пылящего в ранневесенний период можжевельника высокого и цветущего кизила обыкновенного произошёл на более ранние сроки на 28-30 дней. Для данных видов растений отмечены существенные изменения в направленности и интенсивности тенденций

фенологических реакций (Рисунок 5.2).

Наибольшая величина смещения (42 дня) фенодаты цветения выявлена для единственного вечнозелёного лиственного представителя аборигенных древесных видов ЮБК земляничника мелкоплодного, не нуждающегося в периоде органического покоя, что и могло обусловить такую реакцию на повышение температур зимне-весеннего периода [236].

Слабо выраженные отрицательные тенденции (или отсутствие трендов) отмечены у сирени обыкновенной и шиповника собачьего. В то же время общая величина сдвига зацветания липы, символизирующей наступление середины фенологического лета, за 42 года составила 19 дней.

Степень уязвимости сроков начала массового цветения дуба пушистого, грабинника, рябины, шиповника, липы и лёта пыльцы у можжевельника и дельтовидного была статистически достоверной на 1%-ом и 5%-ом уровне значимости, но средней или низкой степени: величины корреляционного отношения варьировали в диапазоне от 0,51 ± 0,21 до 0,32 ± 0,30. Если судить по коэффициенту детерминации, то только 10-26 % доли вариации сроков цветения (пыления) данных видов обусловлено согласованностью их варьирования именно с изученным периодом изменения климата. Материалы статобработки с вероятностью не ниже 95,0 %, подтверждают наличие статистически значимых связей. Нулевая гипотеза об отсутствии связей отвергается.

Из всех изученных видов растений, числовая характеристика степени уязвимости в изученный период изменения климата оказалась наибольшей у земляничника мелкоплодного (η_{yx} = 0,60) и статистическая значимость этой связи подтверждается с вероятностью 99,0 %.

Для сирени обыкновенной и кизила обыкновенного статистической достоверности рассчитанных невысоких выборочных корреляционных отношений не выявлено. Результаты анализа свидетельствует о слабом проявлении систематической (регулярной) компоненты изменения временны́х рядов фаз развития данных видов в изученный период климата. Следовательно, сирень и кизил наиболее устойчивы к происходящим изменениям среды обитания в исследуемом регионе.

Коэффициент Хёрста в промежутке 0,60-0,80 характеризует персистентность временны́х рядов, что указывает на высокую вероятность сохранения в ближайшем будущем тенденции смещения на более ранние сроки фаз начала массового цветения *Quercus pubescens, Sorbus domestica, Arbutus andrachne, Rosa canina, Tilia cordata* и лёта пыльцы у *Juniperus excelsa* [186]. Значения менее 0,5 данного показателя для временны́х рядов *Carpinus orientalis, Cornus mas, Juniperus deltoides* и *Syringa vulgaris* свидетельствуют о неустойчивости процесса и склонности к изменению существующей тенденции [446].

Выявленные особенности фенологических реакций растений на изменения климата дают основания для прогнозных оценок их поведения при дальнейшем росте температур.

Исследование временны́х рядов на основе числовых характеристик корреляционного и регрессионного анализов уязвимости позволяет дифференцировать основные типы адаптационной стратегии растений, выяснять принадлежность видов к определенному типу стратегии адаптации в трансформирующихся климатических условиях.

5.2 Методологические основы построения фенологических моделей

В качестве основного инструмента, связывающего сроки наступления фенофаз (начала вегетации, развёртывания листьев, цветения, созревания) с климатическими факторами, применяются фенологические модели [56, 539]. Простейшие классические фенологические модели основаны на суммировании температур, превышающих заданный минимум (порог) от определенной даты до наступления фенологического явления [380, 471]. Сумма полученных значений, выраженная в тепловых единицах (например, в градусо-сутках (GDD), эффективных температурах (СЭТ) и т.д.), показывает потребность растительного организма в тепле для прохождения определенных фаз развития. Более сложные фенологические модели дополнительно учитывают потребность растения в накоплении единиц охлаждения, необходимых для завершения периода покоя [383].

Предложенные учёными модели по исследованию фенологической реакции растений на климатические изменения [368, 380, 383, 436, 442, 494, 506, 544] были частично модифицированы нами и отработаны на представителях отдельных видов растительных сообществ ЮБК с применением собственной методики и оригинальных алгоритмов обработки.

Исходными данными для оптимизации параметров фенологических моделей являлись значения среднесуточных температур воздуха из электронной базы данных (БД) метеорологических и фенологических наблюдений за 1935–2017 гг., созданной нами на основе табличного процессора Microsoft Excel. Организованная определенным образом БД интуитивно понятна, легка в использовании и постоянно пополняется новыми данными наблюдений.

В исследование были включены шесть фенологических моделей (5.1)–(5.7). Для каждой модели Sf_t – состояние внешнего воздействия (state of forcing), Sf_t = F* – необходимая сумма тепловых единиц (F*) для наступления фазы развития, где t – время (сутки), $t = t2$ – дата наступления фенофазы (день года (DOY)). Sc_t – состояние охлаждения (state of chilling), C* – необходимая минимальная сумма единиц охлаждения для завершения периода органического (эндогенного) покоя, t – время (сутки), $t = t1$ – дата выхода из органического покоя: потребность в единицах охлаждения (C*) выполнена, начало аккумуляции внешнего воздействия (день года (DOY)). t_0 – начало периода накопления единиц охлаждения, (день года (DOY)); T_t – среднесуточная температура воздуха (°C); Tb – базовая температура для накопления сумм тепловых единиц (°C); $Topt$ – оптимальная температура для накопления единиц охлаждения (°C); DL – продолжительность светового дня (ч); β и γ – константы ($\beta > 0$, $\gamma < 0$); c – показатель значимости фотопериода; a_1, a_2, b_1, b_2 и d – константы.

M1 (GDD_{DOY}), – модель внешнего воздействия (forcing model (F)) – классическая простая тепловая модель накопления сумм тепловых единиц (GDD), описывает линейную реакцию растения на температуру, превышающую базовую (Tb), которая предполагает, что к началу календарного года потребность в охлаждении выполнена или растение не нуждается в пониженных температурах [383, 442]:

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0, & T_t < T_b \\ T_t - T_b, & T_t \geq T_b \end{cases}, \text{где} \quad Sf_{t2} = F^* \tag{5.1}$$

Модель M1 содержит всего три параметра, которые необходимо определить (*t1*, *Tb* и F*).

M2 (BC_{DOY}) – является модифицированным продолжением модели M1 с накоплением свето-термальных единиц, учитывающих влияние фотопериода (*DL*) на развитие растений. Величина продолжительности светового дня связана с повышенной температурной характеристикой, определяемой экспоненциальной константой (*c*). Данный подход имеет некоторое преимущество, особенно если фенологическая модель используется, чтобы выяснить возможные изменения в сроках фенологических явлений из-за изменения климата [368]. Определены три параметра: пороговая температура (*Tb*), сумма температур выше *Tb*, необходимых для наступления фенофазы и коэффициент – показатель значимости фотопериода для растения. Константа 10 в знаменателе – параметр нормирования, принятый для сопоставимости рассчитанных и исходных данных [368]:

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0, & T_t < T_b \\ (T_t - T_b) \cdot \left(\frac{DL}{10}\right)^c & T_t \geq T_b \end{cases}, \text{где } S_{ft2} = F^* \tag{5.2}$$

Модель M2 также содержит три параметра, которые необходимо оптимизировать (*Tb*, *F** и *c*). Накопление сумм единиц охлаждения начинали с фиксированной даты *t1* = 1 января.

Модель M3 (SIG_{DOY}) – модель накопления тепловых единиц включает сигмоидальный отклик фенологических процессов на температуры с фиксированной начальной даты [494]:

$$Sf_t = \sum_{t_1}^{t_2} \frac{1}{1 + e^{b_2(T_t + a_2)}}, \text{где } S_{ft2} = F^* \tag{5.3}$$

В модели M3 должны быть определены три параметра (a_2, b_2 и F^*). Накопление сумм тепловых единиц начинали с фиксированной даты t_1 = 1 ноября.

Модель M4 (UNI) – модель накопления тепловых единиц включает сигмоидальный отклик фенологических процессов на температуры с параметризованного начального дня [380]:

$$Sf_t = \sum_{t_1}^{t_2} \frac{1}{1 + e^{d(T_t - a_1)^2 + b_1(T_t - a_1)}}, \text{где } S_{ft2} = F^* \tag{5.4}$$

В модели M4 должны быть определены пять параметров (t_1, a_1, b_1, d и F^*). Для нахождения t_1 при расчётах использованы данные температур с 1 августа.

M5 (SEQ) – последовательная модель «охлаждение-внешнее воздействие» (chilling-forcing model (CF)) учитывает экспоненциальную зависимость между потребностью растения в охлаждении и накоплением сумм тепловых единиц [506]. Накопление тепловых единиц не начинается до тех пор, пока не наступит предельная аккумуляция единиц охлаждения для завершения органического покоя. Описание модели M5 [436, 544]:

$$Sc_t = \sum_{t0}^{t1} \begin{cases} 0, & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ \dfrac{T_t - (-3{,}4)}{T_{opt} - (-3{,}4)}, & -3{,}4 < T_t \le T_{opt} \\ \dfrac{T_t - 10{,}4}{T_{opt} - 10{,}4}, & T_{opt} < T_t < 10{,}4 \end{cases} \text{, где } S_{ct1} = C^*, \tag{5.5}$$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0, & T_t < T_b \\ \dfrac{28{,}4}{1 + e^{-0{,}185(T_t - T_b - 18{,}4)}}, & T_t \ge T_b \end{cases}, \tag{5.6}$$

$$\text{и} \qquad Sf_{t2} = F^* = \beta e^{\gamma Sc_{t1}}. \tag{5.7}$$

В этой модели определены пять параметров (*t1*, *Topt*, *Tb*, β и γ). Накопление сумм единиц охлаждения начинали с фиксированной даты t_0 = 1 ноября.

M6 ($SEQBC_{DOY}$) – последовательная CF модель, где суммы накопления единиц охлаждения рассчитываются по уравнению (5.5), а накопление тепловых – по уравнению (5.2). Соотношение между состоянием внешнего воздействия и состоянием охлаждения рассчитывается по уравнению (5.7). Модель M6 содержит шесть параметров, которые необходимо оптимизировать (*t1*, *Topt*, *Tb*, *β*, *γ* и *c*). Накопление сумм единиц охлаждения начинали с фиксированной даты t_0 = 1 ноября.

Для верификации (тестирования) фенологических моделей использованы данные нечётных годов, а для валидации (проверки) – чётных.

Нахождение параметров используемых нами фенологических моделей лежит в области решений оптимизационных задач, заключающихся в нахождении экстремума (оптимизации) рассматриваемой функции. Оптимизация процесса складывается из следующих компонентов:

- создание математической модели явления;
- определение целевой функции и параметров, подлежащих оптимизации;
- непосредственная оптимизация некоторой функции;
- идентификация модели, верификация и валидация.

Целевая функция (ЦФ) – вещественная или целочисленная функция нескольких переменных, подлежащая оптимизации (минимизации или максимизации) в целях решения оптимизационной задачи. Верификация модели – проверка соответствия ее поведения предположениям экспериментатора. Валидация модели – проверка соответствия данных, получаемых в процессе компьютерного моделирования, реальному ходу явления, для описания которого создана модель. Производится после верификации модели [341, 423, 522].

В качестве инструмента для определения параметров модели мы использовали надстройку Microsoft Excel «Поиск решения» (Premium Solver), которая имеет в своем составе модуль негладкой нелинейной оптимизации под названием Evolutionary Solver (в русскоязычной версии MS Excel 2010 – «Эволюционный поиск решения»), что соответствует новейшему классу математических моделей эволюционного программирования. В основе модуля осуществлена реализация генетического алгоритма (ГА), где совместно применяется генератор случайных

чисел и оригинальный вычислительный механизм поиска оптимума, воспроизводящий эволюционные процессы живой природы [71, 585].

Задача поиска параметров моделей сводится к процедуре поиска оптимального значения формулы в целевой ячейке. Эта процедура работает с группой ячеек БД, прямо или косвенно связанных с формулой в целевой ячейке. Чтобы получить по формуле, содержащейся в целевой ячейке, заданный результат, процедура «Поиск решения» изменяет значения во влияющих ячейках (параметры). Чтобы сузить множество значений, используемых в модели, применяются ограничения. Эти ограничения могут ссылаться на другие влияющие ячейки [71, 212, 341].

В качестве примера приведена модель накопления тепловых единиц M4 (UNI), которая включает в себя сигмоидальный отклик фенологических процессов на воздействие температур:

$$Sf_t = \sum_{t_1}^{t_2} \frac{1}{1 + e^{d(T_t - a_1)^2 + b_1(T_t - a_1)}}, \text{где } S_{ft2} = F^*$$

В этой модели должны быть определены пять параметров (t_1, a_1, b_1, d и F*).

Целевая функция модели представляет собой формулу коэффициента вариации ряда Sf_t: $f(V) \rightarrow \min$, где $V = \frac{\text{Стандартное отклонение ряда}}{\text{Среднее значение ряда}} \cdot 100\ \%$, которую следует минимизировать (Рисунок 5.3). Коэффициент вариации находит широкое применение при проведении статистической обработки данных в различных отраслях науки и техники и является эффективной мерой относительного разброса случайной величины и характеристики однородности ряда [17]. Поиск необходимых сумм температур путём минимизации целевой функции – коэффициента вариации ряда, осуществлён в моделях M1, M2, M3 и M4.

В соответствии с рисунком 5.3 сумма температур F* находится в ячейке на одной строке с искомой датой фазы, которая средством Excel «Условное форматирование» отображается другим цветом.

В более сложных случаях, например, в последовательных моделях охлаждения и форсирования, ЦФ может содержать результаты вычислений нескольких функций, которые подлежат минимизации или максимизации.

В качестве ЦФ в последовательных моделях М5 и М6 для максимизации применена суммарная величина коэффициентов корреляции (детерминации) между переменными дат начала наблюдений и наступления фаз, сумм накопленных температур и их продолжительности в днях, а также экспоненциальной зависимости между F* и C*. Найденные по моделям средние суммы температур используются для прогноза наступления дат искомых фаз.

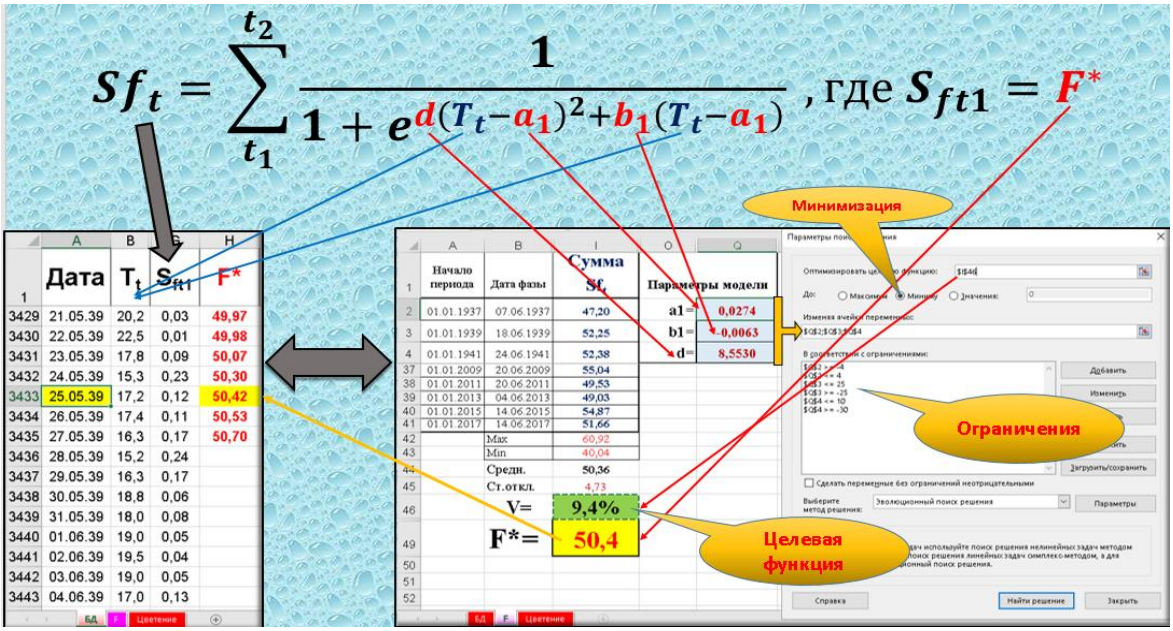


Рисунок 5.3 – Схема алгоритма нахождения параметров модели М4 (UNI)

Дата предполагаемого наступления фазы находится по описанному ранее методу с моделями М1–М4 с той лишь разницей, что в данном шаблоне Excel имеется уже две колонки искомых значений – тепловых единиц и единиц охлаждения. Последовательно суммируя C* и F*, находим дату начала искомой фазы.

Данную методику определения параметров моделей в среде MS Excel можно легко адаптировать для любых конкретных целей, где используются взаимозависимые величины.

В среде MS Excel с использованием инструмента «Поиск решения» нами созданы шаблоны каждого типа моделей для расчёта параметров различных моделей, сопряженных с метеопараметрами, которые можно использовать в прикладных областях биологии.

Сравнение точности аппроксимации моделей осуществляли при помощи четырёх индексов: коэффициента детерминации (R^2), корня из среднеквадратичной ошибки (Root Mean Squared Error – *RMSE*), скорректированного информационного критерия Акаике (AIC_c) и смещения (Bias – θ):

$$R^2 = 1 - \frac{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - pre_i)^2}{\sum_{i=1}^{n}\left(obs_i - \overline{obs_i}\right)^2}, \quad (5.8)$$

$$RMSE = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - pre_i)^2}{n}}, \quad (5.9)$$

$$AIC_c = n \cdot ln\left(\frac{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - pre_i)^2}{n}\right) + 2 \cdot k + \left(\frac{2 \cdot k \cdot (k+1)}{n-k-1}\right), \quad (5.10)$$

$$\theta = \frac{\sum_{i=1}^{n}(obs_i - pre_i)}{n}, \quad (5.11)$$

где obs_i – наблюдаемая, $\overline{obs_i}$ – средняя наблюдаемая, pre_i – прогнозная дата наступления фенофазы (в днях года);

n – число лет наблюдений;

k – число параметров модели [376, 426].

Для прогнозирования возможных сдвигов весеннего развития растений при изменении климата использованы результаты расчётов по ансамблю из пяти климатических моделей семейства CMIP5: BCC-CSM1.1, BCC-CSM1.1(m), IPSL-CM5A-LR, MIROC-ESM-CHEM и MPI-ESM-MR, хорошо воспроизводящих тренды среднегодовой и сезонных температур воздуха, а также суммы температур выше 0 °C для территории Крыма [4].

Согласно расчётам, полученным нами в результате коррекции данных CIAT на основе сравнения метеовеличин реанализов с рядами инструментальных наблюдений на метеорологических станциях ЮБК за совместный исторический период, по наиболее вероятному сценарию RCP4.5 к концу XXI века относительно 1981-2000 гг. на ЮБК ожидается следующий рост средних месячных температур: января – на 2,3 °C; февраля – на 2,1 °C; марта – на 2,2 °C; апреля – на 2,4 °C; мая – на 2,5 °C;

июня – на 2,8 °С; июля – на 3,0 °С; августа – на 3,1 °С; сентября – на 2,9 °С; октября – на 2,7 °С; ноября – на 2,4 °С и декабря – на 1,9 °С.

Входными данными фенологических моделей М1–М6, разработанных нами для модельных видов растений, являлись числовые ряды среднесуточных значений температуры воздуха за период с 2021 по 2099 гг., рассчитанных по климатическому ансамблю проекта CMIP5 для ЮБК. Проекции согласованных изменений термических условий и весенней фенологии растений были построены по климатическим сценариям (RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5) на 2021–2099 гг. Для осредненных по 20-летиям временны́х периодов, относительно базового периода за 1981–2000 гг., рассчитаны аномалии дат развёртывания первых листьев и начала массового цветения до 2099 гг.

Комплексная схема моделирования реакции растений на изменения климата, используемая в исследовании, представлена на рисунке 5.4.

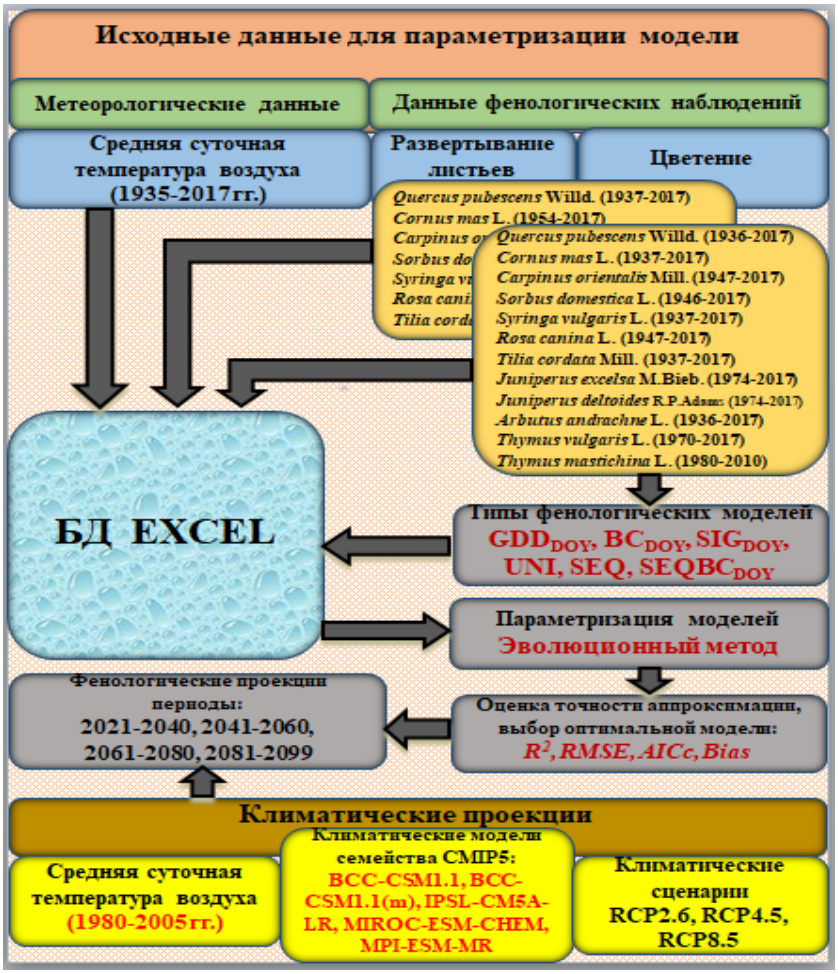


Рисунок 5.4 – Комплексная схема моделирования реакции растений на изменения климата, используемая в исследовании

5.3 Реакция растений-феноиндикаторов на климатические изменения в сухих субтропиках: моделирование и прогноз

Систематические наблюдения за одним и тем же объектом в различных географических пунктах позволяют установить скорость прохождения этих изменений в широтном и долготном направлениях и определить величину фенологических градиентов. В качестве объектов для систематических наблюдений с целью оценки и прогнозирования состояний геосистемы используют индикаторные виды растений – феноиндикаторы. Наибольший интерес для оценки и прогнозирования состояния геосистемы при изменении климата представляют панареальные феноиндикаторы – те, которые сохраняют устойчивое индикационное значение на территории, в пределах которой они встречаются [12].

Зацветание сирени (*Syringa vulgaris*) на всем её ареале сохраняет своё значение как один из основных индикаторов последнего подсезона весны [33]. Дата начала цветения шиповника (*Rosa canina*) традиционно определяет начало лета [307], а зацветание липы секции Eutilia Neibr. (*Tilia cordata* и *T. amurensis* Rupr.) – панареальный индикатор наступления его середины [33, 237]. Эти виды растений довольно широко распространены в лесах и в парках ЮБК.

Результаты расчётов, выполненных за весь период наблюдений с 1937 по 2017 годы (для шиповника – за 1947–2017 гг.), а также за отдельные отрезки в течение этого временного интервала позволили оценить фенологический отклик сирени, шиповника и липы на существенные изменения в термическом режиме последних десятилетий (Таблица 5.3).

Установлено, что за весь период с 1937 по 2017 гг. и в течение XX столетия средние показатели сроков развёртывания первых листьев были относительно стабильными. Максимальный фенологический отклик выявлен в первые десятилетия XXI столетия, когда произошел сдвиг этой фенодаты на более ранние сроки: у сирени – на 4 дня, у шиповника – на 6 дней. При этом, отмеченное смещение средних дат начала массового зацветания было в два раза меньше: сирени – только на 2 дня, а шиповника – на 3 дня. У липы максимальный фенологический отклик на изменение температурного режима также проявился в XXI столетии, однако, несколько иначе:

средняя дата развёртывания листьев изменилась незначительно – всего на два дня, а цветение – на неделю. Произошедшие сдвиги в весеннем развитии хорошо согласуются с результатами детальных исследований на Южном берегу Крыма динамики временных границ климатических сезонов, проведённых ранее [166].

Таблица 5.3 – Фенологический отклик индикаторных видов растений на климатические изменения температурного режима ЮБК в 1937–2017 гг.

Показатель		Индикаторные виды растений					
		Syringa vulgaris		*Rosa canina*		*Tilia cordata*	
		РЛ***	Ц****	РЛ***	Ц****	РЛ***	Ц****
Средняя дата за период	1937–2017 гг.*	10.IV±11	6.V±7	3.IV±13	24.V±8	27.IV±8	22.VI±10
	1961–1990 гг.	9.IV±9	4.V±8	4.IV±10	23.V±8	28.IV±8	25.VI±9
	1991–2017 гг.	11.IV±12	4.V±7	2.IV±16	23.V±8	27.IV±9	17.VI±8
	2001–2017 гг.	6.IV±11	4.V±8	29.III±13	21.V±7	25.IV±7	15.VI±7
Зависимость (r**) весеннего развития от устойчивого перехода температуры воздуха через порог:	5 °C	0,42	0,46	0,61	0,44	0,38	0,28
	6 °C	0,53	0,62	0,64	0,49	0,47	0,23
	7 °C	0,52	0,56	0,50	0,50	0,50	0,26
	8 °C	0,40	0,61	0,30	0,54	0,50	0,40
	9 °C	0,41	0,68	0,30	0,67	0,57	0,34
	10 °C	0,37	0,70	0,22*****	0,56	0,58	0,29

Примечания
1 * – для шиповника период наблюдений составляет 1947–2017 гг.
2*r – коэффициент парной корреляции;
3**РЛ – дата развертывания первых листьев
4***Ц – дата начала массового цветения
5***** – коэффициент корреляции не значим на 5 % уровне

Выявлено, что значительное повышение среднесуточных температур воздуха после 2000 года, в марте и в начале апреля, ускорило ранневесенние процессы развития растений, что нашло отклик в более ранних сроках развёртывания листьев у сирени и шиповника. Относительная стабильность в сроках цветения сирени – результат несущественных изменений в сроках перехода температур через +12…+13 °С, характеризующих последний подсезон весны, а шиповника – через +15 °С, символизирующих наступление фенологического лета. Значительный отрицательный сдвиг (почти на 10 дней) начала самой теплой части летнего периода в первые десятилетия XXI столетия нашёл отражение в смещении сроков массового зацветания липы на 7 дней. Полученные результаты позволяют заключить, что

максимальные значения фенологического отклика соответствуют максимальным изменениям термического режима, т.е. исследуемые виды очень чутко реагируют на существующие температурные изменения [194].

При прогнозировании даты развёртывания первых листьев у *Syringa vulgaris*, *Rosa canina* и *Tilia cordata* наибольшую разницу в значениях RMSE между периодом параметризации моделей и периодом валидации показали модели M1 (GDD_{DOY}) и M5 (SEQ) (до 4,4 и 2,9 дней соответственно) (Таблицы 5.4–5.6). Величины RMSE были довольно высокими и достигали при валидации фенологических моделей сирени и шиповника 9-11 дней. Оценка качества моделей для прогнозирования сроков развёртывания листьев показала наличие систематически большей, по сравнению с моделями M1 и M6, величины смещения при расчётах по модели M5. Оценка качества моделей показала, что аппроксимация моделью M6 дат развёртывания первых листьев у исследованных видов растений преимущественно даёт более точные прогнозы, чем моделями M5 и M1.

Таблица 5.4 – Параметры моделей для прогнозов дат распускания первых листьев и начала массового цветения *Syringa vulgaris*

Параметр		Фенологическая фаза развития					
		Развертывание первых листьев			Начало массового цветения		
		Фенологическая модель			Фенологическая модель		
		M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)	M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	01.11	01.11	–	01.11	01.11
T_b, °C		0,0	6,3	4,0	0,0	6,1	4,3
F*, °C		490,4	27,8	279,0	764,1	113,5	341,6
T_{opt}, °C		–	5,8	2,4	–	5,4	3,4
C*, °C		–	58,4	14,6	–	34,1	31,8
$t1$, дата		01.01	24.12	13.12	01.01	17.01	09.01
β		–	116,929	419,590	–	176,846	547,593
γ		–	–0,0251	–0,0280	–	–0,0130	–0,0149
c		–	–	1,6987	–	–	0,0452
Результаты внутренней проверки	R^2	0,52	0,58	0,60	0,56	0,86	0,79
	RMSE, дни	7,6	7,9	6,8	5,3	2,9	3,5
	AIC_c	136,8	144,2	138,1	140,7	97,2	115,7
	θ, дни	0,5	–3,1	–1,8	1,2	0,8	–0,5
Результаты валидации	R^2	0,40	0,41	0,42	0,64	0,83	0,81
	RMSE, дни	10,3	10,8	9,1	5,6	3,5	3,7
	θ, дни	–3,7	–6,3	–4,7	–0,7	0,6	–1,1

Выявлена более высокая точность прогноза дат начала массового цветения, чем развёртывания листьев. Установлено, что межгодовую изменчивость сроков цветения сирени лучше описывают модели М5 и М6, охватывающие периоды и органического и вынужденного покоя и объясняющие от 79 до 86 % дисперсии переменной (Таблица 5.4). При k=5 и k=6, они показали наиболее точное (RMSE=2,9-3,5 дней) и эффективное (AICc=97,2 и 115,7) прогнозирование даты цветения сирени. Эти же модели показали и наименьшую величину смещения между наблюдаемыми и прогнозируемыми значениями.

Установлено, что для прогноза массового зацветания шиповника лучшими по всем критериям оценок являются модели М1 и М6 (Таблица 5.5). Невысокими значения результатов моделирования оказались при прогнозировании сроков цветения липы. Максимальный коэффициент детерминации (R^2=0,47) был получен при расчетах по модели М6 (Таблица 5.6).

Таблица 5.5 – Параметры моделей для прогнозов дат распускания первых листьев и начала массового цветения *Rosa canina*

Параметр		Фенологическая фаза развития					
		Развертывание первых листьев			Начало массового цветения		
		Фенологическая модель			Фенологическая модель		
		M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)	M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	01.11	01.11	–	01.11	01.11
T_b, °C		0,0	5,3	4,6	0,0	8,3	4,0
F*, °C		429,2	45,0	103,9	971,4	68,6	575,1
T_{opt}, °C		–	5,0	4,5	–	7,6	4,0
C*, °C		–	29,3	28,6	–	32,8	26,9
$t1$, дата		01.01	16.12	15.12	29.01	27.01	09.01
β		–	127,394	343,852	–	121,714	854,289
γ		–	–0,0355	–0,0412	–	–0,0159	–0,0148
c		–	–	0,2014	–	–	0,0035
Результаты внутренней проверки	R^2	0,78	0,81	0,80	0,73	0,59	0,74
	RMSE, дни	6,3	6,5	7,0	4,9	5,6	5,0
	AIC_c	124,2	132,3	139,7	121,0	136,2	130,9
	θ, дни	–0,1	2,3	1,3	–0,1	1,8	0,5
Результаты валидации	R^2	0,41	0,61	0,60	0,68	0,54	0,71
	RMSE, дни	10,7	9,4	9,3	4,6	6,6	4,3
	θ, дни	–2,1	1,7	1,0	–1,2	2,3	–0,2

По результатам тестирования фенологических моделей установлено, что для фенофазы начала массового цветения точность прогноза используемых моделей была выше, чем для фазы развёртывания первых листьев (за исключением липы). Лучшие результаты аппроксимации сроков весенней фенологии растений-индикаторов получены при использовании модели М6, охватывающей периоды органического и вынужденного покоя растения, учитывающей при этом воздействие фотопериода.

Величины показателя значимости фотопериода в фенологических моделях указывают на высокую фотопериодическую чувствительность фазы развёртывания листьев у сирени, и почти нейтральную – начала массового цветения; у шиповника и липы – бóльшую зависимость от фотопериода фенофазы развёртывания листьев, чем цветения.

Таблица 5.6 – Параметры моделей для прогнозов дат распускания первых листьев и начала массового цветения *Tilia cordata*

Параметр		Фенологическая фаза развития					
		Развертывание первых листьев			Начало массового цветения		
		Фенологическая модель			Фенологическая модель		
		М1 (GDD_{DOY})	М5 (SEQ)	М6 ($SEQBC_{DOY}$)	М1 (GDD_{DOY})	М5 (SEQ)	М6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	01.11	01.11	–	01.11	01.11
T_b, °C		0,0	6,3	4,1	0,0	9,7	4,0
F*, °C		665,8	72,7	270,2	1617,1	217,0	993,1
T_{opt}, °C		–	6,3	3,5	–	9,6	2,7
C*, °C		–	43,0	34,6	–	32,9	38,2
$t1$, дата		03.01	31.01	01.02	01.1	31.12	17.02
β		–	156,400	499,092	–	375,968	1606,905
γ		–	–0,0180	–0,0177	–	–0,0168	–0,0126
c		–	–	0,3809	–	–	0,1551
Результаты внутренней проверки	R^2	0,41	0,62	0,65	0,24	0,32	0,47
	RMSE, дни	6,2	7,0	5,2	8,6	8,4	7,2
	AIC_c	126,9	140,6	123,8	178,4	182,1	172,9
	θ, дни	0,5	3,4	1,5	–0,5	2,4	1,4
Результаты валидации	R^2	0,27	0,40	0,36	0,18	0,28	0,35
	RMSE, дни	7,9	7,6	7,1	9,4	9,0	8,4
	θ, дни	–1,5	2,5	0,9	–0,1	3,2	2,4

По итогам проведенного тестирования, применив модель М6 (Приложение Ж, И, К), по климатическим сценариям RCP4.5 и RCP8.5 были построены проекции

согласованных изменений климата и весенней фенологии *Syringa vulgaris*, *Rosa canina* и *Tilia cordata* на 2021–2099 гг. Для осредненных по 20-летиям периодов с 1937 по 2099 гг. были рассчитаны аномалии дат развертывания первых листьев и начала цветения по отношению к периоду 1981–2000 гг., принятого базовым (Рисунок 5.5).

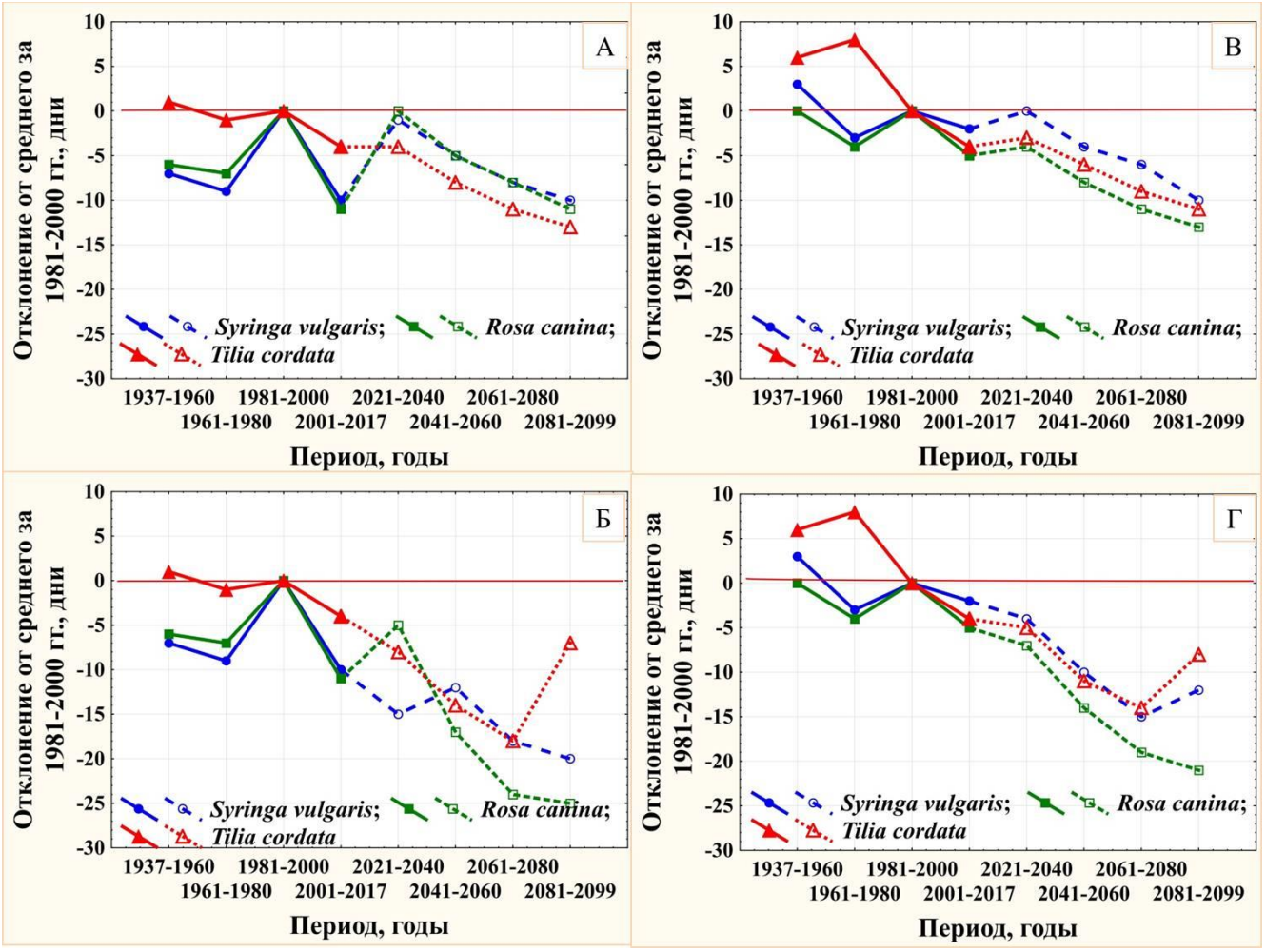


Рисунок 5.5 – Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые (пунктирные линии) аномалии дат развёртывания первых листьев (А–Б) и начала цветения (В–Г) растений-феноиндикаторов на Южном берегу Крыма при климатических сценариях RCP4.5 (А, В) и RCP8.5 (Б, Г) по отношению к базовому периоду за 1981–2000 гг. (базовый период: дата развёртывания первых листьев (начало массового цветения): *Siringa vulgaris* – 16.04 (06.05); *Rosa canina* – 09.04 (26.05); *Tilia cordata* – 29.04 (19.06))

Результаты расчётов показали, что в течение XXI столетия для различных климатических сценариев вероятна различная фенологическая реакция растений на прогнозируемый рост температур. При реализации среднего сценария RCP4.5 в 20–40-е гг. XXI в., по сравнению с временным периодом 2001–2017 гг., ожидается смещение на более поздние сроки (на 9-11 дней) дат развёртывания первых листьев у сирени и шиповника (Рисунок 5.5.А) и сохранение относительной стабильности – в сроках их цветения (Рисунок 5.5.В). Изменений в наступлении весенних фенофаз у липы не ожидается. После 2040 г. у рассмотренных видов предполагается синхронное последовательное смещение на более ранние сроки, как развёртывания листьев, так и начала массового цветения. Временны́е сроки облиствения в конце XXI столетия сохранятся на уровне первых десятилетий, а цветение будет наступать на неделю раньше (приблизительно на 7–8 дней).

При реализации жёсткого сценария RCP8.5, для сирени ожидается сохранение отрицательной тенденции сроков развёртывания листьев, установившейся с конца XX столетия. Предполагаются более поздние сроки облиствения шиповника в первой половине, а липы – в конце столетия. Смещение на более ранние сроки начала массового цветения *Syringa vulgaris, Rosa canina* и *Tilia cordata*, начавшееся в конце XX столетия, продолжится. Скорость смещения после 2060-х годов увеличится. Расчёты указывают, что из-за интенсивного роста температур, в последней четверти столетия не смогут накопиться за зимний период суммы единиц охлаждения, необходимые для окончания периода органического покоя у сирени и липы. Недостаточные условия охлаждения предположительно будут компенсированы удлинённым фотопериодом. В связи с этим, в конце XXI века существует вероятность сдвига начальных фаз вегетации у некоторых древесно-кустарниковых видов растений ЮБК на более поздние даты. В 2081–2099 годах величина положительного сдвига сроков облиствения липы может достигнуть 10 дней, сроков массового зацветании и сирени и липы – 3-6 дней (Рисунок 5.5.Б, Г). Для шиповника смещения весенней фенологии на поздние сроки не предполагаются [194].

Реакция феноиндикаторов на ожидаемые изменения термического режима позволяет сделать заключение, что при реализации наиболее вероятного сценария RCP4.5 в ближайшие 10-20 лет в начале весны значительного повышения температур

на Южном берегу Крыма не ожидается. В связи с этим, опасность повреждения вегетирующих растений поздними весенними заморозками сохранится. Не предполагается в ближайшее время и смещения на более ранние сроки наступления фенологического лета. В период с 30-х до 60-х годов XXI столетия, в связи с ростом температур, границы фенологических сезонов будут постепенно смещаться на более ранние сроки со средней скоростью около 2-4 дней за 10 лет. В конце XXI столетия ожидается увеличение темпов их смещения до 5-6 дней за 10 лет. При реализации самого неблагоприятного сценария RCP8.5, к концу столетия скорость смещения может достигнуть 8-11 дней за 10 лет.

Таким образом, положительная температурная чувствительность, полученная для *Syringa vulgaris*, *Rosa canina* и *Tilia cordata*, позволяет обоснованно использовать эти виды в условиях изменения климата для региональной оценки состояния сезонного развития природных комплексов не только Южного берега Крыма, но и всего Крымского полуострова. Для прогнозирования сроков их весенней вегетации лучшей моделью является модель M6, охватывающая периоды органического и вынужденного покоя растений и учитывающая воздействие фотопериода.

Полученные результаты значительно дополняют данные фенологического мониторинга для деревьев и кустарников по Европейской и Азиатской части территории России, а также по Северному полушарию.

5.4 Фенологическая реакция листопадных лесообразующих пород Южного берега Крыма на изменения климата (на примере *Quercus pubescens*)

Анализ фенологических наблюдений за период 1936–2017 гг. показал, что средние даты развёртывания первых листьев и начала массового цветения *Quercus pubescens* на ЮБК составили 26 апреля (±8 дней) и 5 мая (±8 дней), соответственно. Самая ранняя дата появления первых листьев отмечена 14 апреля (1937, 1975, 1977, 1986, 1989, 1998 и 2014 гг.), а самая поздняя – 14 мая (1987 г.). Самое раннее цветение наблюдалось в 1977 г. (18 апреля), а самое позднее – в 1965 и в 1987 (24 мая). Коэффициенты линейного тренда указывают на незначительные сдвиги

фенодат (скорость смещения 0,2 и –0,4 дня за десятилетие), но тренды незначимы даже на 5 % уровне. С 1981 г., при сохранении средних многолетних значений, наблюдается статистически значимая тенденция смещения начала цветения на более ранние сроки со средней скоростью 2,4 дня за 10 лет. После 2000 г. цветение дуба пушистого начиналось раньше в среднем на 3 дня (Таблица 5.7).

Таблица 5.7 – Среднемесячная температура воздуха (°С), даты развертывания первых листьев (РЛ) и начала массового цветения (Ц) *Quercus pubescens* на Южном берегу Крыма за 1936–2017 гг. и наблюдаемые тенденции

Показатель	Период, годы								
	1936–2017			1981–2017			2001–2017		
	Среднее	σ	Тренд (°С, день/ 10 лет)	Среднее	σ	Тренд (°С, день/ 10 лет)	Среднее	σ	Тренд (°С, день/ 10 лет)
Ноябрь	8,9	2,0	0,0	8,6	2,0	0,7*	9,5	1,9	0,1
Декабрь	5,5	1,8	0,0	5,3	1,8	0,4	5,8	1,8	1,5
Январь	3,3	2,0	0,1	3,6	1,4	0,0	3,8	1,6	–0,2
Февраль	3,3	2,0	0,1	3,3	1,9	0,6*	3,8	2,0	0,8
Март	5,2	1,7	0,2**	5,6	1,7	0,7*	6,2	1,7	1,0
Апрель	10,3	1,6	0,1	10,4	1,5	0,3	10,6	1,3	0,8
Май	15,5	1,5	0,2*	15,8	1,4	0,4*	16,4	1,5	0,3
Среднее за ноябрь-май	7,4	0,9	0,1*	7,5	0,9	0,5***	8,0	0,7	0,6
РЛ	26.4	7,8	0,2	27.4	8,2	–1,2	26.4	6,9	–4,8
Ц	5.5	7,9	–0,4	5.5	7,5	–2,4*	2.5	5,9	–0,9

Примечания
1 σ – стандартное отклонение;
2 тренды, имеющие высокую степень достоверности при уровнях статистической значимости: *p<0,05; **p<0,01; ***p<0,001

Несмотря на отсутствие явных трендов в смещении сроков весенней вегетации *Quercus pubescens* на ЮБК за 1936–2017 гг., методом корреляционно-регрессионного анализа выявлена высоко значимая тесная обратная зависимость между сроками развертывания первых листьев ($r = –0,72$; $p < 0,0001$), началом массового цветения ($r = –0,79$; $p < 0,0001$) и температурами воздуха за апрель-май (Рисунок 5.6). При повышении температуры воздуха в марте-апреле на 1 °С появление первых листьев и массовое зацветание происходят в среднем на 3-4 дня раньше. Эти данные свидетельствуют о том, что сроки цветения и развёртывания первых листьев у дуба

пушистого на Южном берегу Крыма, как и у многих видов растений в других регионах Северного полушария, в значительной мере зависят от температурного режима в весенний период. Если весна устанавливается ранней и тёплой, то цветение и развёртывание листьев начинаются значительно раньше, чем в годы с поздней и холодной весной.

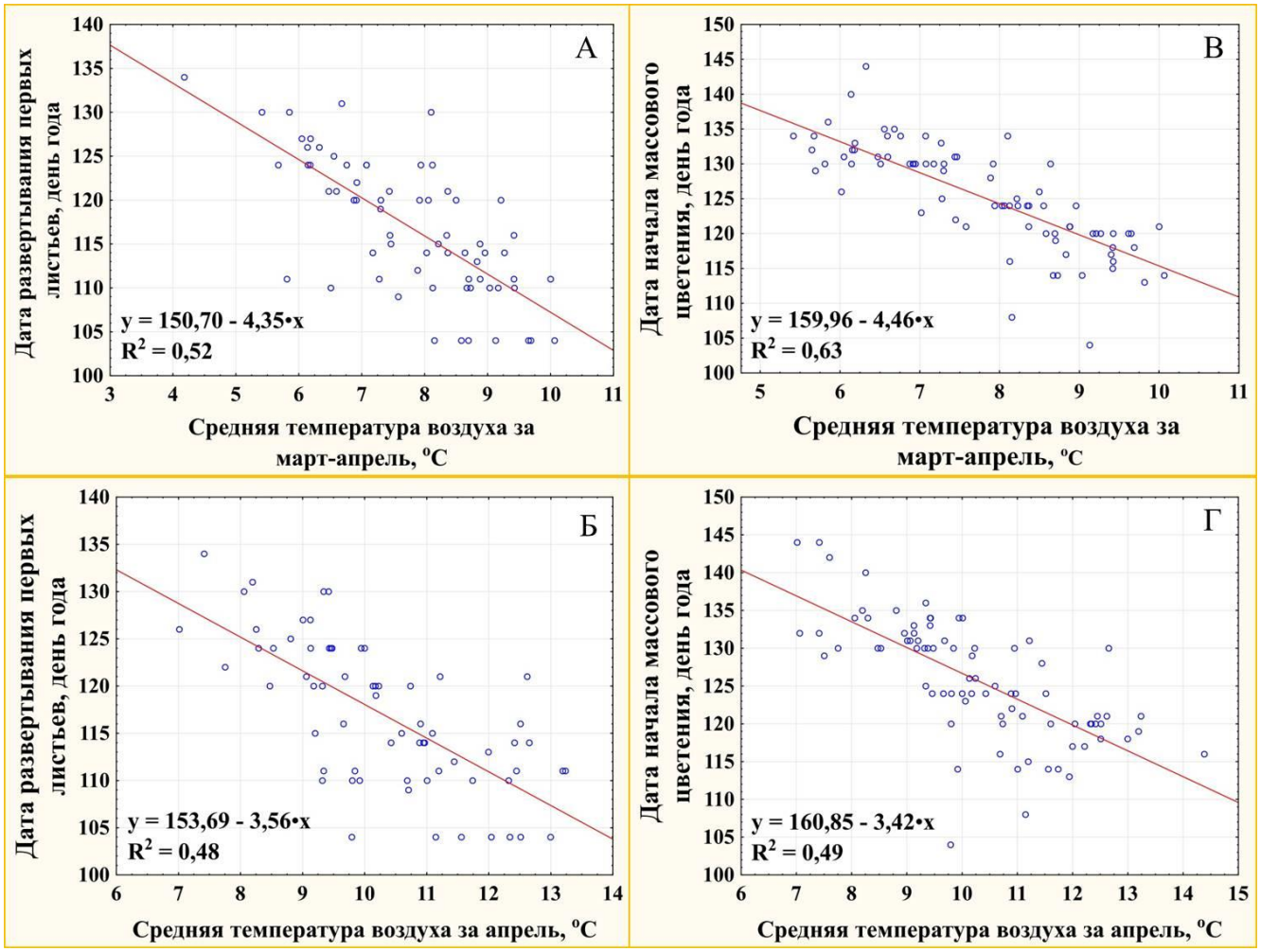


Рисунок 5.6 – Связь фенофаз развёртывания первых листьев (А, Б) и начала массового цветения (В, Г) *Quercus pubescens* с температурой воздуха в весенний период на Южном берегу Крыма в течение 1936–2017 гг. (R^2 – коэффициент детерминации, $p < 0,0001$)

В процедуре подгонки и проверки моделей были использованы среднесуточные температуры воздуха с 1 ноября 1935 года по 31 мая 2017 года. Выбор начальной даты для расчета сумм накопления единиц охлаждения обусловлен

тем, что устойчивый переход воздуха осенью через +10 °С в сторону понижения, определяющий границы активной фазы вегетации растений, на ЮБК отмечается в первой декаде ноября [272]. По результатам многолетнего фенологического мониторинга, у 80-90 % древесно-кустарниковой растительности ЮБК расцвечивание листьев и листопад наступают в третьей декаде октября – ноябре. Среднемесячная температура воздуха в ноябре снижается до +8,9 °С (Таблица 5.7), поэтому этот месяц уже способствует накоплению в моделях единиц охлаждения. При средней температуре декабря +5,5 °С их накапливается значительно больше.

За рассматриваемый период средняя температура воздуха в исследуемом районе составила +7,4 °С. В этот период наблюдалась статистически значимая слабая тенденция повышения температуры со средней скоростью 0,1 °С за десятилетие. Количественная оценка значимости тренда и интенсивности за период с 1981 г. показала, что тенденция, отмеченная для 1936–2017 гг., в 1981–2017 гг. значительно усилилась. Тренд обладает высокой степенью достоверности (уровень статистической значимости $p < 0,001$). Наибольшая статистически значимая скорость роста температуры отмечалась в ноябре, феврале-марте и в мае. Для периода 2001–2017 гг. также отмечен положительный тренд, но он статистически незначим. В первые десятилетия XXI века, по сравнению с 1936–2017 гг., температуры воздуха в ноябре, декабре-феврале и апреле повысились в среднем на 0,3-0,6 °С, а в марте и мае – соответственно на 1,0 и 0,9 °С. В связи с повышением температуры в феврале и марте (0,6-0,7 °С/10 лет), с начала 1980-х годов на ЮБК отмечается общая тенденция сдвига на более ранние сроки начала вегетационного периода (устойчивый переход среднесуточных температур воздуха через +5 °С в сторону повышения, при котором начинается активное развитие дикорастущих видов) с ускорением смещения в первых десятилетиях XXI века [166]. Положительная динамика средних температур воздуха и климатические прогнозы указывают на возможное дальнейшее повышение температуры в исследуемом регионе [192].

Лучшие результаты, обеспечивающие прогноз дат развёртывания первых листьев и начала массового цветения *Quercus pubescens* на ЮБК, были получены при использовании моделей M1 (GDD_{DOY}), M5 (SEQ) и M6 ($SEQBC_{DOY}$) (Таблица 5.8). Разница величин RMSE между периодами верификации и валидации моделей

составила менее 2,5 дней. Полученные модели дают хорошие результаты: точность прогноза преимущественно от четырёх до шести дней, за исключением результатов валидации модели M1 для развертывания первых листьев, где RMSE было более семи дней.

Таблица 5.8 – Параметры моделей для прогнозов дат развёртывания первых листьев и начала массового цветения *Quercus pubescens*

Параметр		Фенологическая фаза развития					
		Развертывание первых листьев			Начало массового цветения		
		Фенологическая модель			Фенологическая модель		
		M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)	M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	1.11	1.11	–	1.11	1.11
T_b, °C		0,0	7,1	4,0	0,0	8,3	4,0
F*, °C		650,1	69,2	286,8	640,0	68,6	414,8
T_{opt}, °C		–	6,3	1,6	–	7,6	3,2
C*, °C		–	35,6	30,8	–	32,8	32,4
t1, дата		04.01	08.01	04.01	04.02	27.01	21.01
β		–	124,1277	507,6180	–	121,7138	632,9013
γ		–	–0,0164	–0,0186	–	–0,0159	–0,0121
c		–	–	0,0000	–	–	0,6455
Результаты верификации	n, число лет	33	33	33	40	40	40
	R^2	0,48	0,69	0,77	0,71	0,71	0,76
	RMSE, дни	6,6	4,9	4,1	4,4	4,4	3,9
	AIC_c	131,2	120,9	107,8	122,5	130,4	123,9
	θ, дни	1,5	–0,2	0,4	0,7	–0,7	0,6
Результаты валидации	n, число лет	32	32	32	41	41	41
	R^2	0,30	0,51	0,39	0,70	0,58	0,73
	RMSE, дни	8,6	5,3	6,5	4,4	5,4	3,9
	θ, дни	–1,5	–2,0	–0,9	–0,5	–0,9	–0,2

Межгодовую изменчивость дат развёртывания первых листьев лучше описывают модели M5 и M6, охватывающие периоды и органического и вынужденного покоя. Несмотря на самое большое количество параметров (k=6), наиболее точное (RMSE=4,1) и эффективное ($AICc$=107,8) прогнозирование даты развёртывания листьев, согласно большинству индексов оценки качества, показала модель M6, учитывающая воздействие фотопериода на фенологическое развитие.

Эта же модель показала и наименьшую величину смещения между наблюдаемыми и прогнозируемыми значениями. Наихудшие результаты прогнозирования даты развёртывания первых листьев по всем критериям оценки были получены при использовании простой тепловой модели M1 (Таблица 5.8). Оценка качества прогнозирования фазы цветения дуба пушистого показала, что в целом, различия между моделями M1, M5 и M6 невелики. Несколько выше были показатели для модели M6, учитывающей фотопериод и объясняющей до 76 % дисперсии переменной. По расчетам всех трёх моделей начало накопления тепловых единиц для зацветания *Quercus pubescens* отмечено на 3-4 недели позже, чем для развёртывания листьев. Точность прогноза используемых моделей для фенофазы начала массового цветения была выше, чем для фазы развёртывания первых листьев. В целом, взаимосвязь между наблюдаемыми и моделируемыми значениями находилась на приемлемом для фенологических моделей уровне.

Согласно GDD-модели M1, основанной только на накоплении тепловых единиц, развертывание первых листьев у дуба пушистого на ЮБК наступает при накоплении с 4 января около 650 °C, а начало цветения – при накоплении 640 °C с 4 февраля эффективных температур воздуха (GDD) выше 0 °C (Tb = 0,0 °C). Базовая температура в модели M1, найденная в результате оптимизации, имеет преимущество в простоте при использовании, поскольку накопление тепловых единиц рассчитывается простым суммированием положительных значений среднесуточных температур воздуха. Расчеты по модели M1 показали более высокую точность прогноза даты цветения (RMSE = 4,4 дня), чем развертывания первых листьев (RMSE = 6,6-8,6 дней). В отдельные годы различия между прогнозируемыми по модели M1 и наблюдаемыми датами развертывания листьев достигали 10-12 дней, а в единичные – 17-19 дней (1940, 1956 и 2016 годы).

Расчеты по модели M6 ($SEQBC_{DOY}$) указывают на фотопериодическую чувствительность периода цветения (c = 0,6455).

Фактические и рассчитанные по трём моделям (M1, M5, M6) даты весенней фенологии дуба пушистого на ЮБК за весь период наблюдений представлены в виде совмещенных графиков (Рисунок 5.7).

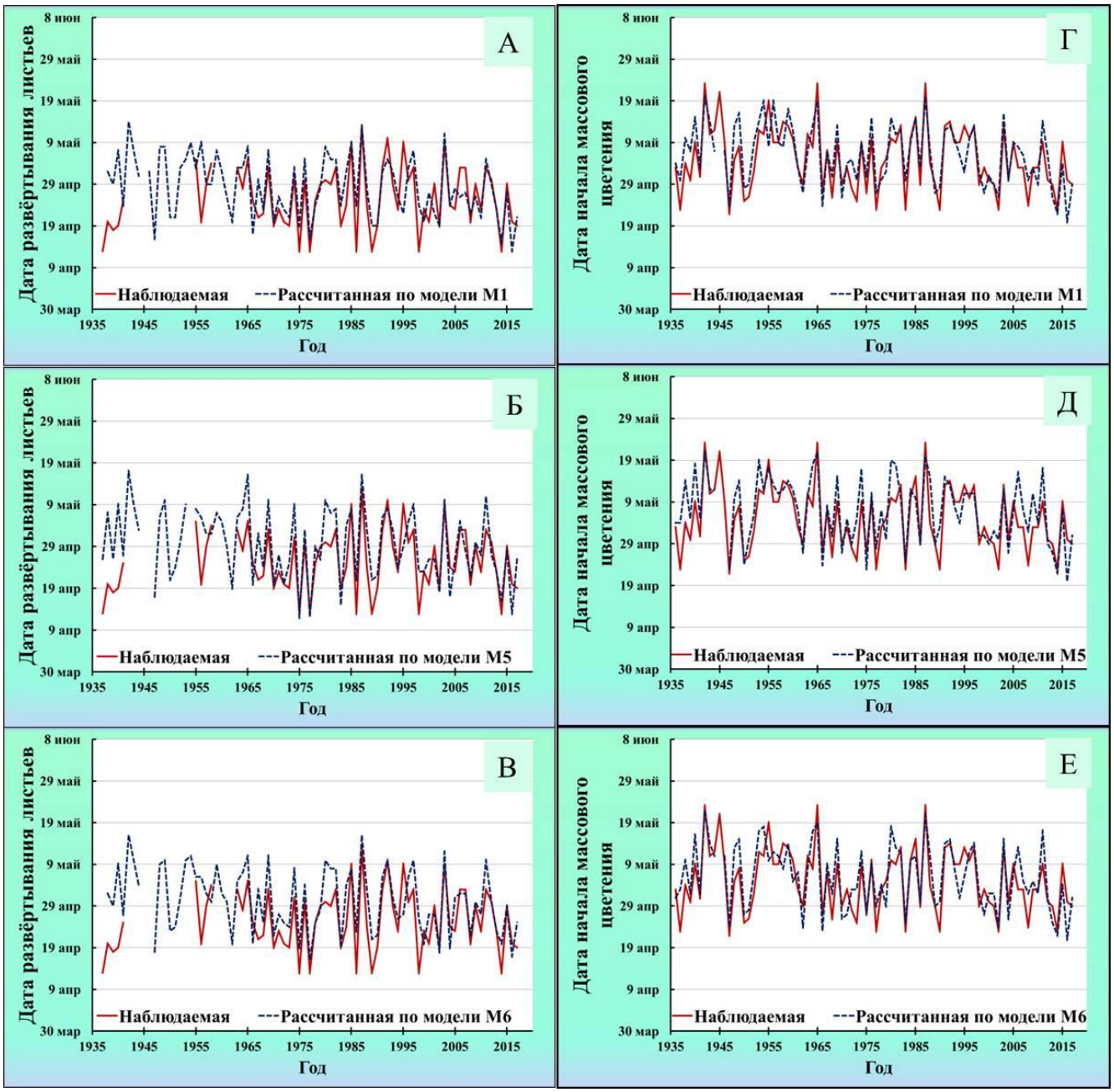


Рисунок 5.7 – Сравнение фактических (сплошная линия) и рассчитанных (пунктирная линия) по моделям М1 (А, Г), М5 (Б, Д) и М6 (В, Е) дат развёртывания первых листьев (слева) и начала массового цветения (справа) *Quercus pubescens* на Южном берегу Крыма в период с 1936 по 2017 гг.

Самая поздняя дата развёртывания листьев и цветения на ЮБК в 1942 и 1987 годах была подтверждена расчётами во всех трёх моделях. Самое раннее развёртывание листьев в 1977 году было подтверждено расчетами только в моделях М5 и М6. Очень раннее цветение в 1947 и в 2014 годах довольно точно смоделировали все три модели. Однако, в 2016 году начало массового цветения было спрогнозировано на 9-11 дней

раньше наблюдаемого. Результаты тестирования фенологических моделей показали, что в целом, все модели довольно хорошо описывают межгодовую изменчивость дат развёртывания листьев и цветения дуба пушистого как в периоды похолоданий, так и в периоды потеплений на ЮБК в течение 1936–2017 гг. [199].

Полученные фенологические модели были включены в расчёты при прогнозировании возможных изменений в сроках развертывания первых листьев и начала массового цветения *Quercus pubescens* для будущих климатических условий ЮБК. По трём основным сценариям (RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5) была построена проекция согласованных изменений климата и весенней фенологии дуба пушистого на 2021–2099 гг.

В результате расчётов установлена различная фенологическая реакция *Quercus pubescens* на прогнозируемый рост температур в течение XXI столетия для климатических сценариев и в зависимости от фенологической модели. Отклонения в сроках весеннего развития по наиболее вероятному сценарию RCP4.5, так же, как и по данным наблюдений, обозначены сплошной линией (Рисунок 5.8).

При расчетах по модели M1, учитывающей только накопление тепловых единиц, для сценариев RCP4.5 и RCP8.5 до конца XXI предполагается синхронное последовательное смещение на более ранние сроки как фазы развёртывания листьев, так и цветения. При реализации сценария RCP2.6, во второй половине XXI столетия ожидается стабилизация сроков весеннего развития дуба пушистого вследствие прекращения роста температур в январе-апреле. Проведенные расчёты позволяют предположить, что фенологическая фаза развёртывания первых листьев у *Quercus pubescens* более чувствительна к повышению температур.

Установлено, что в сравнении с периодом 1981–2000 гг., величина сдвига развертывания листьев *Quercus pubescens* на более ранние сроки к 2080 г. может составлять от 12 (RCP2.6) до 33 (RCP8.5) дней, а цветения соответственно – от 10 до 25 дней в зависимости от климатического сценария.

Анализ результатов, полученных при расчётах по моделям M5 (Рисунок 5.8.Б, Д) и M6 (Рисунок 5.8.В, Е), указывает на существенные различия прогнозов фенологического развития, как в скоростных режимах, так и в тенденции смещения даты наступления фенофаз, имеющих свою индивидуальную специфику изменения.

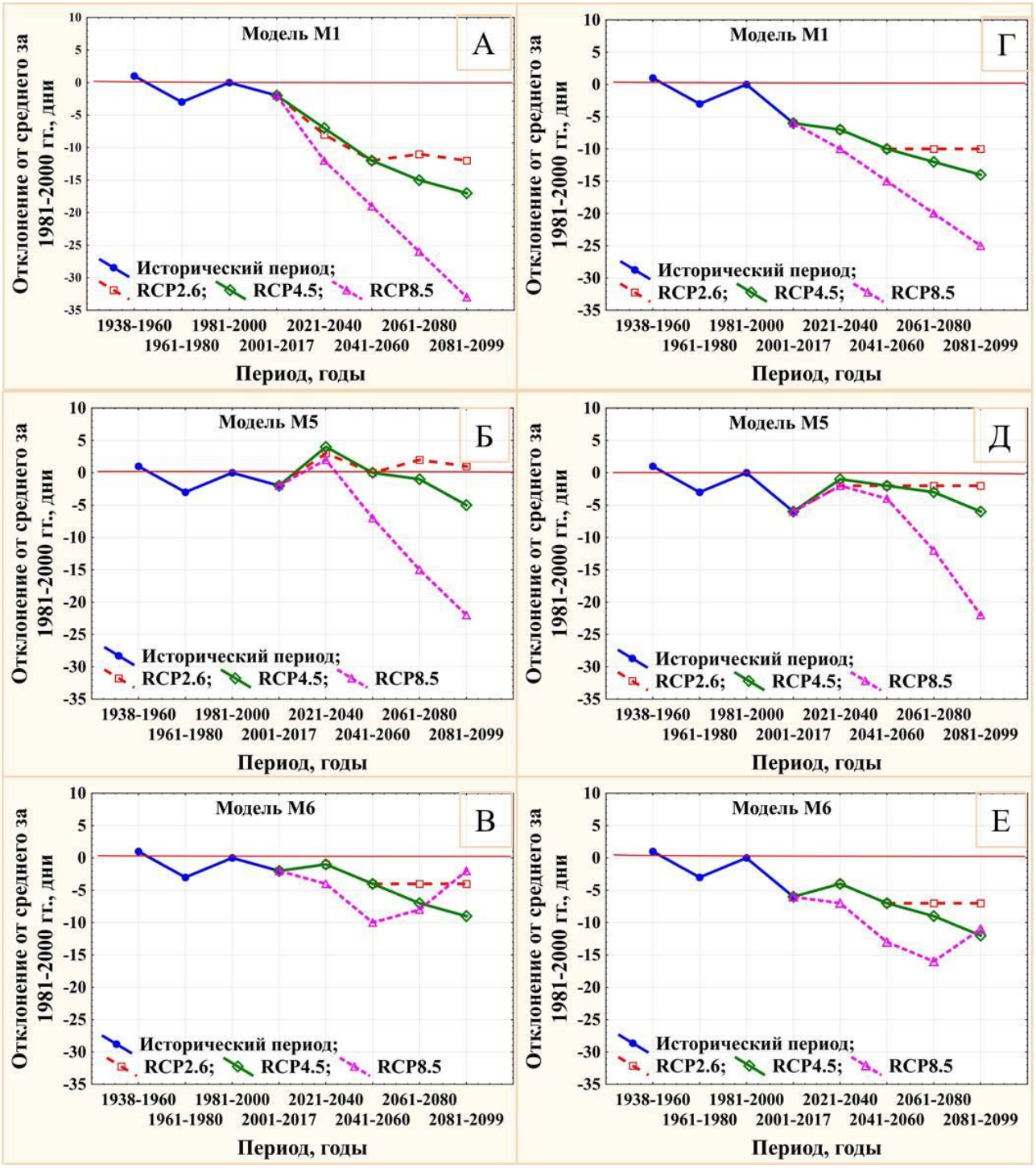


Рисунок 5.8 – Наблюдаемые и прогнозируемые по фенологическим моделям (M1, M5, M6) и ансамблю из климатических моделей CMIP5 аномалии (дни) по отношению к базовому периоду дат развёртывания первых листьев (А-В) и начала массового цветения (Г-Е) *Quercus pubescens* на ЮБК до конца XXI века при различных сценариях RCP (базовый период 1981–2000 гг.: дата развертывания первых листьев – 29.04, начало массового цветения – 9.05)

Однако, вместе с тем, отмечен и ряд общих закономерностей в их динамике. Ожидается сохранение или смещение дат наступления весенних фенофаз в период 2021–2040 гг. для всех сценариев RCP на более поздние сроки, в сравнении с 2001–2017 гг. В дальнейшем, с ростом температур в осенне-зимне-весенний период, при расчетах по модели М5 вероятно постепенное отрицательное синхронное смещение весенней вегетации до конца XXI столетия в случае реализации сценария RCP4.5: даты развёртывания листьев – на 5 дней, цветения – на 6 дней, по сравнению с 1981–2000 гг. В случае развития сценария RCP8.5, с резким ростом температур предполагаются и сдвиги активной вегетации на более раннее время, которые в 2081–2099 гг. могут достигнуть 22 дней по сравнению с базовым периодом. При самом оптимистичном сценарии RCP2.6 до конца XXI столетия существенных изменений в весеннем развитии *Quercus pubescens* не ожидается [199].

Расчеты по модели М6 (Приложение Л), учитывающей воздействие фотопериода и имеющей лучшие результаты тестирования среди фенологических моделей по качеству прогнозирования показали, что в случае реализации самого неблагоприятного климатического сценария RCP8.5, из-за интенсивного роста температур к середине XXI столетия необходимые для окончания периода органического покоя дуба пушистого суммы единиц охлаждения не смогут накопиться за зимний период. Можно предположить, что недостаточные условия охлаждения будут компенсированы удлинённым фотопериодом. В связи с этим, во второй половине XXI века существует вероятность сдвига начальных фаз вегетации на более поздние даты: развёртывания первых листьев – на 8 дней, цветения – на 5 дней. По сценарию RCP4.5, с 2041–2060 гг. предполагается динамическое смещение вегетации в сторону более раннего развития на 5-6 дней до конца столетия по сравнению с периодами 1981–2000 и 2001–2017 гг. В ближайшие 20 лет значительных изменений в сроках весеннего развития дуба пушистого на ЮБК не ожидается, что согласуется с данными, полученными при расчётах по модели М5 [199].

Таким образом, прогнозы наступления фаз весенней вегетации и их смещения в рамках сценариев изменения климата в значительной степени зависят от структуры фенологической модели, что требует лучшего понимания взаимодействия различных

конкретных функциональных типов растений (по чувствительности к фотопериоду, потребности в пониженных температурах и т.д.) с факторами окружающей среды.

Анализ результатов исследований показал, что модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Quercus pubescens* на Южном берегу Крыма могут быть использованы для различных применений. Модель М1 – это модель чистой аккумуляции тепловых единиц, которая позволяет спрогнозировать развёртывание первых листьев и начало массового цветения дуба пушистого при условии предположения, что период покоя будет завершен к концу календарного года или в начале следующего. Для современных климатических условий ЮБК это предположение, очевидно, верно. Поскольку модель проста в обращении, её можно использовать для прогнозирования, даже если средняя точность составляет 6-7 дней. Эти оценки очень важны при планировании работ по защите лесов ЮБК от вредителей и болезней.

Последовательные модели (М5 и М6), показавшие большую эффективность по результатам тестирования, позволяют учитывать потребности древесных видов растений в определенном температурном режиме, необходимом для их развития и роста в осенне-зимне-весенний период и могут дополнительно использоваться для проецирования возможных в будущем сдвигов во времени периода вегетации вслед за изменениями климата. Эти модели полезны для дополнения отсутствующих данных в фенологических временных рядах или для их расширения.

Полученные результаты согласуются с мнением многих исследователей о том, что простые модели накопления сумм тепловых единиц в период вынужденного покоя могут обеспечивать довольно хорошую результативность в сравнении со сложными моделями, охватывающими периоды органического и вынужденного покоя растений. Это связано невозможностью в настоящее время точно смоделировать влияние факторов внешней среды на внутрипочечное развитие. Высокие показатели простой модели также указывают на то, что в текущих климатических условиях накопление единиц охлаждения на ЮБК не является лимитирующим фактором для окончания органического покоя *Quercus pubescens*.

5.5 Фенологическая реакция некоторых вечнозелёных автохтонных видов растений Южного берега Крыма на изменения климата

5.5.1 Уязвимость и адаптация к изменению климата

Под воздействием климатических изменений может произойти деградация и фрагментация ареалов многих видов растений, возникновение новых условий существования для отдельных растительных сообществ и экосистем [68, 102, 332, 453].

Особенно уязвимыми к климатическим изменениям, произошедшим в зимне-весенний период на ЮБК в первые десятилетия XXI столетия [158, 166, 188], могут оказаться редкие и исчезающие виды растений, обладающие узкой экологической амплитудой к изменениям среды обитания [102].

В природном заповеднике «Мыс Мартьян» сохранились первозданные реликтовые высокоможжевеловые редколесья и сообщества земляничника мелкоплодного, находящиеся в условиях Южного берега Крыма на северной границе своих средиземноморских ареалов [209]. Вечнозелёными аборигенными доминантами древесного яруса этих сообществ являются можжевельник высокий (*Juniperus excelsa*) и земляничник мелкоплодный (*Arbutus andrachne*), кустарникового яруса – можжевельник дельтовидный (*Juniperus deltoides*). Эти виды характеризуются слабым естественным возобновлением, низким качеством семян в естественных и искусственных насаждениях Крыма, высокой чувствительностью к рекреационной нагрузке и включены в Красные книги Российской Федерации и Республики Крым [60, 143, 210, 211, 344].

Исследование репродуктивной биологии *Arbutus andrachne* [344] позволило установить, что основная причина его слабого естественного воспроизводства в Крыму – низкая семенная продуктивность (реализация всего 1-2 % семязачатков), которая обусловлена отсутствием процесса оплодотворения и гибелью зародышей на разных стадиях развития вследствие инбредной депрессии в его малочисленных популяциях. Информация об оптимальных экологических условиях для процесса опыления у данного вида носит, как правило, эпизодический характер [490, 552]. Земляничник мелкоплодный, как доледниковый реликт, чувствителен к низким температурам и повреждается уже при –13…–16 °С. Особенно опасны для него

весенние заморозки [213]. Проблема семенного возобновления *Arbutus andrachne* также заключается в быстрой потере всхожести семян [143, 490], поэтому лучшая приживаемость в природе наблюдается у всходов, появившихся в ранневесенние месяцы при благоприятных гидротермических условиях, в том числе – обилии осадков и хорошем увлажнении почвы [83, 143]. На основе рекогносцировочного обследования территории заповедника «Мыс Мартьян» [143] было установлено, что на фоне улучшения условий произрастания, в связи с увеличением количества осадков в январе-марте 2001-2017 гг. [272], ограничение успешности семенного возобновления *Arbutus andrachne* в большей степени обусловлено антропогенным воздействием, связанным с неорганизованной рекреационной деятельностью.

Цитоэмбриологические исследования можжевельников [297–299, 310] показали, что в зависимости от генотипа, места произрастания и экологических условий года, количество полноценных семян от свободного опыления в Крымских популяциях у *Juniperus excelsa* колеблется от 1,3 до 26,4 % [297, 298, 310], у *Juniperus deltoides* – от 0,44 до 42,66 % [299]. Наиболее чувствительными к изменению экологических условий являются процессы мейоза и опыления. Установлено [299], что асинхронность протекания мейоза в пределах популяции, дерева, микростробила и микроспорангия обеспечивает при любых погодных условиях образование достаточного количества жизнеспособной пыльцы для опыления семязачатков и этот фактор не лимитирует формирование полноценных семян. Основными причинами пустосемянности *Juniperus excelsa* и *Juniperus deltoides* в условиях Крыма являются большой процент неопылённых семязачатков и близкородственное скрещивание, как следствие изреженности насаждений и воздействия неблагоприятных экологических условий в период пыления [128, 297–299, 310]. Установлено [298, 299, 310], что опылительная капля формируется у *Juniperus excelsa* при максимальной температуре воздуха не ниже 10 °С (среднесуточной – не ниже 6,5 °С) и относительной влажности не менее 60 %, у *Juniperus deltoides* – не ниже 16 °С (среднесуточной – не ниже 12 °С) и относительной влажности не менее 50 %. Выявлено, что в кислой среде большинство пыльцевых зёрен можжевельника не могут освободиться от экзины и в половом процессе не участвуют [120, 299]. Одной из причин пустосемянности также является

обилие в период поллинации атмосферных осадков и их кислотность (при pH < 6,2) [59, 60, 112, 120, 299, 425].

С целью долгосрочной оценки воздействия возможных климатических изменений на пустосемянность можжевельников в условиях ЮБК, проведён анализ многолетней динамики и тенденций основных факторов среды, лимитирующих формирование опылительной капли и процесс опыления в период поллинации *Juniperus excelsa* и *Juniperus deltoides*. Были рассмотрены количественные данные об аномалиях (Δ) средних суточных температур воздуха в период пыления ($\Delta t_{ср.}$, °C), относительной влажности воздуха ($\Delta f_{ср.}$, %) и суммы осадков (ΔΣP, мм) (Рисунок 5.9).

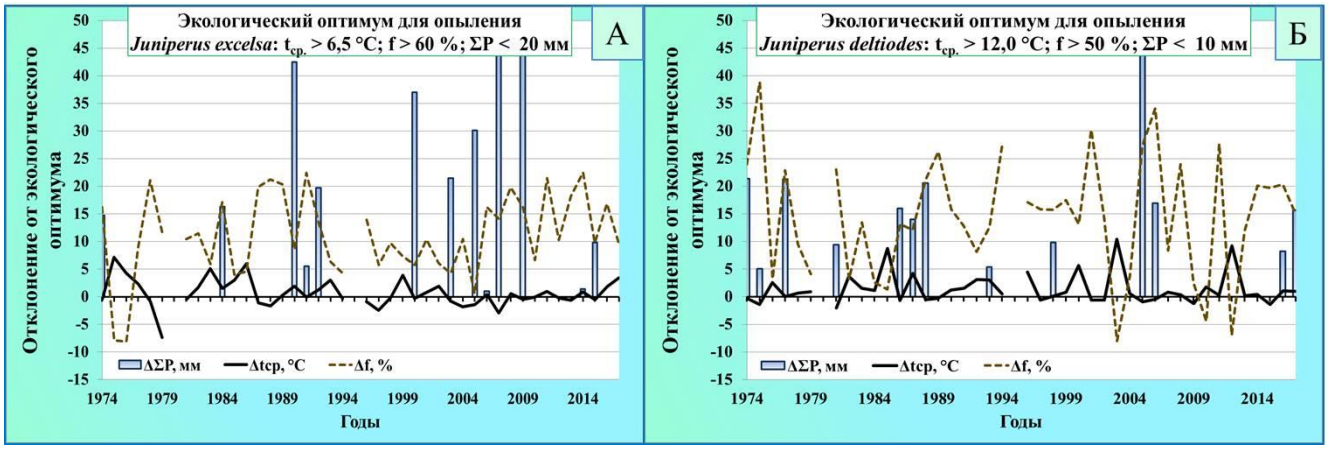


Рисунок 5.9 – Многолетние изменения аномалий гидротермических факторов, лимитирующих процесс опыления у *Juniperus excelsa* (А) и *Juniperus deltoides* (Б) на ЮБК (аномалии рассчитаны как отклонения от экологического оптимума для конкретного вида)

Распределения и положения аномалий в хронологическом ряду, приводящие к тому или иному проявлению тенденций исследуемых характеристик гидротермического режима в многолетнем ходе показали, что на ЮБК после 1977 г. в период пыления *Juniperus excelsa* (Рисунок 5.9.А) значения относительной влажности воздуха находились в зоне оптимума. Основными экологическими факторами, лимитирующими процесс опыления для данного вида в период поллинации являлись среднесуточная температура воздуха и атмосферные осадки. Анализ данных за период с 1974 по 2017 гг. показал, что неблагоприятные

температурные условия для формирования опылительной капли у можжевельника высокого наблюдались в 38 % лет (или три-четыре года из 10), обилие осадков в период пыления – в 26 % лет (два-три года из 10). Наиболее неблагоприятные условия для опыления при сочетании этих двух факторов в период поллинации отмечены в 17 % лет, из них 10 % лет (около 64 % за период 1974–2017 гг.) – в первом десятилетии XXI столетия (2001–2010 гг.).

В период пыления *Juniperus deltoides* (Рисунок 5.9.Б) неблагоприятные для формирования опылительной капли температурные условия и обилие осадков наблюдались в среднем один раз в три года (в 31 % лет). В XXI столетии, на фоне общего уменьшения количества осадков в апреле, во время пыления можжевельника дельтовидного на ЮБК выявлено снижение частоты их выпадения, что благоприятно для лёта пыльцы. В качестве негативного фактора в период пыления, в 2001–2017 гг. при повышении температур отмечено снижение влажности воздуха ниже критических значений для формирования опылительной капли.

При решении вопросов сохранения редких и исчезающих видов исследование изменения фенологии цветения позволяет правильно определить их функциональное состояние в конкретном местообитании в конкретное время, оценить реакцию на изменения термического режима и выявить уязвимость по отношению к изменению климата и антропогенному воздействию.

Анализ сроков цветения земляничника мелкоплодного и лёта пыльцы у можжевельников показал наличие статистически значимой зависимости начала пыления *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и раскрытия первых цветков у *Arbutus andrachne* от средних температур февраля, марта и апреля (Таблица 5.9). Начало пыления *Juniperus excelsa* наиболее сопряжено с температурами февраля ($R^2 = 0,51$), а *Juniperus deltoides* и *Arbutus andrachne*– марта (R^2 соответственно равен 0,51 и 0,24). Повышение температуры февраля на 1 °C вызывает отрицательное смещение сроков начала пыления у *Juniperus excelsa* на 7 дней. Повышение температуры марта на 1 °C приводит к сдвигу на более ранние сроки фенофазы цветения у *Juniperus deltoides* в среднем на 4 дня, у *Arbutus andrachne* – на 5 дней. Фенодаты начала пыления *Juniperus excelsa* (σ = 15,2-19,5 дней) и цветения *Arbutus andrachne* (σ = 16,9-18,2 дней) характеризуются высокой лабильностью, что

согласно фенологическому критерию свидетельствует об их высокой адаптации к условиям произрастания. Для *Juniperus deltoides* (σ = 8,9-9,5 дней), который в фазу цветения вступает позже, этот показатель ниже (Таблица 5.10).

Таблица 5.9 – Результаты регрессионного анализа зависимости даты начала цветения *Arbutus andrachne* и лёта пыльцы *Juniperus excelsa, Juniperus deltoides* от средних месячных температур воздуха (°С)

Месяц	Параметры уравнения	Виды растений		
		Juniperus excelsa	*Juniperus deltoides*	*Arbutus andrachne*
Февраль	Свободный член, a	82,26	118,98	110,27
	Угловой коэффициент, b	–7,01	–2,75	–3,05
	Коэффициент детерминации, R^2	0,51***	0,34***	0,12**
Март	Свободный член, a	93,82	132,44	129,06
	Угловой коэффициент, b	–6,13	–3,99	–5,29
	Коэффициент детерминации, R^2	0,28***	0,51***	0,24***
Апрель	Свободный член, a	56,77	142,53	156,12
	Угловой коэффициент, b	0,26	–3,13	–5,50
	Коэффициент детерминации, R^2	0,00	0,26***	0,21***
Примечание – уровень статистической значимости: *p < 0,05; **p < 0,01; ***p < 0,001				

Стабильность фенофазы цветения также связана с вариабельностью температур зимне-весенних месяцев. Меньший коэффициент вариации температур месяца обусловливает бóльшую стабильность фаз, которые происходят в эти месяцы. В связи с тем, что февраль и март на ЮБК характеризуются высокими колебаниями температур (коэффициент вариации в феврале составляет 53-61 %, а в марте – 27-33 %), сроки поллинации *Juniperus excelsa* и начала цветения *Arbutus andrachne* являются менее стабильными. Коэффициент вариации температур воздуха в апреле значительно ниже (12-16 %), что способствует меньшей разбалансировке начала пыления *Juniperus deltoides* (Таблица 5.10).

Коэффициенты линейного тренда (Таблица 5.10) за период 1981–2017 гг. указывают на статистически значимую тенденцию смещения на более ранние сроки начала поллинации *Juniperus excelsa* со средней скоростью 7 дней за 10 лет, *Juniperus deltoides* – 4 дня и начала цветения *Arbutus andrachne* – 8 дней за десятилетие. После 2000 года отмечено усиление темпов смещения для

Juniperus deltoides и *Arbutus andrachne*. В первых десятилетиях XXI века начало пыления *Juniperus excelsa* отмечается в среднем на 8 дней раньше среднемноголетних показателей, *Juniperus deltoides* – на 2 дня, начало цветения *Arbutus andrachne* – на 9 дней по сравнению со средними многолетними значениями за 1974–2017 гг.

Таблица 5.10 – Среднемесячная температура воздуха (°С), даты начала поллинации *Juniperus excelsa, Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* за 1974–2017 гг. и наблюдаемые тенденции

Показатель	Период, годы								
	1974–2017			1981–2017			2001–2017		
	Среднее	σ	Тренд (°С, день/ 10 лет)	Среднее	σ	Тренд (°С, день/ 10 лет)	Среднее	σ	Тренд (°С, день/ 10 лет)
Февраль	3,3	2,0	0,4	3,3	1,9	0,6*	3,8	2,0	0,8
Март	5,2	1,7	0,4	5,6	1,7	0,7*	6,2	1,7	1,0
Апрель	10,3	1,6	0,2	10,4	1,5	0,3	10,6	1,3	0,8
Juniperus excelsa	28.2	19,3	–4,5*	28.2	19,5	–7,0*	20.2	15,2	3,6
Juniperus deltoides	20.4	9,3	–0,8	21.4	9,5	–3,9*	18.4	8,9	–10,0*
Arbutus andrachne	6.4	17,1	–5,5**	5.4	18,2	–8,2**	28.3	16,9	–19,6*

Примечания
1 σ – стандартное отклонение;
2 тренды, имеющие высокую степень достоверности при уровнях статистической значимости: *p < 0,05; **p < 0,01

Изучение продолжительности цветения относится к наиболее важным аспектам антэкологических исследований [103]. Продолжительность и завершение цветения определяется комплексом внутренних и внешних факторов, в том числе, способом опыления, количеством генеративных почек, длительностью жизни одного цветка, погодными условиями в период цветения.

Проведённый анализ фенологических данных за 1974–2017 гг. показал, что средняя продолжительность фазы лёта пыльцы ценопопуляции *Juniperus excelsa*, расположенной на мысе Мартьян, составляет 26 дней. Средние значения абиотических факторов в период цветения: температура воздуха +6,6 °С, относительная влажности воздуха 71 % и сумма осадков 40 мм. Продолжительность фазы лёта пыльцы ценопопуляции *Juniperus deltoides* меньше – 16 дней. Средняя

температура воздуха в период лёта пыльцы составляет +12,8 °С, относительная влажность воздуха – 65 %, а сумма осадков за период – 15 мм. Пролонгированный период цветения (46 дней) отмечен у ценопопуляции *Arbutus andrachne*. Цветение протекает при средней температуре воздуха +12,8 °С, относительной влажности 67 % и сумме осадков 46 мм за период (Приложение М, Таблицы М.1–М.3).

Исследования показали значительную межгодовую вариабельность продолжительности цветения исследуемых видов в зависимости от сложившихся экологических условий (Рисунки 5.10–5.11).

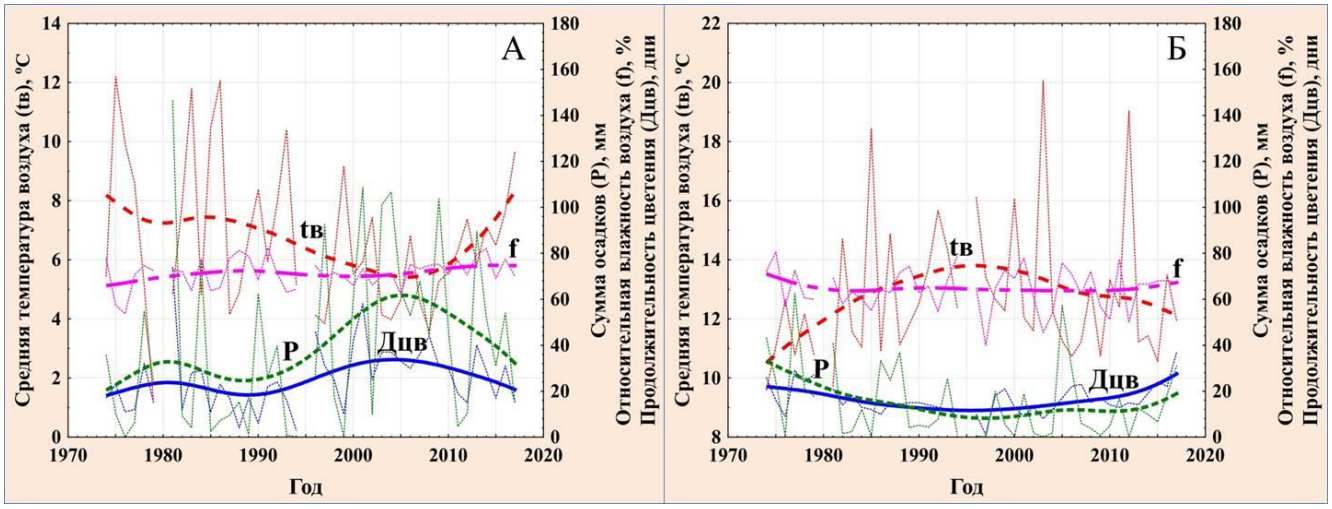


Рисунок 5.10 – Экологические условия и продолжительность периода цветения *Juniperus excelsa* (А) и *Juniperus deltoides* (Б) в заповеднике «Мыс Мартьян»

Многолетняя динамика периода лёта пыльцы *Juniperus excelsa* указывает на увеличение почти в полтора раза его продолжительности в 2001–2010 гг. (Рисунок 5.10.А, Приложение М, Таблица М.1). В этот временной интервал на ЮБК наблюдался рост температур в ноябре и в феврале, что способствовало более раннему началу пыления. Лёт пыльцы приобретал пролонгированный характер, температуры (средние, минимальные и максимальные) были почти на 1,5 °С ниже, а количество осадков почти в два раза выше средних многолетних значений. Анализируя многолетнюю динамику поллинации и гидротермических факторов (Рисунки 5.9.А и 5.10.А), можно заключить, что период 2001–2010 гг. не был благоприятным для образования полноценных семян ценопопуляции *Juniperus excelsa*, произрастающей на мысе Мартьян.

В последние десятилетия отмечена тенденция роста продолжительности пыления *Juniperus deltoides* на фоне небольшого снижения температур (Рисунок 5.10.Б). При этом сумма осадков не превышала средние многолетние показатели, а средние максимальные температуры воздуха в период поллинации были выше +16 °C (Приложение М, Таблица М.2), что указывает на отсутствие ухудшений гидротермических условий для опыления в исследованный временной интервал изменения климата, за исключением отдельных лет в 2001–2017 гг., когда относительная влажность воздуха опускалась ниже критических значений (Рисунок 5.9.Б). Данная тенденция позволяет выдвинуть предположение об усилении лимитирующей роли влажности воздуха в процессе опыления для *Juniperus deltoides* в случае дальнейшего роста температур во время поллинации.

Существует мнение [299], что в настоящее время количество жизнеспособных семян, которые производятся ежегодно, достаточно для поддержания Крымских популяций можжевельников при неизменном состоянии условий окружающей среды. Однако при увеличении антропогенного воздействия и изменениях климата природные популяции этих видов будут уменьшаться. Проблема заключается в том, что растения можжевельника имеют длительные сроки жизни и результат низкой (или отсутствующей) регенерации будет заметен только через 25–50 лет [538].

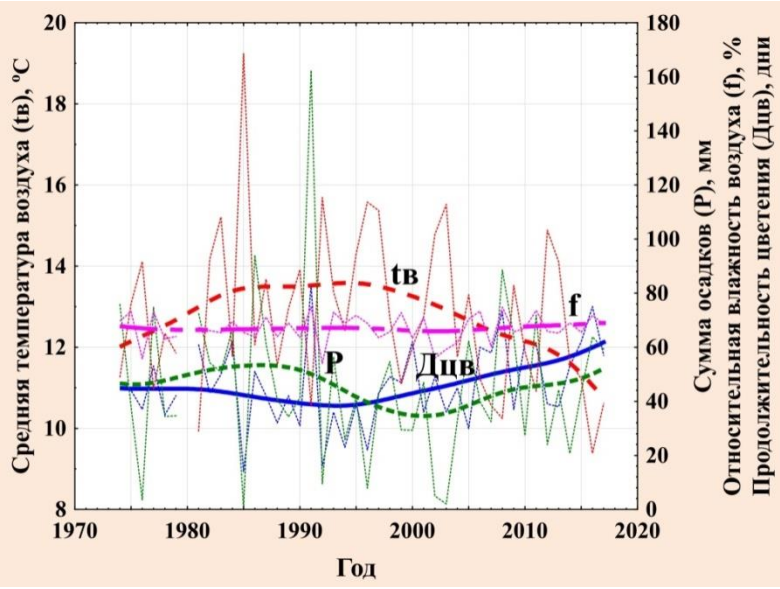


Рисунок 5.11 – Экологические условия и продолжительность периода цветения *Arbutus andrachne* в заповеднике «Мыс Мартьян»

Реакция *Arbutus andrachne* на потепление климата проявилась в отрицательном смещении начала цветения и устойчивой тенденции роста продолжительности данной фенофазы, начиная со второй половины 1990-х годов (Рисунок 5.11). По сравнению со средним многолетним значением, длительность цветения *Arbutus andrachne* в 2011–2017 гг. увеличилась в среднем на 9 дней, а температурный режим в этот период снизился на 0,8-1,0 °С (Приложение М, Таблица М.3). Показатели осадков и влажности воздуха сохранились на уровне средних многолетних значений.

Анализ зависимости продолжительности лёта пыльцы и цветения от экологических условий периода показал, что прохождение этой фазы у *Juniperus excelsa* ускоряется в среднем на 2 дня, у *Juniperus deltoides* – на 1 день, у *Arbutus andrachne* – на 5-6 дней с ростом температуры (tв, tср.макс, tср.мин) на 1 °С, и на столько же затягивается при её снижении (Таблица 5.11). Увеличению длительности цветения на 1 день способствует выпадение от 3 до 5 мм осадков за период цветения. Влияние относительной влажности воздуха в связи с её невысокой изменчивостью менее значимо.

Методом построения уравнений множественной регрессии с применением пошаговой регрессии установлено, что продолжительность лёта пыльцы *Juniperus excelsa* в значительной степени зависит от суммы выпавших осадков, доля влияния которых при совокупном воздействии всех признаков составила 59 %. Влияние других факторов (температуры и влажности воздуха) было статистически не значимым. Доля неучтенных факторов составила 41 %.

Продолжительность лёта пыльцы *Juniperus deltoides* также зависит от количества осадков, выпадающих в это время. Доля влияния их составила 23 %. Добавление других признаков в уравнение также было статистически не значимым. Высоко значимые коэффициенты детерминации отмечены для средней ($R^2 = 0,19$) и средней минимальной ($R^2 = 0,18$) температур воздуха за период поллинации.

Выявлено, что на продолжительность цветения *Arbutus andrachne* большее влияние оказывает уровень температур, чем количество выпавших осадков. Совокупное влияние температуры и осадков представлено уравнением множественной регрессии, которое имеет вид:

$$Y = 96,61 – 4,49 \cdot tв + 0,15 \cdot P, \qquad (4.12)$$

где Y – продолжительности цветения, дни;

tв – средняя температура воздуха за период цветения, °С;

Р – сумма осадков за период, мм.

Таблица 5.11 – Результаты регрессионного анализа зависимости продолжительности лёта пыльцы *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* от экологических условий

Показатель	Параметры уравнения	Виды растений		
		Juniperus excelsa	*Juniperus deltoides*	*Arbutus andrachne*
tв, °С	Свободный член, a	39,20	31,36	118,63
	Угловой коэффициент, b	–2,04	–1,18	–5,69
	Коэффициент детерминации, R^2	0,13*	0,19**	0,55***
Р, мм	Свободный член, a	13,96	13,35	31,77
	Угловой коэффициент, b	0,29	0,20	0,31
	Коэффициент детерминации, R^2	0,59***	0,24**	0,37***
tср.макс, °С	Свободный член, a	43,91	31,46	133,38
	Угловой коэффициент, b	–1,78	–0,92	–5,29
	Коэффициент детерминации, R^2	0,13*	0,13*	0,52***
tср.мин, °С	Свободный член, a	34,08	28,84	102,21
	Угловой коэффициент, b	–2,25	–1,32	–5,89
	Коэффициент детерминации, R^2	0,12*	0,18**	0,51***
f, %	Свободный член, a	–2,73	1,78	–28,19
	Угловой коэффициент, b	0,40	0,22	1,11
	Коэффициент детерминации, R^2	0,03	0,10*	0,14*

Примечания
1 tв – средняя температура воздуха в период цветения
2 Р – сумма осадков за период цветения
3 tср.макс – средняя максимальная температура воздуха в период цветения
4 tср.мин – средняя минимальная температура воздуха в период цветения
5 f – средняя относительная влажность воздуха в период цветения
6 уровень статистической значимости: *$p < 0,05$; **$p < 0,01$; ***$p < 0,001$

Из представленных в уравнении признаков, доля влияния средней температуры воздуха на продолжительность цветения составляет 55 %, суммы

осадков – 6 %. Суммарная доля влияния признаков 61 % при уровне значимости $p < 0,0001$.

Таким образом, в результате исследований определена связь начала лёта пыльцы *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* с температурами зимне-весенних месяцев. Выявлена различная фенологическая реакция на изменения погоды у растений с разными сроками начала активной вегетации.

Установлено, что амплитуда экотопической изменчивости начала цветения и лёта пыльцы зависит от вариабельности температур зимне-весенних месяцев. Меньший коэффициент вариации температур месяца обусловливает бóльшую стабильность фаз, которые происходят в эти месяцы.

Сравнительный анализ многолетней динамики гидротермических условий на ЮБК в период поллинации *Juniperus excelsa* и *Juniperus deltoides* показал, что основными экологическими факторами, лимитирующими процесс опыления, для *Juniperus excelsa* являются температура воздуха и обилие осадков, для *Juniperus deltoides* – температура, влажность воздуха и обилие осадков. Выявлено, что неблагоприятные гидротермические условия в период поллинации складываются для данных видов можжевельников, в среднем, три-четыре года из 10.

Установлено, что на ЮБК период 2001–2010 гг. не был благоприятным для образования полноценных семян у *Juniperus excelsa*.

Выявлено снижение частоты выпадения сильных осадков в период пыления *Juniperus deltoides*, что благоприятно для образования полноценных семян, однако при дальнейшем росте температур существует вероятность усиления негативного воздействия низкой влажности воздуха на процесс опыления.

На продолжительность поллинации *Juniperus excelsa* и *Juniperus deltoides* основное влияние оказывает количество выпавших в этот период осадков ($R^2 = 0,59$ и 0,24), а на продолжительность цветения *Arbutus andrachne* – температура воздуха ($R^2 = 0,51$-$0,55$).

Выявлено, что в результате отрицательного смещения сроков начала цветения *Arbutus andrachne*, произошедших в первые десятилетия XXI, значительно усилился риск их повреждений весенними заморозками.

В связи с отсутствием данных об оптимальных гидротермических условиях для опыления *Arbutus andrachne* и учитывая, что для энтомофильных растений одним из важных факторов устойчивости популяций является достаточное количество насекомых-опылителей в период цветения, необходимо проведение специализированных исследований. Данные исследования позволят выявить наличие или отсутствие согласованности фенологических тенденций и сроков наступления фенофаз у растений и насекомых-опылителей в условиях изменения климата, осуществить их прогнозирование на основе полученных фенологических моделей с использованием электронно-табличного моделирования на базе Excel и климатических моделей.

5.5.2 Моделирование и прогнозирование сроков цветения и поллинации

Несмотря на наличие в доступных литературных источниках большого количества экспериментального материала и обобщений по разработке фенологических моделей для хвойных и некоторых вечнозелёных видов растений [249, 324, 376, 384, 483, 505, 510], сведений о прогнозировании сроков поллинации *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* не обнаружено.

В результате анализа многолетних данных фенологического мониторинга ценопопуляций *Juniperus excelsa, Juniperus deltoides* и *Arbutus andrachne* выявлена высокая межгодовая вариабельность и неустойчивость фенодат этапов поллинации *Juniperus excelsa* и цветения *Arbutus andrachne*, что обусловливает сложность их прогнозирования (Таблица 5.12).

По итогам проведённой оптимизации были выбраны модели, показавшие лучшие результаты. Оптимизированные наборы параметров моделей, обеспечивающие прогноз дат начала массового лёта пыльцы у *Juniperus excelsa, Juniperus deltoides* и начала массового цветения *Arbutus andrachne* приведены в таблицах 5.13–5.15.

Таблица 5.12 – Фенодаты периода лёта пыльцы *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* в ценопопуляциях на территории заповедника «Мыс Мартьян»

Период	Дата начала лёта пыльцы и цветения	σ	Дата начала массового лёта пыльцы и цветения	σ	Дата окончания лёта пыльцы цветения	σ
Juniperus excelsa						
1974–2017 гг.	28.02	19,3	10.03	16,2	25.03	15,1
1981–2000 гг.	07.03	18,8	15.03	17,5	01.04	15,6
2001–2017 гг.	20.02	15,2	05.03	13,0	22.03	11,8
Juniperus deltoides						
1974–2017 гг.	20.04	9,3	25.04	8,5	05.05	7,5
1981–2000 гг.	22.04	10,0	27.04	9,3	05.05	8,9
2001–2017 гг.	18.04	8,9	24.04	8,8	04.05	7,2
Arbutus andrachne						
1974–2017 гг.	6.04	17,1	18.04	15,9	20.05	8,0
1981–2000 гг.	12.04	16,6	23.04	13,7	23.05	8,1
2001–2017 гг.	28.03	16,9	13.04	16,8	17.05	7,6
Примечание – σ: среднее квадратическое отклонение						

Оценка качества моделей для прогнозирования даты начала массового лёта пыльцы *Juniperus excelsa* показала, что наибольшая точность аппроксимации получена при использовании модели М4, описывающей сигмоидальную зависимость динамики фенологических процессов от температуры. В сравнении с моделями М1, М5 и М6, величины RMSE периодов верификации и валидации при расчетах по модели М4 – меньше, различаются незначительно и составляют 8,7-9,2 дня, величина систематического смещения не превышает 0,1-0,7 дней, эффективность высокая (AICc = 96,8), а значение коэффициента детерминации находится в пределах 0,62-0,69 (Таблица 5.13).

Самая низкая точность аппроксимации (RMSE = 15,7-17,0) была при использовании модели М6, показавшей хорошие результаты для листопадных древесных видов растений [194, 199].

Таблица 5.13 – Параметры моделей для прогнозов фенодат начала массового лёта пыльцы *Juniperus excelsa* на Южном берегу Крыма

Параметр		Фенологическая фаза развития			
		Лёт пыльцы			
		Фенологическая модель			
		M1(GDD_{DOY})	M4(UNI)	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	–	01.11	01.12
T_b, °C		0,0	–	0,3	4,0
F*, °C		286,3	125,8	143,7	117,7
T_{opt}, °C		–	–	0,0	0,5
C*, °C		–	–	15,8	9,2
t1, дата		01.01	01.09	25.12	22.12
β		–	–	288,432	231,057
γ		–	–	–0,0446	–0,0733
c		–	–	–	0,0249
a1		–	0,02196	–	–
b1		–	–0,40083	–	–
d		–	2,41875	–	–
Результаты верификации	n	19	19	19	19
	R^2	0,61	0,69	0,20	0,44
	RMSE, дни	10,2	8,7	16,3	17,0
	AIC_c	95,9	96,8	120,8	126,6
	θ, дни	–1,4	0,1	1,2	–0,7
Результаты валидации	n	16	16	16	16
	R^2	0,64	0,62	0,28	0,58
	RMSE, дни	10,4	9,2	15,4	15,7
	θ, дни	–3,8	0,7	1,2	–3,6

Результаты оценки моделей для прогноза начала массового лёта пыльцы *Juniperus deltoides* показали, что различия между выбранными моделями невелики и все три модели описывают межгодовую изменчивость фенодаты на хорошем уровне (Таблица 5.14).

Несколько выше были показатели при аппроксимации моделями M1 и M6, объясняющих по результатам верификации до 82-83 % дисперсии переменной с точностью до 3,7-4,1 дней. Результаты валидации этих моделей показали лучшую точность прогноза и меньшую величину смещения при использовании модели M6, но лучшую величину подгонки при использовании модели M1.

Таблица 5.14 – Параметры моделей для прогнозов фенодат начала массового лёта пыльцы *Juniperus deltoides* на Южном берегу Крыма

Параметр		Фенологическая фаза развития		
		Лёт пыльцы		
		Фенологическая модель		
		M1(GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	01.11	01.11
T_b, °C		0,0	1,4	4,1
F*, °C		662,9	251,3	312,5
T_{opt}, °C		–	1,4	2,3
C*, °C		–	26,6	31,9
t1, дата		05.01	24.12	22.01
β		–	420,480	508,605
γ		–	–0,0194	–0,0152
c		–	–	0,8942
Результаты верификации	n	16	16	16
	R^2	0,83	0,77	0,82
	RMSE, дни	3,7	5,1	4,1
	AIC_c	50,2	68,3	66,4
	θ, дни	–0,7	0,4	1,4
Результаты валидации	n	19	19	19
	R^2	0,61	0,36	0,55
	RMSE, дни	6,3	7,3	5,4
	θ, дни	–2,1	1,1	1,1

Удовлетворительные результаты моделирования получены при прогнозировании начала массового цветения *Arbutus andrachne* (Таблица 5.15).

Величины RMSE были довольно высокими и достигали 11-16 дней. Максимальный коэффициент детерминации ($R^2 = 0,40$) и наименьшее смещение ($\theta = 0,1$) получены по результатам валидации модели M3.

По итогам проведенного тестирования для прогнозирования возможных изменений сроков цветения и поллинации ценопопуляций краснокнижных древесных видов растений заповедника «Мыс Мартьян» были выбраны следующие фенологические модели: для *Juniperus excelsa* и *Arbutus andrachne* – модели M4 (UNI, Приложение Н) и M3 (SIG_{DOY}, Приложение Р) соответственно, для *Juniperus deltoides* – модель M6 ($SEQBC_{DOY}$, Приложение П).

Входными данными моделей являлись числовые ряды среднесуточных температур воздуха за период с 2021 по 2099 гг., полученных для ЮБК в результате расчетов по ансамблю климатических моделей проекта CMIP5 [189].

Таблица 5.15 – Параметры моделей для прогнозов фенодат начала массового цветения *Arbutus andrachne* на Южном берегу Крыма

Параметр		Фенологическая фаза развития		
		Цветение		
		Фенологическая модель		
		M1(GDD_{DOY})	M3 (SIG_{DOY})	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	–	01.11
T_b, °C		0,0	–	7,5
F*, °C		602,9	136,9	259,7
T_{opt}, °C		–	–	3,3
C*, °C		–	–	52,0
$t1$, дата		01.01	01.11	16.02
β		–	–	79,130
γ		–	–	0,0228
c		–	–	4,9831
a2		–	–3,2629	–
$b2$		–	–0,1776	–
Результаты верификации	n	27	27	27
	R^2	0,34	0,27	0,23
	RMSE, дни	10,8	11,5	11,9
	AIC_c	135,7	141,6	150,1
	θ, дни	–0,9	1,4	–2,2
Результаты валидации	n	29	29	29
	R^2	0,29	0,40	0,19
	RMSE, дни	14,5	14,1	15,6
	θ, дни	–3,0	0,1	–2,1

По климатическим сценариям RCP4.5 и RCP8.5 были построены проекции согласованных изменений климата и массового лёта пыльцы *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* на 2021–2099 гг. Для осредненных по 20-летиям периодов с 1974 по 2099 гг. рассчитаны аномалии дат начала массового цветения и лёта пыльцы по отношению к периоду 1981–2000 гг., принятого базовым (Рисунок 5.12).

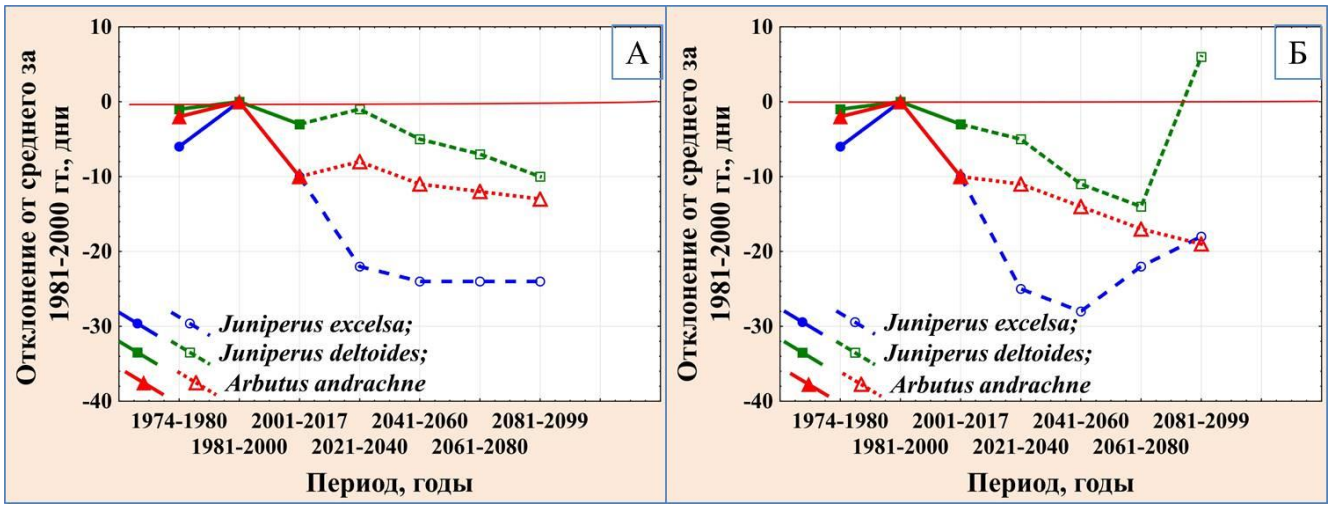


Рисунок 5.12 – Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые (пунктирные линии) аномалии дат поллинации *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* в природном заповеднике «Мыс Мартьян» при климатических сценариях RCP4.5 (А) и RCP8.5 (Б) по отношению к базовому периоду (базовый период за 1981–2000 гг.: дата начала массового лёта пыльцы *Juniperus excelsa* – 15.03, *Juniperus deltoides* – 27.04, и цветения *Arbutus andrachne* – 23.04)

Результаты расчётов показали, что ожидаемая фенологическая реакция исследованных видов вечнозелёных древесных растений на прогнозируемый рост температур в течение XXI столетия для различных климатических сценариев неодинакова.

При реализации любого из сценариев (RCP4.5 или RCP8.5), реакция *Arbutus andrachne* на повышение температуры характеризуется стабильной отрицательной тенденцией и темпами, прямо зависящими от скорости роста температур. При реализации сценария RCP4.5 (Рисунок 5.12.А) темпы смещения массового зацветания *Arbutus andrachne* ожидаются невысокими – до 15 дней в сравнении с базовым периодом к концу XXI столетия – это всего на 3 дня раньше средних показателей за 2001–2017 гг. (Таблица 5.12). В случае реализации сценария RCP8.5, сдвиг к концу столетия может достигнуть 21 дня.

Значительными отрицательными сдвигами в первой половине XXI столетия характеризуется реакция *Juniperus excelsa* на рост осенне-зимних температур. Уже в 30-е годы при реализации любого из сценариев массовый лёт пыльцы, в среднем,

может начинаться раньше 22-25 дней по сравнению с базовым периодом (1981–2000 гг.) и на две недели – по сравнению с 2001–2017 гг. В дальнейшем, до конца столетия ожидаются незначительные отклонения от этих сроков, и даже смещение на 7 дней позже в последнем двадцатилетии по сценарию RCP8.5 (Рисунок 5.12.Б).

Наименьшие отрицательные временные сдвиги сроков цветения (до 5-11 дней) в ближайшие 30-40 лет, по сравнению с базовым периодом, предполагаются для дат наступления массового лёта пыльцы у *Juniperus deltoides*. К концу столетия по сценарию RCP4.5 массовое цветение будет наступать в среднем раньше на 10 дней (периода 2081–2000 гг.) или на неделю, по сравнению с последним историческим периодом 2001–2017 гг. (Рисунок 5.12.А). При высоких темпах роста температур во второй половине XXI столетия, ожидаемых по жёсткому сценарию RCP8.5, из-за недостаточных условий охлаждения в зимний период существует вероятность сдвига фенодаты начала лёта пыльцы *Juniperus deltoides* на более поздние сроки (Рисунок 5.12.Б).

Сопряжённый анализ динамики сроков поллинации и температур воздуха во время массового лёта пыльцы позволил выявить неблагоприятные для процесса опыления у *Juniperus excelsa* временные периоды на ЮБК со средними температурами воздуха ниже экологического минимума для формирования опылительной капли (Рисунок 5.13).

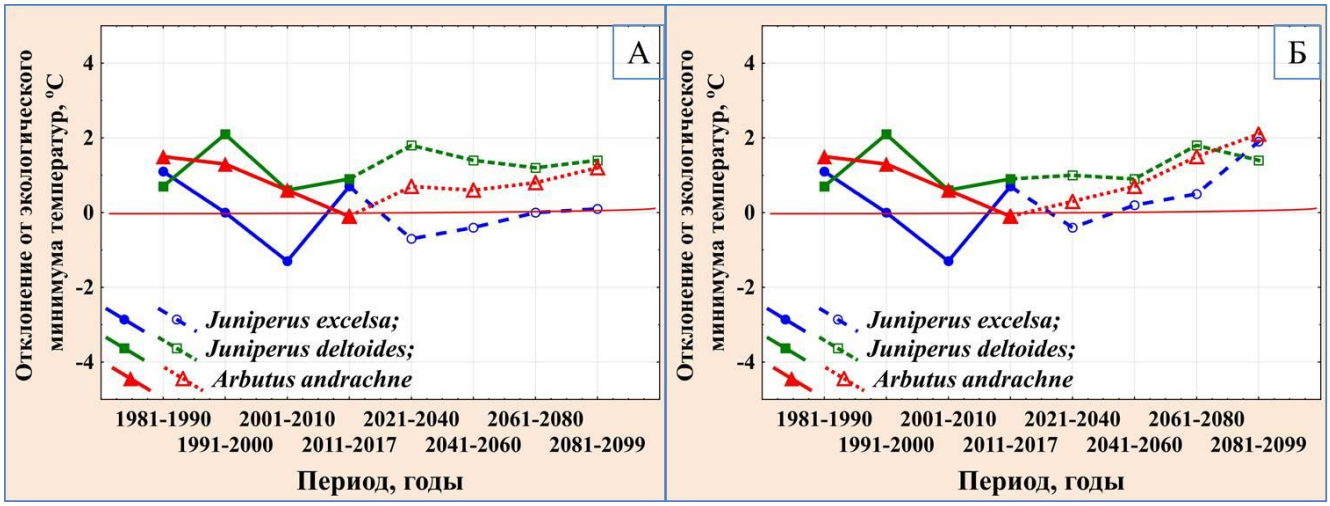


Рисунок 5.13 – Исторические (сплошные линии) и ожидаемые (пунктирные линии) по климатическим сценариям RCP4.5 (А) и RCP8.5 (Б) отклонения средних температур воздуха от экологического минимума в период поллинации *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne*

За исследованный период – это 2001–2010 гг., ожидаемый по сценарию RCP4.5 – 2020–2050 гг. (Рисунок 5.13.А), по сценарию RCP8.5 – 2020–2030 гг. (Рисунок 5.13.Б).

Снижения средних за исследованный временной период температур воздуха ниже критических значений во время поллинации *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* не выявлено (Рисунок 5.13). Однако, учитывая общую тенденцию роста температур во время опыления этих видов, существует вероятность повышения частоты неблагоприятных условий для формирования опылительной капли у *Juniperus deltoides*, связанных с низкой относительной влажностью воздуха.

Таким образом, впервые получены фенологические модели для прогноза лёта пыльцы и цветения у вечнозелёных аборигенных древесных растений ЮБК, включённых в Красную книгу Крыма: *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и *Arbutus andrachne*. Для повышения чувствительности и точности прогноза их сроков цветения, особенно *Arbutus andrachne*, необходима дальнейшая работа по усовершенствованию моделей.

По результатам климатического и фенологического моделирования осуществлена перспективная оценка вероятных изменений сроков лёта пыльцы и цветения в ценопопуляциях *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides* и *Arbutus andrachne* на территории природного заповедника «Мыс Мартьян» до конца XXI столетия.

По итогам проведённых исследований выявлено, что при прогнозировании дат наступления фенологических фаз, наблюдающихся у растений ЮБК в зимние или ранневесенние месяцы и характеризующихся высокой вариабельностью, лучшие результаты аппроксимации получены при использовании моделей описывающих сигмоидальную зависимость динамики фенологических процессов от температуры.

Установлено, что в ближайшие 30-40 лет при реализации любого из рассмотренных сценариев ожидаемая величина отрицательного смещения сроков массового лёта пыльцы *Juniperus deltoides* и цветения *Arbutus andrachne* не превысит 2-8 дней, по сравнению с последним историческим периодом 2001–2017 гг.

Учитывая прогнозируемый рост температур в весенний период, в ближайшие десятилетия повышается вероятность ухудшений условий процесса опыления для *Juniperus deltoides*, связанных с низкой относительной влажностью воздуха. Во

второй половине XXI столетия при реализации жёсткого сценария RCP8.5, из-за недостаточных условий охлаждения в зимний период, предполагается более поздний массовый лёт пыльцы у *Juniperus deltoides*, что усилит лимитирующее значение влажности воздуха для процесса опыления.

В результате смещения в среднем на 15 дней раньше сроков начала цветения *Arbutus andrachne*, произошедших в первые десятилетия XXI столетия, усилилась вероятность повреждений органов растений весенними заморозками.

В первой половине XXI столетия, при дальнейшем повышении зимних температур, предполагаемая величина отрицательного смещения сроков лёта пыльцы *Juniperus excelsa* может достигнуть двух недель по сравнению с 2001–2017 гг. В связи с этим, существует высокая вероятность прохождения фазы лёта пыльцы у *Juniperus excelsa* при низких зимних температурах и избыточном количестве осадков, что ухудшит условия для опыления и естественного возобновления. Негативные влияния природных факторов на возможности семенного возобновления *Juniperus excelsa* могут усилиться в результате возрастающей антропогенной нагрузки, связанной со стихийной рекреационной деятельностью.

5.6 Фенологическая реакция некоторых видов растений лесных фитоценозов Южного берега Крыма на изменения климата

Анализ многолетних данных фенологического мониторинга сроков весеннего развития представителей аборигенной флоры *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica* и *Cornus mas* показал умеренную межгодовую вариабельность фенодат начала облиствения исследуемых видов. Выявлена стабильно высокая в течение всего периода наблюдений вариабельность фенодат цветения *Cornus mas* (σ=15,7-22,7) и в отдельные периоды – *Carpinus orientalis* (1981–2000 гг.) и *Sorbus domestica* (1961–1980 гг.) (Таблица 5.16).

По итогам оценки точности прогнозирования (Приложение С, Таблицы С.1–С.3) были отобраны модели, показавшие лучшие результаты. Для прогноза развёртывания первых листьев *Carpinus orientalis* и *Cornus mas* – M5 (SEQ),

Sorbus domestica – M1 (GDD_{DOY}), а для прогноза начала массового цветения *Carpinus orientalis* – M5 (SEQ), *Sorbus domestica* – M6 ($SEQBC_{DOY}$) и *Cornus mas* – M4 (UNI) (Таблицы 5.17–5.18, Приложения Т, У, Ф).

Таблица 5.16 – Фенодаты развёртывания первых листьев и начала массового цветения *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica* и *Cornus mas*

Период	Дата развёртывания первых листьев	σ	Период	Дата начала массового цветения	σ
Carpinus orientalis					
1957–1960 гг.	23.04	4,2	1947–1960 гг.	5.05	7,2
1961–1980 гг.	21.04	10,0	1961–1980 гг.	29.04	9,2
1981–2000 гг.	25.04	10,6	1981–2000 гг.	2.05	12,1
2001–2017 гг.	17.04	10,0	2001–2017 гг.	30.04	7,8
Sorbus domestica					
			1947–1960 гг.	11.05	6,7
1965–1980 гг.	27.04	7,8	1961–1980 гг.	9.05	13,5
1981–2000 гг.	25.04	11,6	1981–2000 гг.	15.05	9,2
2001–2017 гг.	24.04	10,1	2001–2017 гг.	10.05	8,5
Cornus mas					
1954–1960 гг.	21.04	7,7	1936–1980 гг.	10.03	22,7
1961–1980 гг.	17.04	9,6	1961–1980 гг.	16.03	15,7
1981–2000 гг.	22.04	7,9	1981–2000 гг.	9.03	15,9
2001–2017 гг.	12.04	9,0	2001–2017 гг.	6.03	15,9
Примечание – σ: среднее квадратическое отклонение					

Таблица 5.17 – Параметры моделей для прогнозов дат развёртывания первых листьев *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica* и *Cornus mas*

Параметр	Фенологическая фаза развития		
	Развертывание первых листьев		
	Carpinus orientalis M5 (SEQ)	*Sorbus domestica* M1 (GDD_{DOY})	*Cornus mas* M5 (SEQ)
1	2	3	4
t_0, дата	01.11	–	01.11
T_b, °C	6,4	0,0	6,6
F*, °C	66,0	674,1	58,7
T_{opt}, °C	5,4	–	6,3
C*, °C	36,0	–	33,0
$t1$, дата	13.01	01.01	16.01
β	132,104	–	116,129
γ	–0,0191	–	–0,0206

Продолжение таблицы 5.17

1		2	3	4
Результаты внутренней проверки	*n*	31	27	32
	R^2	0,47	0,38	0,75
	RMSE, дни	8,3	7,7	5,1
	AIC_c	143,5	109,0	120,4
	θ, дни	0,7	–0,4	–0,4
Результаты внешней проверки	*n*	30	25	32
	R^2	0,74	0,52	0,41
	RMSE, дни	5,0	7,1	8,2
	θ, дни	0,1	0,2	–1,0

Таблица 5.18 – Параметры моделей для прогнозов начала массового цветения *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica* и *Cornus mas*

Параметр		Фенологическая фаза развития		
		Начало массового цветения		
		Carpinus orientalis M5 (SEQ)	*Sorbus domestica* M6 ($SEQBC_{DOY}$)	*Cornus mas* M4 (UNI)
t_0, дата		01.11	01.11	–
T_b, °C		8,3	4,2	–
*F**, °C		48,3	419,3	157,5
T_{opt}, °C		7,6	4,2	–
*C**, °C		38,6	23,8	–
*t*1, дата		12.01	31.12	01.09
β		108,692	661,033	–
γ		–0,0212	–0,0189	–
c		–	0,0037	–
a1		–	–	1,7200
b1		–	–	–0,3621
d		–	–	0,0243
Результаты внутренней проверки	*n*	36	34	40
	R^2	0,46	0,49	0,31
	RMSE, дни	8,3	6,1	14,9
	AIC_c	164,2	138,0	227,9
	θ, дни	2,2	0,0	1,0
Результаты внешней проверки	*n*	35	35	39
	R^2	0,45	0,58	0,38
	RMSE, дни	7,9	6,1	15,1
	θ, дни	3,4	–1,0	–1,6

По климатическим сценариям RCP4.5 и RCP8.5 для данных видов были построены проекции согласованных сроков развёртывания первых листьев и начала

массового цветения с ожидаемыми изменениями температурных условий на ЮБК в XXI столетии (Рисунок 5.14).

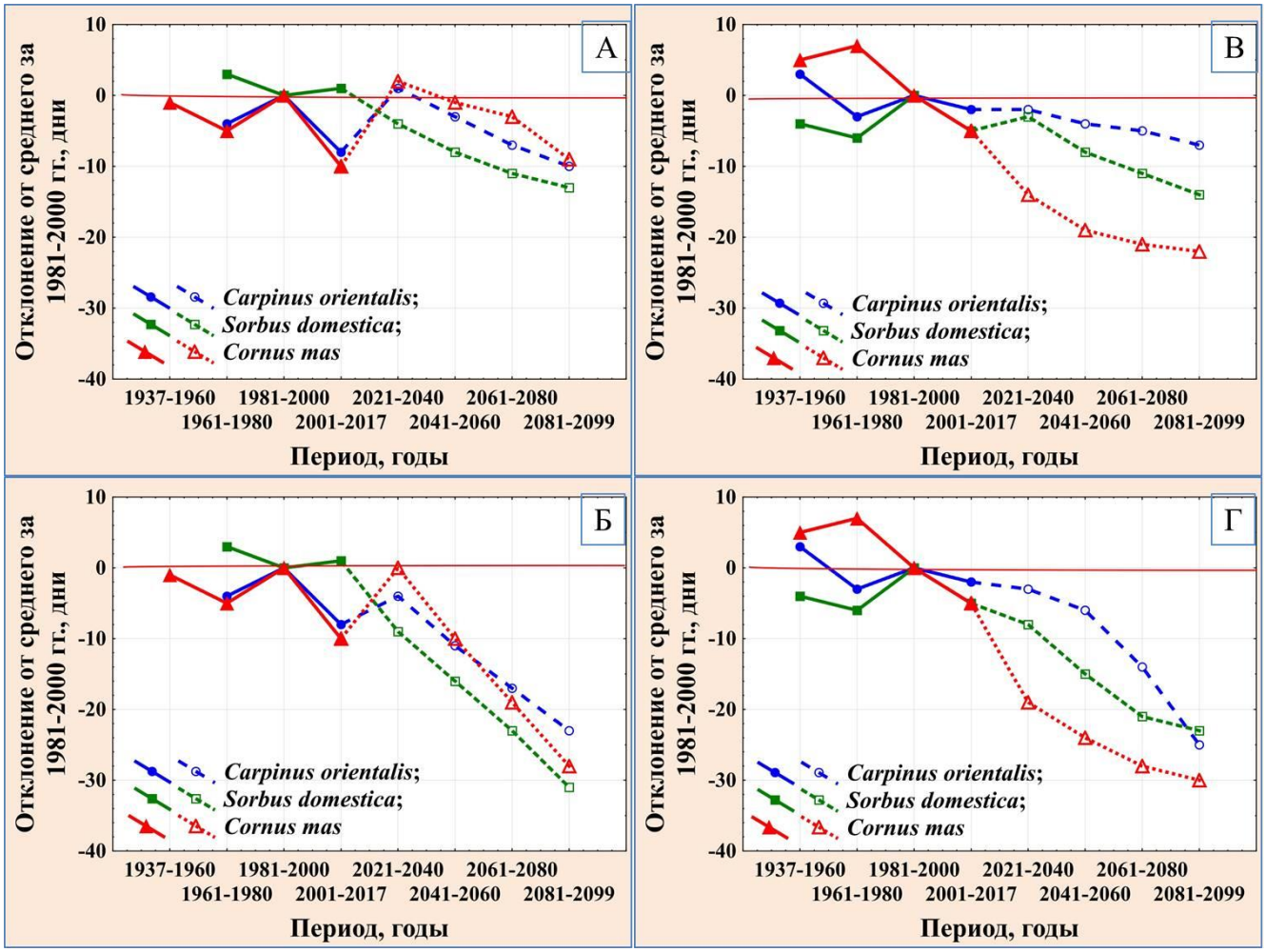


Рисунок 5.14 – Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые (пунктирные линии) аномалии дат развёртывания первых листьев (А–Б) и начала массового цветения (В–Г) *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica* и *Cornus mas* на Южном берегу Крыма при климатических сценариях RCP4.5 (А, В) и RCP8.5 (Б, Г) по отношению к базовому периоду (базовый период 1981–2000 гг.: дата развертывания первых листьев (начало цветения): *Carpinus orientalis* – 25.04 (02.05); *Sorbus domestica* – 25.04 (15.05); *Cornus mas* – 22.04 (9.03))

Результаты расчетов показали, что у данных представителей растительных сообществ ЮБК во второй половине XXI века, ожидается однотипная реакция на повышение температур – смещение весеннего развития на более ранние сроки.

В зависимости от сценария, величина смещения различна. При развитии любого из двух сценариев наибольшая величина сдвига начала массового цветения ожидается у *Cornus mas* и составит от 22 до 30 дней в зависимости от сценария. При среднем сценарии смещение фенодаты цветения на более ранние сроки вероятно около 7 дней у *Carpinus orientalis* и 14 дней – у *Sorbus domestica*. При жёстком сценарии весеннее развитие (зацветание и развёртывание листьев) у этих видов к концу XXI столетия ожидается на 3-3,5 недели раньше, в сравнении с базовым периодом 1981–2000 гг.

В случае развития среднего сценария RCP4.5 сроки развёртывания первых листьев у *Cornus mas* изменятся несущественно (до 4 дней), у *Carpinus orientalis* и *Sorbus domestica* – до 10-13 дней.

В ближайшие 20-30 лет, по наиболее вероятному сценарию RCP4.5, значительных изменений в весенней фенологии растений *Carpinus orientalis* и *Sorbus domestica* не ожидается. В отличие от данных видов, цветение *Cornus mas* предполагается в среднем раньше на 10-13 дней.

5.7 Моделирование и прогнозирование сроков цветения древесно-кустарниковых растений на высотных профилях

По итогам тестирования моделей весенней фенологии, для прогнозирования возможных изменений в сроках цветения и поллинации семи древесно-кустарниковых аборигенных видов растений были выбраны модели, показавшие лучшие результаты аппроксимации.

Используя величины вертикальных градиентов, по данным агрометеостанции Никитский сад вычислены средние за периоды температуры воздуха на различных высотах над уровнем моря. Для этих периодов построены проекции согласованных изменений климата и начала массового цветения и лёта пыльцы в зависимости от высоты местообитания растений над уровнем моря: 100, 200, 400, 600 и 800 м. Расчёты проведены по сценариям RCP4.5 и RCP8.5 (Рисунки 5.15–5.17).

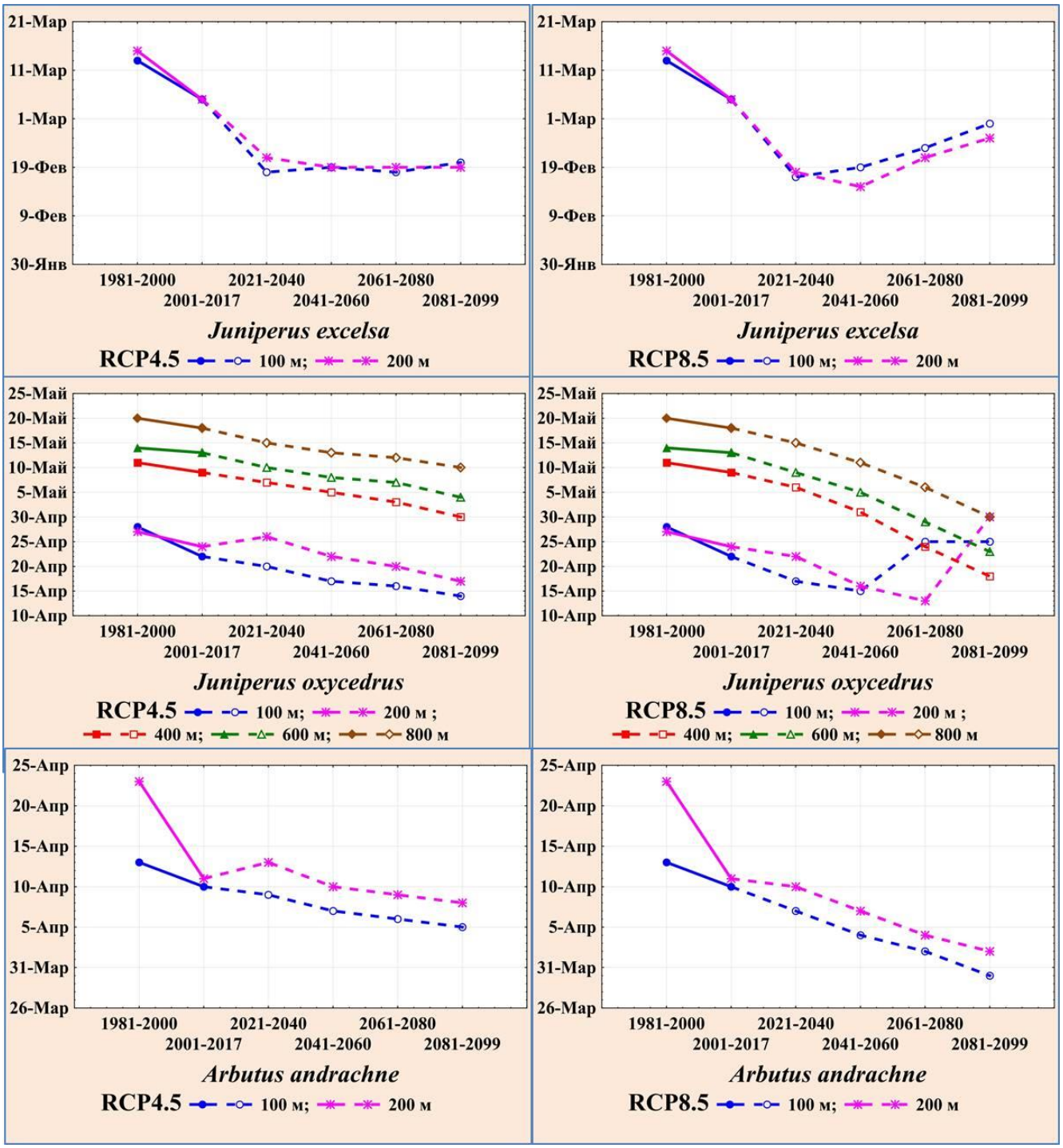


Рисунок 5.15 – Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые (пунктирные линии) фенодаты начала массового цветения *Arbutus andrachne* и лёта пыльцы *Juniperus excelsa* и *Juniperus deltoides* на ЮБК по высотам в зависимости от климатического сценария

Результаты расчётов показали, что в течение XXI столетия при реализации любого из сценариев (RCP4.5 или RCP8.5), реакция *Arbutus andrachne* на повышение

температур на высотах 100-200 м характеризуется стабильной отрицательной тенденцией и темпами, прямо зависящими от скорости роста температур (Рисунок 5.15).

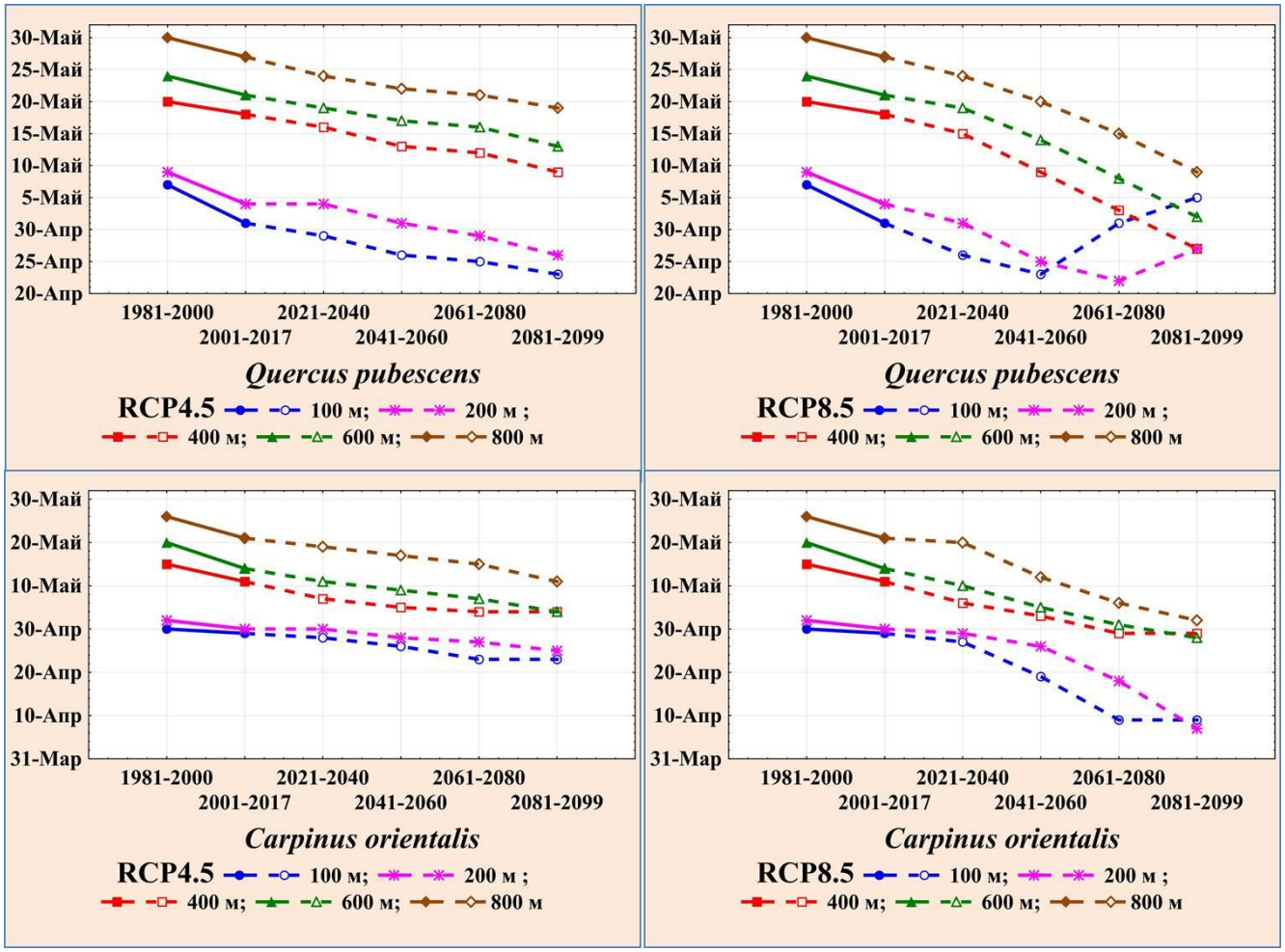


Рисунок 5.16 – Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые (пунктирные линии) фенодаты начала массового цветения *Quercus pubescens* и *Carpinus orientalis* на ЮБК по высотам в зависимости от климатического сценария

Значительными отрицательными сдвигами в первой половине XXI столетия отличается прогнозируемая реакция на рост осенне-зимних температур *Juniperus excelsa* на высотах около 200 м над уровнем моря, при относительно стабильных сроках пыления на высотах до 100 м. Уже в 2030-е годы, при реализации любого из сценариев, массовый лёт пыльцы *Juniperus excelsa* на высотах около 200 м в заповеднике «Мыс Мартьян» может начинаться раньше на две-три недели по сравнению с 2001–2017 гг. В дальнейшем, до конца столетия ожидаются незначительные отклонения от этих сроков, и даже смещение на 6 дней позже по сценарию RCP8.5.

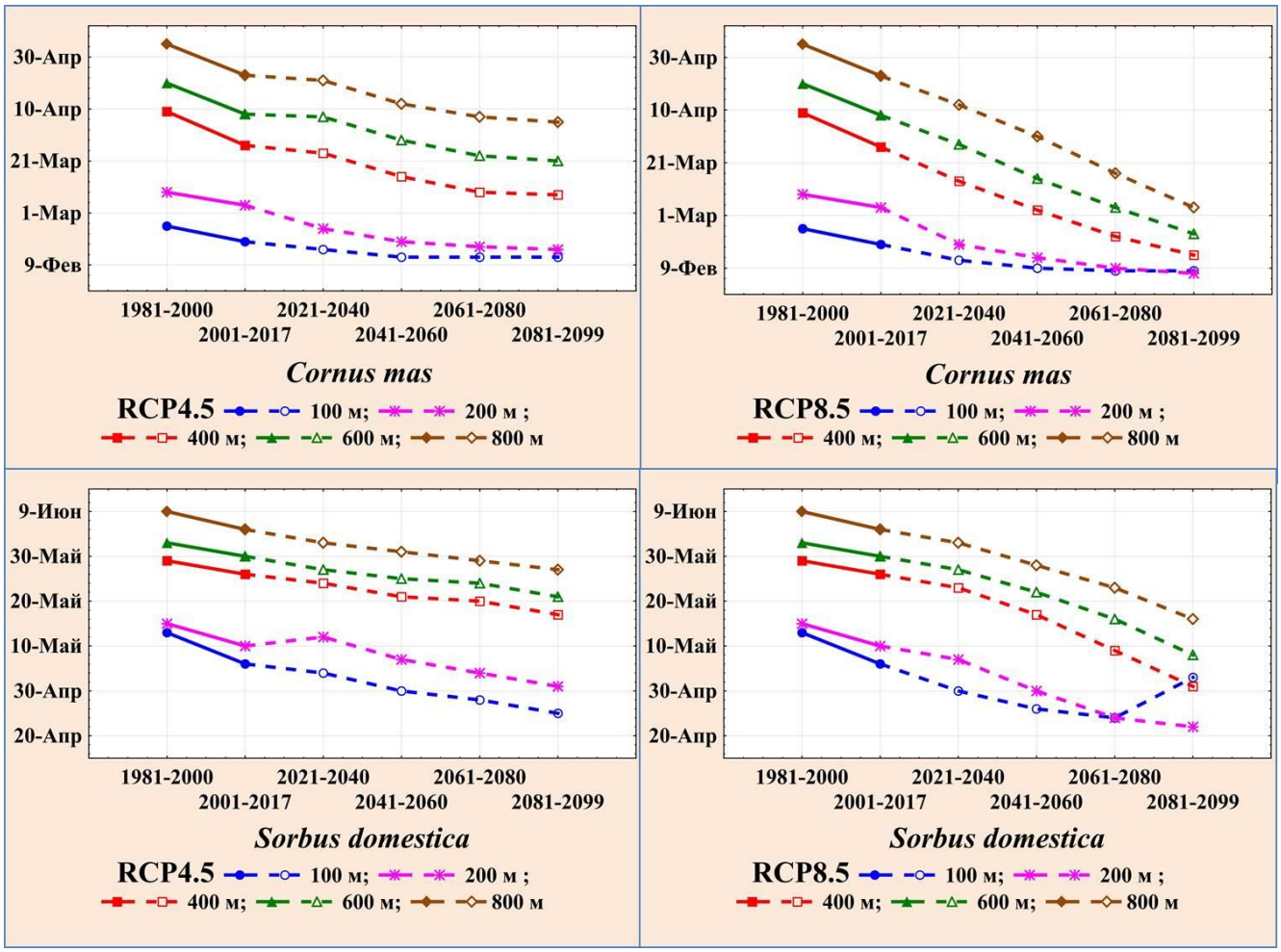


Рисунок 5.17 – Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые (пунктирные линии) фенодаты начала цветения *Cornus mas* и *Sorbus domestica* на ЮБК по высотам в зависимости от климатического сценария

При реализации среднего сценария прогнозируется небольшое отрицательное смещение поллинации *Juniperus deltoides* на всех высотах. К концу столетия ожидаемая величина смещения около – 7 дней. При резком росте температур по жёсткому сценарию, из-за недостаточных условий охлаждения в зимний период, существует вероятность сдвига фенодаты начала массового лёта пыльцы у *Juniperus deltoides* на высотах 100-200 м на более поздние сроки.

Похожая реакция на значительное повышение температур ожидается у *Sorbus domestica* на высотах около 100 м и у *Quercus pubescens* на высотах до 200 м над уровнем моря (Рисунки 5.16–5.17).

Таким образом, в результате проведённых исследований были разработаны математические модели весенней фенологии для семи древесно-кустарниковых

видов аборигенных представителей южнобережных ландшафтов: *Quercus pubescens*, *Juniperus excelsa*, *Juniperus deltoides*, *Arbutus andrachne*, *Cornus mas*, *Carpinus orientalis*, *Sorbus domestica*. В зависимости от климатического сценария осуществлён прогноз их фенологической реакции на ожидаемый рост температур в осенне-зимне-весенние месяцы, рассчитаны вероятные сдвиги сроков цветения в XXI столетии по периодам и высотам 100, 200, 400, 600 и 800 м над уровнем моря.

Всего было разработано 225 моделей весенней фенологии, из которых по итогам оптимизации отобраны 57 моделей, показавших лучшие результаты. Для дальнейшего использования с целью фенологического прогнозирования, по итогам оценки точности аппроксимации были выделены 19 моделей, позволяющих адекватно описать и спрогнозировать фенологический отклик модельных видов растений на изменения погодных условий (Рисунок 5.18).

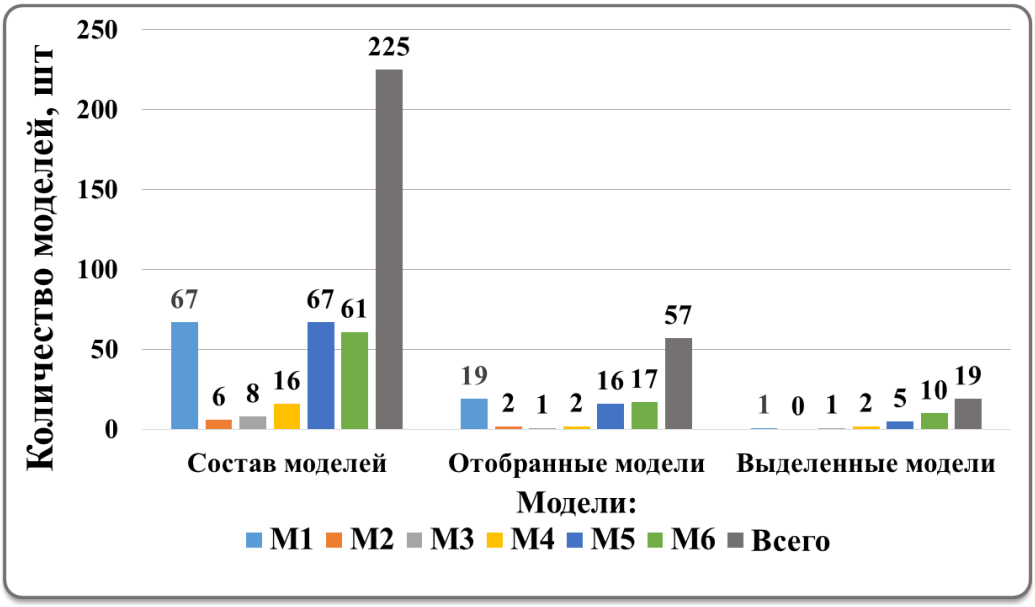


Рисунок 5.18 – Результаты моделирования весенней фенологии растений

Результаты анализа фенофаз цветения растений показали, что даты их наступления у большинства исследованных видов коррелируют с изученным периодом изменения климата ЮБК, однако адаптационные стратегии в трансформирующихся климатических условиях различны. Особенно это проявляется на высотах до 200 м над уровнем моря, где при развитии жёсткого сценария для некоторых древесно-кустарниковых растений ожидаются недостаточные условия

охлаждения в зимний период. Наибольшая величина смещения сроков цветения на более ранние даты отмечена у вечнозелёного древесного лиственного вида ЮБК – земляничника мелкоплодного.

Проведенный анализ тенденций и темпов смещения сроков начала массового цветения на высотах от 400 до 800 м над уровнем моря указывает отсутствие недостатка в накоплении единиц охлаждения на ЮБК на этих высотах в будущих климатических условиях. Предполагается, что смещение на ранние сроки фенодат цветения у исследованных видов растений будет происходить синхронно вслед за повышением температур.

РАЗДЕЛ 6
ЭКОЛОГО-ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ УСПЕШНОСТИ ИНТРОДУКЦИИ ВЕЧНОЗЕЛЕНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

При интродукции растений особый интерес представляют исследования, посвященные изучению механизмов их адаптации. Установлено, что в основе приспособлений растительных организмов к изменению экологических факторов в пределах ареала лежит их физиологическая адаптация, которая направлена на сохранение видов, популяций, особей. По отношению к силе воздействия того или иного фактора каждому виду характерна своя экологическая валентность и свой экологический спектр, сформировавшийся в процессе эволюции [223]. Чаще всего при интродукции экзотов за пределы экологической валентности видов выходят дефицит тепла и влаги, а также тесно связанные с ними эдафические факторы [113, 205]. В рамках традиционной физиологии процессы обмена веществ растений, изучаемые на клеточном и субклеточном уровне, зачастую не объясняют многие процессы на уровне организма. Механизмы регуляции процессов обмена растений со средой или явления адаптации к условиям обитания объяснимы только на уровне целостного организма [127]. Специфика эколого-физиологических исследований заключается в том, что растение рассматривается как единый организм, жизненные функции которого тесно взаимосвязаны и реализуются в условиях постоянного взаимодействия с изменяющимися факторами среды.

Применение современного, не повреждающего растения фитомониторного оборудования для исследований вариабельности и разнообразия ответных реакций отдельных особей вида на действие стресс-факторов среды, позволяет до минимума сократить экспериментальные исследования по испытанию их устойчивости к этим факторам, разработать практические рекомендации по оптимизации гидротермического режима для роста и развития интродуцентов [117–119, 273, 274]. Практическое использование научно-обоснованного экологического метода и рекомендаций по выращиванию интродуцентов с учетом тенденций изменения климата региона способствует сокращению сроков создания насаждений, снижению себестоимости

посадочного материала и сбережению природных ресурсов, в том числе водных и земельных ресурсов [271]. Чёткая программа и последовательная ее реализация позволяют обеспечить создание высокоэффективных насаждений, отвечающих требованиям современного декоративного садоводства, защитного лесоразведения и лесокультурного производства [191, 270].

6.1 Модели световых кривых фотосинтеза

С целью подбора оптимальной функции для описания световых кривых вечнозелёных интродуцентов, проведено сравнение с экспериментальными данными результатов аппроксимации четырёх наиболее часто применяемых моделей *PN/I*-кривых, определены недостатки каждой модели при использовании фотосинтетических параметров, рассчитанных на основании статистической функции [195].

В исследование были включены три вечнозелёных вида-интродуцента, распространённые в озеленении на Южном берегу Крыма и Черноморском побережье Кавказа: олеандр обыкновенный (*Nerium oleander*), лавр благородный (*Laurus nobilis*) и аукуба японская пестролистная (*Aucuba japonica variegata*).

Исследованные растения, за исключением цветущего в Верхнем парке арборетума олеандра, находились в фазе летне-осеннего вегетативного роста и оптимальных гидротермических условиях (Таблица 6.1).

Таблица 6.1 – Средние значения абиотических факторов среды при измерении CO_2-газообмена растений

Условия освещенности	Часть суток	Температура воздуха, °C ± σ	Температура листа, °C ± σ	Относительная влажность воздуха, % ± σ	Максимальная ФАР, мкмоль/(м^2 · с) ± σ	Влажность почвы, % от НВ ± σ
Nerium oleander						
Открытый грунт, без затенения	День	29,8 ± 0,5	31,9 ± 0,7	50 ± 6	1827 ± 36	83 ± 4
	Ночь	23,1 ± 0,6	21,3 ± 0,6	52 ± 2	0	79 ± 2
Теплица, умеренное затенение	День	26,5 ± 2,8	28,9 ± 2,9	64 ± 6	620 ± 40	84 ± 8
	Ночь	19,3 ± 4,0	22,6 ± 3,7	68 ± 4	0	75 ± 8

Продолжение таблицы 6.1

Условия освещенности	Часть суток	Температура воздуха, °C ± σ	Температура листа, °C ± σ	Относительная влажность воздуха, % ± σ	Максимальная ФАР, мкмоль/(м^2 · с) ± σ	Влажность почвы, % от НВ ± σ
Laurus nobilis						
Открытый грунт, без затенения	День	26,5 ± 2,4	28,2 ± 2,2	51 ± 5	1592 ± 99	77 ± 5
	Ночь	20,5 ± 2,0	18,5 ± 2,2	53 ± 7	0	73 ± 6
Теплица, умеренное затенение	День	29,3 ± 1,2	29,2 ± 1,4	50 ± 5	552 ± 41	73 ± 1
	Ночь	21,9 ± 1,4	21,4 ± 1,4	56 ± 4	0	73 ± 1
Aucuba japonica variegata						
Открытый грунт, без затенения	День	29,1 ± 0,9	31,4 ± 0,9	52 ± 8	1394 ± 118	83 ± 2
	Ночь	21,5 ± 0,5	20,1 ± 0,9	66 ± 4	0	79 ± 2
Теплица, умеренное затенение	День	28,3 ± 0,1	31,2 ± 0,2	58 ± 1	473 ± 38	92 ± 1
	Ночь	21,0 ± 0,3	21,8 ± 0,3	66 ± 1	0	90 ± 1
Примечание – σ – среднее квадратическое отклонение						

Учитывая частоту применения моделей [26, 66, 126, 457, 519], преимущества предложенных современных эмпирических подходов и оригинальных разработок, а также критические замечания [99, 100, 479, 480, 565, 592], для сравнения измеренных и рассчитанных фотосинтетических параметров были выбраны четыре различные, хорошо описанные в литературе, математические выражения P_N/I-кривой: 1) модифицированная модель Михаэлиса-Ментен (6.1) [126]; 2) модель гиперболического тангенса (6.2) [457, 519]; 3) модифицированная модель прямоугольной гиперболы, способной описывать фотоингибирование процесса непрямоугольной гиперболой (6.3) [592] и 4) модифицированная модель непрямоугольной гиперболы (6.4) [99, 100, 195].

$$P_N = \frac{I \cdot P_{gmax}}{I + I_{(50)}} - R_D \,, \tag{6.1}$$

$$P_N = P_{gmax} \cdot tanh\left(\frac{\varphi_{(I_0)} \cdot I}{P_{gmax}}\right) - R_D \,, \tag{6.2}$$

$$P_N = \varphi_{(I_0 - I_{comp})} \cdot \frac{1 - \beta \cdot I}{1 + \gamma \cdot I} \cdot \left(I - I_{comp}\right), \quad (6.3)$$

$$V = \frac{1+I}{2 \cdot \gamma_I} \cdot \left\{1 - \sqrt{1 - \frac{4 \cdot \gamma_I \cdot I}{(1+I)^2}}\right\} \text{ здесь } V = P_N / P_{gmax} \text{ и } I = [I]/I_K\,, \quad (6.4)$$

где P_{gmax} – максимальная скорость брутто-фотосинтеза при «оптимальной» интенсивности света (ниже того уровня, когда начинается фотоингибирование) [100], мкмоль(CO_2)/(м^2·с) [195];

P_N – скорость нетто-фотосинтеза, мкмоль(CO_2)/(м^2·с);

R_D – скорость темнового дыхания, мкмоль(CO_2)/(м^2·с);

I – фотосинтетически активная радиация (ФАР), мкмоль/(м^2·с);

I_{comp} – световой компенсационный пункт (LCP (light compensation point)) – интенсивность света, при которой суммарный CO_2-газообмен ($P_N/I_{(x,t)}$) равен нулю, мкмоль/(м^2·с);

$I_{(50)}$ – точка светового насыщения для P_N + R_D, равная 50% от P_{gmax}, мкмоль/(м^2·с); I_K – световая константа, мкмоль/(м^2·с);

$\varphi_{(I)}$, $\varphi_{(Io)}$, $\varphi_{(Icomp)}$, $\varphi_{(Io\text{-}Icomp)}$ – квантовый выход фотосинтеза (тангенс угла наклона световой кривой рассчитывался как производная P_N в точке I) при различной интенсивности освещения: при $I = 0$; $I = I_{comp}$; $I = I_o - I_{comp}$, мкмоль(CO_2)/(мкмоль(квантов));

β и γ – корректировочные коэффициенты (безразмерные); γ_I – параметр («кривизны») непрямоугольности гиперболы (безразмерный).

Параметры R_D, I_{sat} и P_{gmax}, из уравнения (6.3) рассчитаны по формулам (6.5)–(6.7) [592]:

$$P_{gmax} = \varphi_{(I_0 - I_{comp})} \cdot \frac{1 - \beta \cdot I_{sat}}{1 + \beta \cdot I_{sat}} \cdot \left(I_{sat} - I_{comp}\right) + R_D, \quad (6.5)$$

$$R_D = \varphi_{(I_0 - I_{comp})} \cdot I_{comp}\,, \quad (6.6)$$

$$I_{sat} = \frac{\sqrt{\frac{(\beta+\gamma)\cdot\left(1+\gamma\cdot I_{comp}\right)}{\beta} - 1}}{\gamma}, \tag{6.7}$$

где I_{sat} – насыщающая интенсивность света, мкмоль/(м^2·с).

Общие формы P_N/I-кривой уравнений (6.1)–(6.3) и расчёт из них основных фотосинтетических характеристик ($\varphi_{(I)}$, I_{comp}, $I_{sat(n)}$) в программе Excel (уравнения (6.5)–(6.15)) разработаны Ф.А. Лобо [479, 480]:

$$\varphi_{(I)} = \frac{I_{(50)}\cdot P_{gmax}}{\left(I + I_{(50)}\right)^2}, \tag{6.8}$$

$$\begin{aligned}\varphi_{(I)} &= \varphi_{(I_0)}\cdot sech^2\left(\frac{\varphi_{(I_0)}\cdot I}{P_{gmax}}\right) = \\ &= \varphi_{(I_0)}\cdot\left[\frac{1}{cosh^2\left(\frac{\varphi_{(I_0)}\cdot I}{P_{gmax}}\right)}\right],\end{aligned} \tag{6.9}$$

$$\varphi_{(I)} = \varphi_{(I_0 - I_{comp})}\cdot\frac{1-\beta\cdot\gamma\cdot I^2 - 2\beta\cdot I + (\gamma+\beta)\cdot I_{comp}}{(1+\gamma\cdot I)^2}, \tag{6.10}$$

$$I_{comp} = \frac{I_{(50)}\cdot R_D}{P_{gmax} - R_D}, \tag{6.11}$$

$$I_{comp} = arctanh\left(\frac{R_D}{P_{gmax}}\right)\cdot\frac{P_{gmax}}{\varphi_{(I_0)}}, \tag{6.12}$$

$$I_{sat(n)} = \frac{I_{(50)}\cdot\left(R_D\cdot\frac{n}{100} - P_{gmax}\cdot\frac{n}{100} - R_D\right)}{P_{gmax}\cdot\left(\frac{n}{100}-1\right) + R_D\cdot\left(1-\frac{n}{100}\right)}, \tag{6.13}$$

$$I_{sat(n)} = arctanh\left[\frac{\frac{n}{100}\cdot\left(P_{gmax} - R_D\right) + R_D}{P_{gmax}}\right]\cdot\frac{P_{gmax}}{\varphi_{(I_0)}}\ , \tag{6.14}$$

$$I_{sat(n)} = \frac{A\cdot I_{comp} - B\cdot\gamma + C}{2\cdot A} - \\ -\frac{\sqrt{\left(B\cdot\gamma - A\cdot I_{comp} - C\right)^2 - 4\cdot A\cdot\left(C\cdot I_{comp} + B\right)}}{2\cdot A}, \tag{6.15}$$

Здесь $A = \phi_{(I_0 - I_{comp})}\cdot\beta, B = \frac{n}{100}\cdot\left(P_{gmax} - R_D\right),$

$C = \varphi_{(I_0 - I_{comp})}.$

$I_{sat(n)}$ в уравнениях – это точка светового насыщения или предел допустимого поглощения ФАР растением, который определяется при скорости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной n % от P_{Nmax} [479, 480]. Любое значение $I_{sat(n)}$ можно рассчитать, если подставить в формулу вместо n нужное значение процентиля [195].

В уравнение (6.4) включено три основных параметра: максимальную скорость фотосинтеза P_{gmax}, световую I_K-константу и параметр непрямоугольности гиперболы γ_I [99, 100, 195]. Основным для световой кривой является параметр I_K, зависимым параметром – тангенс угла наклона $\varphi_{(Io)}$ на ее начальном участке. $I_K = P_{gmax}/\varphi_{(Io)}$; $\varphi_{(Io)} = a \cdot \varphi_{max}$; здесь a – поглощение, φ_{max} – максимальный квантовый выход. Максимальная величина квантового выхода теоретически равна 0,1250 мкмоль(CO_2)/(мкмоль(квантов)). Она означает, что для фиксации 1 молекулы CO_2 необходимо 8 фотонов [554].

Если в уравнение (6.4) вместо V и I подставить P_N/P_{gmax} и $[I]/I_K$ соответственно, а также учитывая, что $P_{gmax} = P_N + R_D$ [592], то скорость видимого фотосинтеза будет равна:

$$P_N = P_{gmax}\cdot\frac{I + I_k - \sqrt{(I + I_k)^2 - 4\cdot\gamma_I\cdot I\cdot I_k}}{2\cdot\gamma_I\cdot I_k} - R_D\ . \tag{6.16}$$

Из совокупности экспериментальных данных для любого значения I произвольный квантовый выход фотосинтеза φ_I рассчитывается как производная P_N/I-кривой по отношению к I. Для математической модели (6.16) рассчитанная производная представлена в уравнении (6.17)

$$\varphi_{(I)} = \frac{P_{gmax}}{2 \cdot \gamma_I \cdot I_k} \cdot \left(1 - \frac{I + I_k - 2 \cdot \gamma_I \cdot I_k}{\sqrt{(I + I_k)^2 - 4 \cdot \gamma_I \cdot I \cdot I_k}} \right). \quad (6.17)$$

При $I = 0$ уравнение (6.17) принимает вид:

$$\varphi_{(I_0)} = P_{gmax}/I_k \, . \quad (6.18)$$

Для расчёта светового компенсационного пункта I_{comp} уравнение (6.19) из модели (6.16) получено после переноса слагаемого I в левую часть уравнения при суммарном CO_2-газообмене, равном нулю ($P_N = 0$):

$$I_{comp} = I_k \cdot R_D \cdot \frac{1 - \gamma_I \cdot \frac{R_D}{P_{gmax}}}{P_{gmax} - R_D} \, . \quad (6.19)$$

Полученная из математической модели (6.16) общая формула для расчета $I_{sat(n)}$, имеет вид:

$$I_{sat(n)} = \frac{I_k \cdot \left(\frac{n}{100} \cdot \left[R_D - R_{gmax} \right] - R_D \right) \cdot \left(1 - \gamma \cdot \left[\frac{\frac{n}{100} \cdot \left(P_{gmax} - R_D \right) + R_D}{P_{gmax}} \right] \right)}{\left(\frac{n}{100} - 1 \right) \cdot \left(P_{gmax} - R_D \right)}. \quad (6.20)$$

С помощью надстройки MS Excel 2010 «Поиск решения», применив подход Ф.А. Лобо [479, 480], для каждой модели и вида растения кроме основных кардинальных точек световой кривой, найдено максимальное значение интенсивности света I_{max}, насыщающее P_N, как точки, за которой нет существенного

прироста скорости нетто-фотосинтеза. В этой точке дополнительно была рассчитана насыщенная светом максимальная скорость нетто-фотосинтеза ($P_{N(Imax)}$) при отсутствии фотоингибирования. Поскольку величина данных переменных всегда находится в интервале проведенных измерений они являются более реалистичными для представления фотосинтетического потенциала растений [99]. Принимая во внимание технические характеристики монитора фотосинтеза РТМ-48А [15], расчёт I_{max} произведён, когда в интервале приращения интенсивности света ΔI = 50 мкмоль/(м^2·с) максимальное изменение измеренных значений ΔP_N не превышало 0,1 мкмоль(CO_2)/(м^2·с).

При экспериментальном оценивании и сравнении параметров моделей учитывали, что в ответ на изменения условий освещенности классическая реакция растений характеризуется, как правило, изменением угла наклона начального участка световой кривой, уровнем плато светового насыщения и скорости темнового дыхания [195]. Сравнительный анализ согласованности аппроксимирующих функций для P_N/I-зависимостей проведён в разных условиях освещенности: при полном освещении и в условиях умеренного затенения.

В таблицах 6.2–6.4 представлены средние значения экспериментальных данных и их стандартных квадратических отклонений (± σ), параметров моделей световых кривых (6.1), (6.2), (6.3) и (6.16), а также рассчитанных из этих моделей переменных. R^2 – коэффициент детерминации; SSE – сумма квадратов ошибок; P_{gIk} – скорость брутто-фотосинтеза в точке I_K, мкмоль(CO_2)/(м^2·с); P_{gIk} / P_{gmax} – относительное насыщение фотосинтеза в точке I_K (безразмерный); $I_{sat(90)}$ – точка светового насыщения при скорости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной 90 % от P_{Nmax}, мкмоль/(м^2·с); $I_{sat(95)}$ – точка светового насыщения при скорости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной 95 % от P_{Nmax}, мкмоль/(м^2·с); $I_{sat(99)}$ – точка светового насыщения при скорости фотосинтеза $P_N + R_D$, равной 99 % от P_{Nmax}, мкмоль/(м^2·с); I_{max} – точка светового насыщения, за которой нет существенного увеличения P_N, мкмоль/(м^2·с); $P_{N(Imax)}$ – максимальная скорость нетто-фотосинтеза, рассчитанная и измеренная при $I = I_{max}$, мкмоль(CO_2)/(м^2·с); * – значение фотосинтетически активной радиации, превышающее диапазон измерений прибора; ** – значение ФАР выше максимального значения, достигающего поверхности Земли .

Таблица 6.2 – Результаты нелинейного оценивания P_N/I-моделями зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света у саженцев *Nerium oleander*

Параметр	P_N/I-модели				Экспериментальные данные
	(6.1)	(6.2)	(6.3)	(6.16)	
P_{gmax}	15,64 ± 2,67 12,80 ± 1,32	13,60 ± 2,42 11,09 ± 0,87	14,08 ± 2,56 11,47 ± 0,85	14,43 ± 2,04 12,17 ± 1,15	14,73 ± 2,71 12,30 ± 1,30
$\varphi_{(I_0)}$	0,096 ± 0,021 0,129 ± 0,021	0,050 ± 0,006 0,069 ± 0,012	0,077 ± 0,007 0,110 ± 0,013	0,057 ± 0,004 0,097 ± 0,017	–
$\varphi_{(I_{comp})}$	0,076 ± 0,018 0,113 ± 0,025	0,050 ± 0,006 0,069 ± 0,012	0,064 ± 0,008 0,098 ± 0,018	0,051 ± 0,003 0,090 ± 0,019	–
$\varphi_{(I_0 - I_{comp})}$	–	–	0,070 ± 0,008 0,104 ± 0,016	–	–
R_D	1,70 ± 0,20 0,86 ± 0,28	1,55 ± 0,15 0,73 ± 0,26	1,64 ± 0,14 0,83 ± 0,29	1,57 ± 0,09 0,81 ± 0,28	1,60 ± 0,13 0,80 ± 0,20
I_{comp}	20,31 ± 2,10 7,85 ± 3,86	31,24 ± 2,53 11,62 ± 5,83	23,56 ± 1,39 8,60 ± 4,07	26,45 ± 3,38 9,59 ± 4,80	≈23,33 ± 5,56 ≈5,75 ± 1,75
$I_{(50)}$	165,3 ± 6,5 100,3 ± 5,9	–	–	–	–
I_k	165,3 ± 6,5 100,3 ± 5,9	268,6 ± 13,9 163,7 ± 15,1	163,1 ± 13,3 100,9 ± 1,1	253,2 ± 43,4 128 ± 11,1	–
I_{sat}	–	–	1386,5 ± 214,1 918,1 ± 309,0	–	≈880,0 ± 26,7 ≈440,0 ± 10,0
β	–	–	0,00012 ± 0,00005 0,00018 ± 0,00010	–	–
γ	–	–	0,004 ± 0,001 0,0071 ± 0,0004	–	–
γ_I	–	–	–	0,705 ± 0,170 0,550 ± 0,010	–
R^2	98,0 ± 1,3 98,0 ± 0,1	98,0 ± 0,7 97,5 ± 0,5	98,3 ± 0,9 98,0 ± 0,1	98,3 ± 0,9 98,0 ± 0,1	–
SSE	22,39 ± 26,36 28,84 ± 10,39	16,87 ± 16,87 31,56 ± 9,16	15,36 ± 17,76 25,08 ± 7,64	15,76 ± 18,25 27,27 ± 9,84	–
P_{gIk}	7,82 ± 1,33 6,40 ± 0,66	10,36 ± 1,85 8,45 ± 0,66	8,07 ± 1,75 6,48 ± 0,69	9,95 ± 2,69 7,28 ± 0,65	–
P_{gIk} / P_{gmax}	0,50 ± 0,00 0,50 ± 0,00	0,76 ± 0,00 0,76 ± 0,00	0,57 ± 0,02 0,56 ± 0,02	0,68 ± 0,08 0,60 ± 0,01	–
$I_{sat(90)}$	1325 ± 44 836 ± 23	413 ± 19 247 ± 25	609 ± 42 372 ± 85	848 ± 262 626 ± 62	–
$I_{sat(95)}$	2815 ± 94** 1773 ± 52	509 ± 25 306 ± 31	782 ± 72 488 ± 126	1600 ± 611 1249 ± 121	–
$I_{sat(99)}$	14734 ± 495** 9267 ± 285**	728 ± 36 439 ± 43	1079 ± 137 695 ± 209	7552 ± 3419** 6206 ± 594**	–
I_{max}	958 ± 34 661 ± 87	617 ± 15 403 ± 1	845 ± 21 540 ± 24	756 ± 59 541 ± 84	–
$P_{N(I_{max})}$	15,2 ± 2,8 12,0 ± 1,1	11,9 ± 2,4 10,0 ± 1,4	12,2 ± 2,8 10,5 ± 1,2	11,6 ± 2,3 10,0 ± 1,6	≈13,1 ± 2,6 ≈11,5 ± 1,5

Примечание – В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение

Таблица 6.3 – Результаты нелинейного оценивания P_N/I-моделями зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света у саженцев *Laurus nobilis*

Параметр	P_N/I-модели				Экспериментальные данные
	(6.1)	(6.2)	(6.3)	(6.16)	
P_{gmax}	10,12 ± 0,84 11,23 ± 0,55	8,50 ± 0,74 8,54 ± 0,57	8,69 ± 0,76 8,74 ± 0,54	9,56 ± 0,86 9,84 ± 0,87	9,17 ± 0,51 9,33 ± 0,56
$\varphi_{(I_0)}$	0,052 ± 0,003 0,093 ± 0,006	0,029 ± 0,003 0,058 ± 0,005	0,044 ± 0,003 0,080 ± 0,005	0,041 ± 0,002 0,070 ± 0,002	–
$\varphi_{(I_{comp})}$	0,045 ± 0,005 0,086 ± 0,004	0,029 ± 0,003 0,057 ± 0,005	0,039 ± 0,004 0,075 ± 0,004	0,038 ± 0,003 0,068 ± 0,002	–
$\varphi_{(I_0 - I_{comp})}$	–	–	0,041 ± 0,004 0,078 ± 0,005	–	–
R_D	0,75 ± 0,35 0,41 ± 0,05	0,70 ± 0,32 0,31 ± 0,04	0,74 ± 0,34 0,38 ± 0,05	0,74 ± 0,35 0,36 ± 0,04	0,63 ± 0,18 0,37 ± 0,04
I_{comp}	16,47 ± 9,2 4,61 ± 0,61	25,07 ± 13,47 5,48 ± 0,65	19,0 ± 10,67 4,90 ± 0,63	19,47 ± 10,19 5,18 ± 0,68	≈16,33 ± 5,11 ≈5,90 ± 0,60
$I_{(50)}$	196,5 ± 28,6 121,6 ± 12,6	–	–	–	–
I_k	196,5 ± 28,6 121,6 ± 12,6	295,3 ± 46,4 150,4 ± 20,5	201,4 ± 33,1 110,6 ± 10,1	234,0 ± 30,0 140,2 ± 13,7	–
I_{sat}	–	–	1190,1 ± 206,0 493,1 ± 73,1	–	≈736,7 ± 15,6 ≈343,3 ± 77,8
β	–	–	0,00016 ± 0,00006 0,00049 ± 0,00010	–	–
γ	–	–	0,0034 ± 0,0007 0,0050 ± 0,0005	–	–
γ_I	–	–	–	0,496 ± 0,095 0,641 ± 0,091	–
R^2	98,7 ± 0,4 98 ± 0,7	98,0 ± 0,1 98,3 ± 0,4	99,0 ± 0,1 98,0 ± 0,4	99,0 ± 0,1 98,0 ± 0,4	–
SSE	7,23 ± 2,53 9,62 ± 1,08	8,72 ± 3,28 9,58 ± 0,59	6,09 ± 2,10 8,68 ± 0,97	6,92 ± 2,41 8,79 ± 0,81	–
P_{gIk}	5,06 ± 0,42 5,62 ± 0,28	6,48 ± 0,56 6,51 ± 0,43	5,10 ± 0,47 5,35 ± 0,30	5,62 ± 0,50 6,17 ± 0,24	–
P_{gIk} / P_{gmax}	0,50 ± 0,00 0,50 ± 0,00	0,76 ± 0,00 0,76 ± 0,00	0,59 ± 0,01 0,61 ± 0,01	0,59 ± 0,02 0,63 ± 0,03	–
$I_{sat(90)}$	1630 ± 188 1051 ± 114	449 ± 76 224 ± 30	574 ± 86 262 ± 36	1232 ± 305 564 ± 152	–
$I_{sat(95)}$	3457 ± 406** 2224 ± 240*	554 ± 92 278 ± 38	719 ± 104 319 ± 45	2466 ± 639** 1105 ± 324	–
$I_{sat(99)}$	18071 ± 2142** 11608 ± 1249**	795 ± 130 401 ± 54	955 ± 153 409 ± 59	12290 ± 3307** 5398 ± 1697**	–
I_{max}	826 ± 85 730 ± 51	618 ± 82 381 ± 43	750 ± 95 438 ± 54	741 ± 90 549 ± 87	–
$P_{N(I_{max})}$	8,9 ± 1,0 10,0 ± 0,4	7,5 ± 0,4 8,1 ± 0,6	7,6 ± 0,4 8,3 ± 0,6	7,4 ± 0,4 8,5 ± 0,7	≈7,0 ± 0,4 ≈8,9 ± 0,4
Примечание – В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение					

Таблица 6.4 – Результаты нелинейного оценивания P_N/I-моделями зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света у саженцев *Aucuba japonica variegata*

Параметр	P_N/I-модели				Экспериментальные данные
	(6.1)	(6.2)	(6.3)	(6.16)	
P_{gmax}	8,68 ± 0,42 5,93 ± 0,05	7,48 ± 0,48 4,70 ± 0,01	7,81 ± 0,46 4,90 ± 0,07	8,33 ± 0,43 5,31 ± 0,08	8,15 ± 0,30 6,30 ± 1,20
$\varphi_{(I_0)}$	0,073 ± 0,006 0,085 ± 0,006	0,038 ± 0,003 0,050 ± 0,004	0,066 ± 0,007 0,074 ± 0,008	0,055 ± 0,004 0,064 ± 0,004	–
$\varphi_{(I_{comp})}$	0,060 ± 0,004 0,075 ± 0,005	0,037 ± 0,003 0,050 ± 0,004	0,055 ± 0,005 0,067 ± 0,007	0,050 ± 0,004 0,060 ± 0,004	–
$\varphi_{(I_0 - I_{comp})}$	–	–	0,060 ± 0,006 0,071 ± 0,007	–	–
R_D	0,81 ± 0,14 0,34 ± 0,01	0,74 ± 0,14 0,30 ± 0,01	0,80 ± 0,14 0,33 ± 0,01	0,79 ± 0,14 0,32 ± 0,01	0,80 ± 0,10 0,30 ± 0,01
I_{comp}	12,14 ± 1,48 4,33 ± 0,26	19,58 ± 2,28 6,04 ± 0,51	13,25 ± 1,72 4,77 ± 0,41	15,07 ± 1,95 5,19 ± 0,31	≈12,63 ± 3,38 ≈6,00 ± 0,67
$I_{(50)}$	119,2 ± 4,3 70,7 ± 5,4	–	–	–	–
I_k	119,2 ± 4,3 70,7 ± 5,4	199,2 ± 11,0 94,7 ± 8,2	119,4 ± 6,1 67,1 ± 6,0	151,8 ± 5,9 83,4 ± 5,5	–
I_{sat}	–	–	1282,7 ± 187,1 401,5 ± 46,5	–	≈685,0 ± 92,5 ≈270,0 ± 20,0
β	–	–	0,00009 ± 0,00003 0,00046 ± 0,00012	–	–
γ	–	–	0,0068 ± 0,0007 0,0100 ± 0,0020	–	–
γ_I	–	–	–	0,496 ± 0,029 0,635 ± 0,073	–
R^2	98,3 ± 0,4 97,0 ± 0,7	97,8 ± 0,4 97,0 ± 0,7	98,3 ± 0,4 97,0 ± 0,7	98,3 ± 0,4 97,0 ± 0,7	–
SSE	8,51 ± 3,09 8,36 ± 3,27	10,48 ± 3,88 8,37 ± 3,10	8,12 ± 3,22 7,82 ± 3,20	8,20 ± 3,09 7,66 ± 2,95	–
P_{gIk}	4,34 ± 0,21 2,97 ± 0,02	5,69 ± 0,36 3,58 ± 0,01	4,28 ± 0,24 2,87 ± 0,04	4,87 ± 0,28 3,32 ± 0,07	–
P_{gIk} / P_{gmax}	0,50 ± 0,00 0,50 ± 0,00	0,76 ± 0,00 0,76 ± 0,00	0,55 ± 0,01 0,59 ± 0,02	0,59 ± 0,01 0,63 ± 0,02	–
$I_{sat(90)}$	973 ± 47 598 ± 47	304 ± 17 143 ± 12	480 ± 26 191 ± 7	835 ± 28 344 ± 71	–
$I_{sat(95)}$	2065 ± 98* 1266 ± 99	375 ± 21 177 ± 15	643 ± 50 240 ± 13	1681 ± 62 673 ± 154	–
$I_{sat(99)}$	10801 ± 505** 6614 ± 519**	537 ± 30 254 ± 22	945 ± 108 321 ± 28	8424 ± 337** 3288 ± 814**	–
I_{max}	624 ± 10 413 ± 14	453 ± 21 244 ± 14	600 ± 15 312 ± 8	572 ± 9 323 ± 25	–
$P_{N(I_{max})}$	8,1 ± 0,5 5,4 ± 0,1	6,6 ± 0,4 4,3 ± 0,0	6,6 ± 0,3 4,5 ± 0,0	6,4 ± 0,3 4,5 ± 0,0	≈6,5 ± 0,1 ≈5,6 ± 0,5

Примечание – В числителе – условия открытого грунта: полное освещение; в знаменателе – условия теплицы: умеренное затенение

Результаты статистического анализа показали, что для *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* P_N/I-зависимости хорошо описываются представленными моделями (6.1), (6.2), (6.3) и (6.16) (Таблицы 6.2–6.4).

Согласованность между рассчитанными и измеренными данными позволяет сделать вывод об адекватности исследованных моделей, удовлетворительно согласующихся между собой. Проверка коэффициентов регрессий по t-критерию показала, что все факторы-параметры, включенные в модели, значимы на 5%-м уровне. Высоко значимы ($p < 0{,}0001$) использованные в исследовании параметры P_{gmax}, $\varphi_{(I_0 - I_{comp})}$, R_D, I_{comp}, $I_{(50)}$ и I_k [195]. Уровень значимости t-статистики показателя «кривизны» γ_I (6.16) и корректировочных коэффициентов γ и β (6.3), находились преимущественно в пределах $p < 0{,}001$-$0{,}05$, однако корректировочный коэффициент торможения реакций фотосинтеза светом β (6.3) примерно в 40 % случаев был только на 10-20%-м уровне значимости. Полученные модели P_N/I-кривых характеризуются высокой степенью детерминации. Величины коэффициентов детерминации указывают, что моделью объясняются 94-99 % исходных данных [195]. Для всех видов модельных растений наилучшая согласованность между измеренными и рассчитанными значениями световой кривой фотосинтеза отмечена при аппроксимации экспериментальных данных уравнениями (6.3) и (6.16), суммы квадратов ошибок (SSE) которых были наименьшими [195]. Одной из причин лучшей согласованности этих моделей с экспериментальными данными является то, что уравнения (6.l) и (6.2) имеют постоянные значения внутренней выпуклости («кривизны»), поэтому, они не так универсальны, как уравнения (6.3) и (6.16) с изменяющимся данным параметром [195].

В уравнении (6.16) параметр γ_I может принимать любую величину от 0 до 1 [100], с его помощью, благодаря этому, можно описывать P_N/I-кривые любой кривизны, имеющие один и тот же начальный угол наклона и максимальный уровень насыщения. Уравнение (6.16) при $\gamma_I = 0{,}0$ превращается в уравнение прямоугольной гиперболы Михаэлиса-Ментен (6.1), а при увеличении параметра до $\gamma_I \approx 0{,}999$ переходит в ломаную Блэкмана [195]. Функция экспоненты ($\gamma_I \approx 0{,}8$) и гиперболического тангенса ($\gamma_I \approx 0{,}95$) (6.2) занимают промежуточное положение [100]. Параметр γ_I имеет ясный биологический смысл – относительное лимитирование реакций за пределами

субстратного цикла [100]. Высокое значение параметра γ_I ($\gamma_I \approx 0{,}95$) означает, что относительное сопротивление субстратного цикла (фотохимические реакции фотосинтеза) примерно в 20 раз ниже (а скорость этих реакций, соответственно, в 20 раз выше) по сравнению с суммарным сопротивлением реакций за пределами субстратного цикла (то есть темновых реакций фотосинтеза, реакций «переработки») [99].

Относительно быстрое уменьшение наклона кривой при увеличении I показывает Модифицированная модель Михаэлиса-Ментен (6.1) с низкой внутренней выпуклостью, что указывает на более постепенный переход от лимитирования светом к насыщению в сравнении с другими моделями и исходными данными и приводит к более высоким значениям P_{gmax} и $\varphi_{(I)}$ (Таблицы 6.2–6.4) [195]. Модели с низкой внутренней выпуклостью, кроме этого, обладают очень коротким квазилинейным участком и в том случае, когда исходные данные действительно показывают высокую выпуклость, имеют тенденцию давать завышенные значения $\varphi_{(I)}$ [441]. В сравнении с другими моделями, самым высоким является среднее значение параметра P_{gmax} (6.1) [195].

Параметр насыщающей интенсивности света I_k (субстратная световая константа) является одним из наиболее используемых в описании световых зависимостей и самых старых. Он равен значению интенсивности света на пересечении линии, найденной экстраполяцией начального наклона световой кривой и максимальной скорости фотосинтеза. Параметр $I_k = P_{gmax} / \varphi_{(I_0)}$ был эмпирически введен Дж.Ф. Толлингом [560]. Величина параметра I_k характеризует световые условия, когда фотосинтез лимитируют темновые реакции, при которых начинают действовать защитные механизмы, и может быть использована для оценки адаптационных свойств вида [42, 195]. Адаптация фотохимических и фотофизических стадий к изменению режима освещения определяет характер темновых реакций фотосинтеза [195]. Низкая величина I_k часто указывает на неэффективное использование высокой ФАР, а не на эффективное использование низкой, и наоборот [441].

При проведении исследований следует учитывать, что в случае применения различных функций при описании световых кривых, соотношение между значением скорости фотосинтеза P_{gIk} в точке I_k и максимальным P_{gmax} будет различным [195]. В

случае использования уравнения с постоянным значением внутренней выпуклости («кривизны») отношение P_{gIk} / P_{gmax} (массовая доля светового насыщения фотосинтеза) будет константой. Например, при описании P_N/I-зависимости функцией прямоугольной гиперболы Михаэлиса-Ментен в точке I_k скорость P_{gIk} всегда будет достигать 50 % от P_{gmax} ($P_{gIk} / P_{gmax} = 0{,}50$), а при использовании гиперболического тангенса $P_{gIk} / P_{gmax} = 0{,}76$, или 76 % от P_{gmax} (Таблицы 6.2–6.4) [195]. При применении моделей с изменяющимся параметром значения внутренней выпуклости («кривизны»), например, (6.3) и (6.16), соотношение P_{gIk} / P_{gmax} не постоянно, а может варьироваться в диапазоне от 0,50 до 1,00 [195].

В связи с тем, что значительное увеличение фотосинтеза наблюдается выше I_k (Таблицы 6.2–6.4), количественное приравнивание I_k к световому насыщению не оправдано [195]. Этот показатель, вместе с тем, действительно приблизительно соответствует световому насыщению, поскольку качественно определяет область перехода от контроля переносом электронов к контролю ассимиляцией углерода [441].

Основным положением в предложенных математических моделях является то, что P_{gmax} – это максимальная удельная скорость фотосинтеза при «оптимальной» интенсивности света (ниже того уровня освещенности, когда начинается фотоингибирование) [100]. Однако, при описывании световых кривых математической моделью гиперболы без учета условия фотоингибирования (уравнения (6.1) и (6.16)) следует учитывать, что P_{gmax} – асимптота гиперболы при $I \to \infty$ [195]. Параметр P_{gmax} в данном случае не может быть использован как независимая переменная для определения максимального потенциала фотосинтезирующих видов, поскольку его не существует в реальной жизни [480]. Ряд исследователей чтобы преодолеть затруднение, предложили определять световую константу насыщения I_{sat} при скорости фотосинтеза, равной 50 % ($I_{sat(50)}$), 90 % ($I_{sat(90)}$), 95 % ($I_{sat(95)}$) и 99 % ($I_{sat(99)}$) от P_{gmax} или $P_{N_{max}}$ [126, 195, 432, 480].

Достигающая поверхности Земли максимально возможная величина фотосинтетически активной радиации – около 2,435 мкмоль/(м^2·с) [459] или из-за рассеянной радиации, которая может увеличить это значение, незначительно выше. в Ввязи с разреженностью воздуха на больших высотах могут наблюдаться более высокие величины ФАР. Очевидно, что выше этих максимальных пределов значения I_{sat}

не имеют реалистического экофизиологического смысла [480]. Результаты проведенных расчётов показали, что полученные из уравнения (6.1), значения $I_{sat(95)}$ и $I_{sat(99)}$, а также значения $I_{sat(99)}$, рассчитанные из уравнения (6.16), находились за пределами диапазона измерений прибора и были выше максимальной теоретически возможной величины ФАР, достигающей поверхности Земли (Таблицы 6.2–6.4) [195].

Максимальные значения параметра насыщающей P_N при интенсивности света I_{max} – точки, за которой нет существенного изменения скорости нетто-фотосинтеза при данных условиях, показали достаточно хорошую сопоставимость, как с результатами расчетов с применением моделей (6.1), (6.2), (6.3) и (6.16), так и с результатами измерений (Таблицы 6.2–6.4) [195]. Для данной точки была найдена насыщенная светом скорость нетто-фотосинтеза ($P_{N(I_{max})}$). Полученные результаты согласуются с заключением Ф.А. Лобо с соавторами [480] о том, что более реалистично представляют фотосинтетический потенциал растения I_{max} и $P_{N(I_{max})}$, их интерпретация является непосредственной и очевидной, поскольку их значения всегда находятся в диапазоне проведенных измерений [195].

Приведённые в таблицах 6.2–6.4 данные исследований показывают, что рассчитанные с использованием модифицированной модели Михаэлиса-Ментен (6.1) величины P_{gmax} в среднем на 12-22 % выше, чем применением моделей (6.2), (6.3) и (6.16), и на 15 % выше значений, полученных во время эксперимента. Данный показатель в сравнении с другими при использовании модели гиперболического тангенса (6.2) был ниже в среднем на 3-18 % и на 6 % ниже измеренных значений [195].

Рассчитанные по модели (6.1) величины видимого квантового выхода фотосинтеза $\varphi_{(I_{comp})}$ и темнового дыхания R_D, были выше в среднем на 18-60 % и 5-15 % соответственно в сравнении другими моделями, а рассчитанные по модели (6.2) – ниже, соответственно на 15-38 % и 3-13 % [202].

Величины параметров R_D и I_{max}, рассчитанные по модели (6.1), в среднем, превышали значения, измеренные в опытах на 8 и 28 % соответственно, а рассчитанные по модели (6.2), наоборот, занижали их на 6 и 19 % [195]. При использовании функции (6.1) с низкой внутренней выпуклостью, положение светового компенсационного пункта I_{comp} на световой кривой, в сравнении с измеренными

значениями, как правило, было смещено в область меньшей освещенности в среднем на 7 % [195], а при использовании функций с высокой внутренней выпуклостью (6.2) – в область большей освещенности в среднем на 20-30 % [195]. Между значениями данного параметра (6.1) и (6.2) максимальная разница достигала 30-40 % [195].

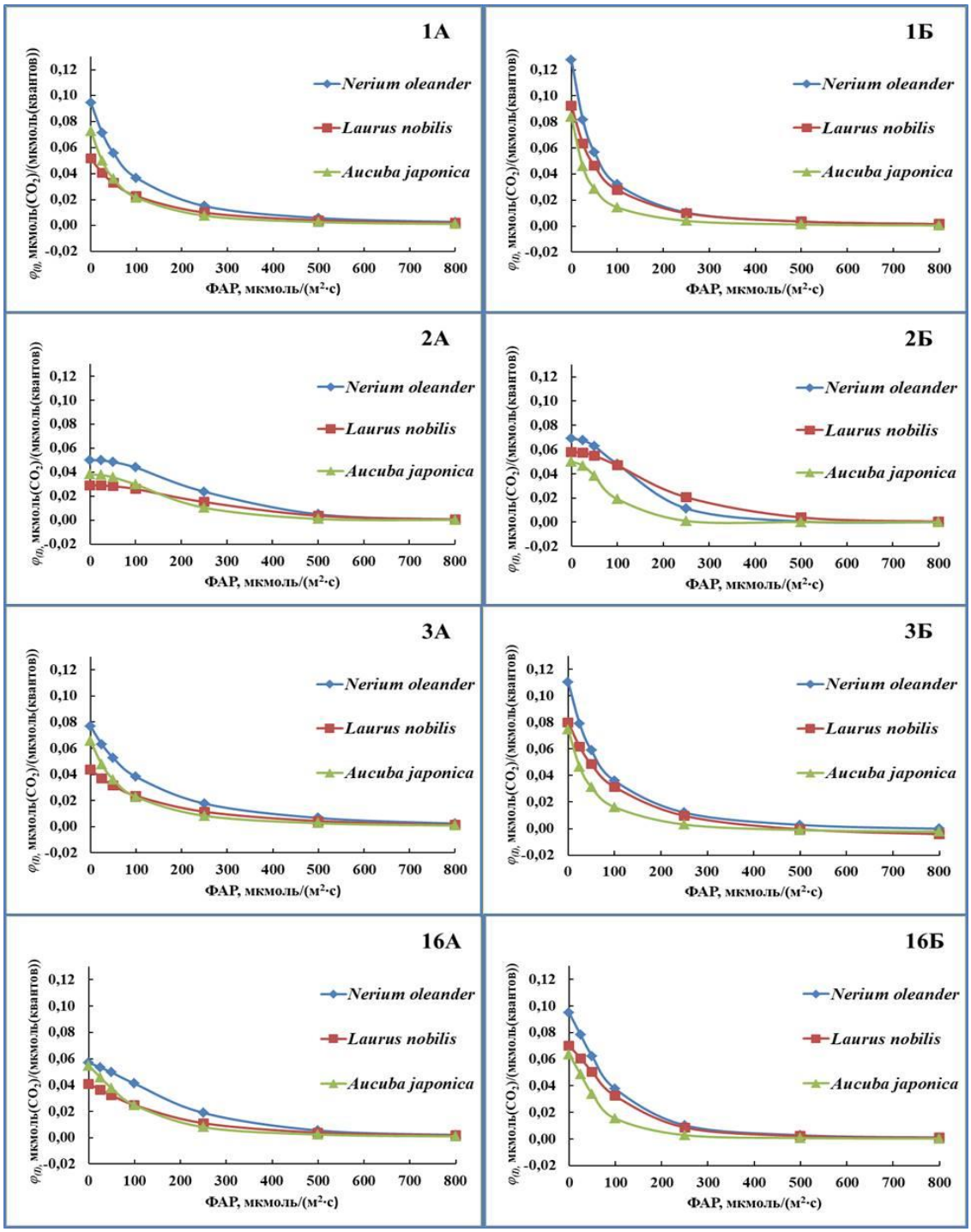
Одна из причин таких расхождений, как с результатами измерений, так и с результатами расчетов по другим моделям – вариабельность реальной внутренней выпуклости («кривизны»), которая в моделях (6.1) и (6.2) принята постоянной [195].

При расчётах по (6.3) и (6.16) получены близкие величины параметров P_{gmax}, $\varphi_{(I_{comp})}$, I_{comp}, R_D, I_{max} [195]. Их значения не различались, в среднем, более чем на 5-13 %. Рассчитанные с применением данных модельных уравнений средние значения фотосинтетических показателей, в сравнении измеренными в опытах величинами, не различались в среднем более чем на 1-14 % (Таблицы 6.2–6.4) [195].

Таким образом, полученные с применением модельных уравнений (6.3) и (6.16) параметры P_N/I-кривой фотосинтеза, согласуются между собой и с прямыми измерениями с точностью, достаточной для практических целей, и они могут быть положены в основу расчёта зависимости скорости фотосинтеза от интенсивности света для данных видов вечнозелёных растений [195]. Предлагаемые модели обладают высокой степенью адекватности реальным P_N/I-зависимостям, однако следует учитывать, что ряд возможных специфических отклонений, связанных с условиями развития растения или резким изменением условий среды, нивелируют любые модельные расчёты [195].

На рисунке 6.1 представлено изменение квантового выхода фотосинтеза $\varphi_{(I)}$ у *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* в зависимости от плотности светового потока I при полном освещении (А) и умеренном затенении (Б). Квантовый выход фотосинтеза рассчитан как производная моделей световых кривых фотосинтеза: уравнение (6.1) – рисунок 6.1.1А–1Б; (6.2) – рисунок 6.1.2А–2Б; (6.3) – рисунок 6.1.3А–3Б и (6.16) – рисунок 6.1.16А–16Б. Сравнение результатов вычислений показало, что при низких интенсивностях I у оцениваемых моделей могут наблюдаться значения $\varphi_{(I)}$, которые различаются на 100% (Рисунок 6.1.1А–1Б, 2А–2Б). Поэтому поиск наиболее точной модели становится принципиально важным для интерпретации всей информации. При оценивании квантового выхода следует

учитывать, что значения $\varphi_{(Io)}$ и $\varphi_{(Io\text{-}Icomp)}$, представляющие «максимальный квантовый выход», не соответствуют первоначальной концепции этого параметра, поскольку в темноте фотосинтез невозможен.



А – полная освещенность; Б – умеренное затенение; 1, 2, 3, 16 – производные соответствующих моделей световых кривых (6.1), (6.2), (6.3) и (6.16).

Рисунок 6.1 – Динамические кривые квантового выхода фотосинтеза *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata*

Прежде всего, важно понимать, что $\varphi_{(Io)}$ является производной модели, когда I равно нулю. Во-вторых, у нелинейных моделей нет «линейного участка» в буквальном смысле этого слова, поэтому эти участки не могут быть корректно вписаны в криволинейные зависимости, которыми в большинстве случаев являются P_N/I-зависимости. В этом случае, совершенно очевидно, что $\varphi_{(Io)}$ – это всегда максимальное значение квантового выхода, выше, чем любая другая точка на P_N/I-кривой. Однако, $\varphi_{(Io)}$ не имеет реалистического значения в плане экофизиологии растений, поскольку положительная нетто ассимиляция в полной темноте невозможна.

В то же время, максимальный видимый квантовый выход является самым точным способом выразить эффективность использования растением света при фотосинтезе. Он показывает количество связанного в процессе фотосинтеза CO_2 на один квант падающей на растение световой энергии [412]. Видимый квантовый выход отражает эффективность работы фотосинтетического аппарата и влияет на скорость фотосинтеза преимущественно при малой и средней интенсивности света [51]. Поскольку рост растений происходит чаще всего при свете, не достигающем насыщающих фотосинтез значений, величина видимого квантового выхода может определять скорость их первичной продукции.

Величина видимого квантового выхода фотосинтеза не является постоянной, а меняется в зависимости от условий, в которых осуществляется фотосинтез. Однако, важно отметить, что отношение между поглощенным светом и выделением O_2 может отличаться от отношения между поглощением света и поглощением CO_2. Для экофизиологических целей предпочтительней использовать термин «кажущийся квантовый выход», поскольку используется не поглощенный листьями свет, а падающий, без поправки на фотодыхание. При этом, максимальный видимый квантовый выход лучше представить как отношение чистого выделения CO_2 к поглощенному (или падающему) свету в области P_N/I-кривой, где начинается положительная ассимиляция CO_2 [592].

В зависимости от акцента, с точки зрения экофизиологических исследований, в качестве рекомендации представляется гораздо более разумно использовать один теоретический максимальный квантовый выход ($\varphi_{(max)}$ = 0,125), чтобы определить, как стресс-факторы или конкретные условия, воздействующие на растение, могут

влиять на квантовый выход или на любой другой P_N/I параметр и на вычисляемые величины [480]. Данный подход позволяет проанализировать все точки на кривой для экофизиологических целей: если P_N выше светового компенсационного пункта, это означает, что происходит нетто-поглощение CO_2. Значения квантового выхода $\varphi_{(I)}$ могут быть проанализированы не только, когда P_N зависит от I, но и когда P_N становится все более независимым от I. Эта возможность очень полезна для оценки различий в эффективности фотосинтеза между солнечными и теневыми листьями, для которых не всегда, но часто не наблюдается никакой разницы в $\varphi_{(I)}$ на начальном участке P_N/I-кривой. Наклон линейного участка световой кривой в первую очередь определяется содержанием пигментов. У светолюбивых видов он обычно меньше, чем у теневыносливых растений [218].

Сравнение динамики квантового выхода фотосинтеза в диапазоне освещенности 0-100 мкмоль/(м^2·с) (Рисунок 6.1) указывает на повышении эффективности использования низких интенсивностей света *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* при ухудшении световых условий, что свидетельствует о высокой степени адаптации фотосинтетического аппарата данных видов к умеренному затенению [196]. При умеренном затенении интенсивность дыхания у исследованных видов растений снижалась, в среднем, в 1,5-2,5 раза, что можно расценивать как прямую реакцию на уменьшение образования ассимилятов из-за сокращения прихода ФАР (Таблицы 6.2–6.4).

Анализ световых кривых фотосинтеза *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* показал, что самым мощным фотосинтетическим аппаратом обладал *Nerium oleander*, отличающийся высокой скоростью фотохимических реакций. Средняя величина светового компенсационного пункта *Nerium oleander* при полном освещении находилась в пределах 20-30 мкмоль/(м^2·с), световое насыщение отмечено при освещенности 750-900 мкмоль/(м^2·с) и уровне темнового дыхания 1,6 мкмоль(CO_2)/(м^2·с), что свидетельствует о высоком светолюбии вида. Вместе с тем, величины угла наклона начального участка световой кривой и параметра I_K указывают на способность *Nerium oleander* эффективно использовать при фотосинтезе свет в области невысоких интенсивностей (160-250 мкмоль/(м^2·с) (Таблица 6.2) [117, 202].

Выявлено, что умеренное затенение оказало существенное влияние на характер световых кривых *Laurus nobilis*. Формирование адаптированного к затенению фотосинтетического аппарата обеспечивало скорость нетто- и брутто-фотосинтеза листьев не ниже, а даже выше, чем у растений при полном освещении (Таблица 6.3). При умеренном затенении растения сохраняли интенсивность прироста органического вещества за счёт повышения скорости фотосинтеза. Этому способствовало также некоторое снижение уровня дыхания растений. Параметры световых кривых фотосинтеза и характер морфофизиологических реакций при затенении позволяют заключить, что *Laurus nobilis* относится к группе светолюбивых растений с хорошо выраженными признаками теневыносливости. Наличие пластичного фотосинтетического аппарата, способность эффективно функционировать в широком диапазоне освещенности, облегчают адаптацию вида при выращивании на ЮБК в условиях интенсивной инсоляции на открытых участках и под пологом растений первого яруса в условиях преобладания рассеянной радиации. Генотипически детерминированная широкая норма реакции *Laurus nobilis* на изменение светового режима является существенным фактором, обеспечивающим высокую степень натурализации в условиях ЮБК, обильное размножение и произрастание растений в условиях ценотического взаимодействия. В совокупности полученные данные позволяют характеризовать *Laurus nobilis* как растение с подвижным метаболизмом и высоким адаптивным потенциалом, позволяющим полнее использовать свет в фитоценозах.

Установлено, что из исследованных видов, *Aucuba japonica variegata* отличается самой низкой активностью фотосинтеза, невысокой скоростью темнового дыхания и наиболее эффективным использованием низких интенсивностей света (Таблица 6.4, Рисунок 6.1) как при полном освещении, так и в условиях умеренного затенения. Выявлено, что световое насыщение *Aucuba japonica variegata*, в сравнении с другими видами происходит при более слабом освещении: в условиях полного освещения при интенсивности ФАР 570-680 мкмоль/(м^2·с), в условиях умеренного затенения – 270-320 мкмоль/(м^2·с). Световая константа I_K при этом снижается с 119-150 до 67-83 мкмоль/(м^2·с). Относительно низкий в сравнении с остальными видами растений минимальный уровень ФАР, обеспечивающий

максимальную интенсивность фотосинтеза, невысокие скорости фотосинтеза и темнового дыхания, свидетельствуют об эффективном использовании *Aucuba japonica variegata* низкой ФАР, что позволяет выживать в условиях сильного затенения и характеризует ее как теневыносливое растение [202].

Таким образом, получены достоверные различия параметров P_{gmax}, $\varphi_{(I_{comp})}$, I_{comp}, R_D, I_{max} в условиях полного освещения и умеренного затенения. Рассчитанные по модельным уравнениям средние величины показателей, (6.1), (6.2), (6.3) и (6.16), различались от 4 до 20 % [195].

При сопоставлении с экспериментальными данными коэффициент детерминации, указывающий на согласованность моделей, рассчитанных по уравнениям (6.1)–(6.3) и (6.16) был очень высоким и составил 94-99 % [195]. Однако, в зависимости от вида параметра, средние значения P_{gmax}, $\varphi_{(I_{comp})}$, I_{comp}, R_D, I_{max} исследованных моделей различались между собой от 2 до 60 %, а при сравнении с измеренными данными – от 1 до 30 % [195]. Рассчитанные по уравнению (6.1) величины были выше практически всех измеренных значений фотосинтетических показателей на 5-15 %, а рассчитанные по уравнению (6.2) – ниже на 3-13 % [195]. Между рассчитанными и измеренными данными для *Nerium oleander*, *Aucuba japonica variegata* и *Laurus nobilis* наиболее высокий уровень согласованности наблюдался при использовании (6.3) и (6.16) [195].

Анализ модельных расчётов при применении отличающихся по структуре и сложности модельных уравнений (6.1)–(6.3) и (6.16) показал, что, при использовании одних и тех же исходных данных, несмотря на значительные количественные различия рассчитанных параметров, у сравниваемых видов растений сохраняется общая тенденция показателей активности фотосинтетического аппарата [195]. Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что в первом, грубом приближении при сравнении видов растений по отношению к световому фактору вполне допустимо использовать наиболее простые модели (6.1) и (6.2) [195]. Для более точного определения эколого-физиологических характеристик видов растений при отсутствии фотоингибирования предпочтительнее применять модель (6.16), а при наличии – модель (6.3), поскольку в сравнении с другими модельными

уравнениями в качестве недостатка модели (6.3) можно отметить определённые сложности при численных расчетах и математическом анализе [195].

При сравнении между собой видов растений по отношению к световому фактору, либо при изучении данного отношения в динамике в период вегетации, для предотвращения искажения результатов оценки параметров, предпочтительно применять единую, наиболее подходящую для всех функцию [195].

Анализ параметров световых кривых фотосинтеза показал, что минимальный уровень ФАР, обеспечивающий в условиях полного освещения максимальную интенсивность фотосинтеза, соответственно составил для: *Nerium oleander* – 750-900, *Laurus nobilis* – 730-750, *Aucuba japonica variegata* – 570-680 мкмоль/(м^2·с). В условиях умеренного затенения данный показатель снижается соответственно до 440-540, 340-550, 270-320 и 440-520 мкмоль/(м^2·с). Параллельно с фотосинтезом уменьшаются дыхательные затраты, в среднем, в 1,5-2,5 раза, что можно расценивать как прямую реакцию на уменьшение образования ассимилятов из-за сокращения прихода ФАР.

Результаты наших исследований согласуются с выводами Ф.А. Лобо [480] о том, что переменные I_{max}, $P_{N(Imax)}$ и $\varphi_{(I)}$ лучше отражают насыщающую интенсивность света, максимальную скорость поглощения CO_2 при световом насыщении и квантовый выход фотосинтеза. Поскольку значения I_{max}, $P_{N(Imax)}$ и $\varphi_{(I)}$ всегда находятся в диапазоне проведенных измерений, данные переменные более реалистично представляют фотосинтетический потенциал растения [195].

Применение разработанного подхода является альтернативой при подборе лучшей для экспериментальных данных световой кривой фотосинтеза, ее оценке и интерпретации результатов.

Полученные новые знания о физиологических различиях по отношению к световому фактору предоставляют ценную информацию об адаптации декоративных, перспективных для Южного берега Крыма растений к световой окружающей среде, являются важной потенциальной эколого-физиологической характеристикой данных видов.

6.2 Оптимальные и критические значения экологических факторов среды, ограничивающие рост и развитие растений

Наиболее чувствительными органами растений к изменению условий окружающей среды являются листья, которые отражают физиологические ограничения, адаптации и акклимации на абиотические раздражители.

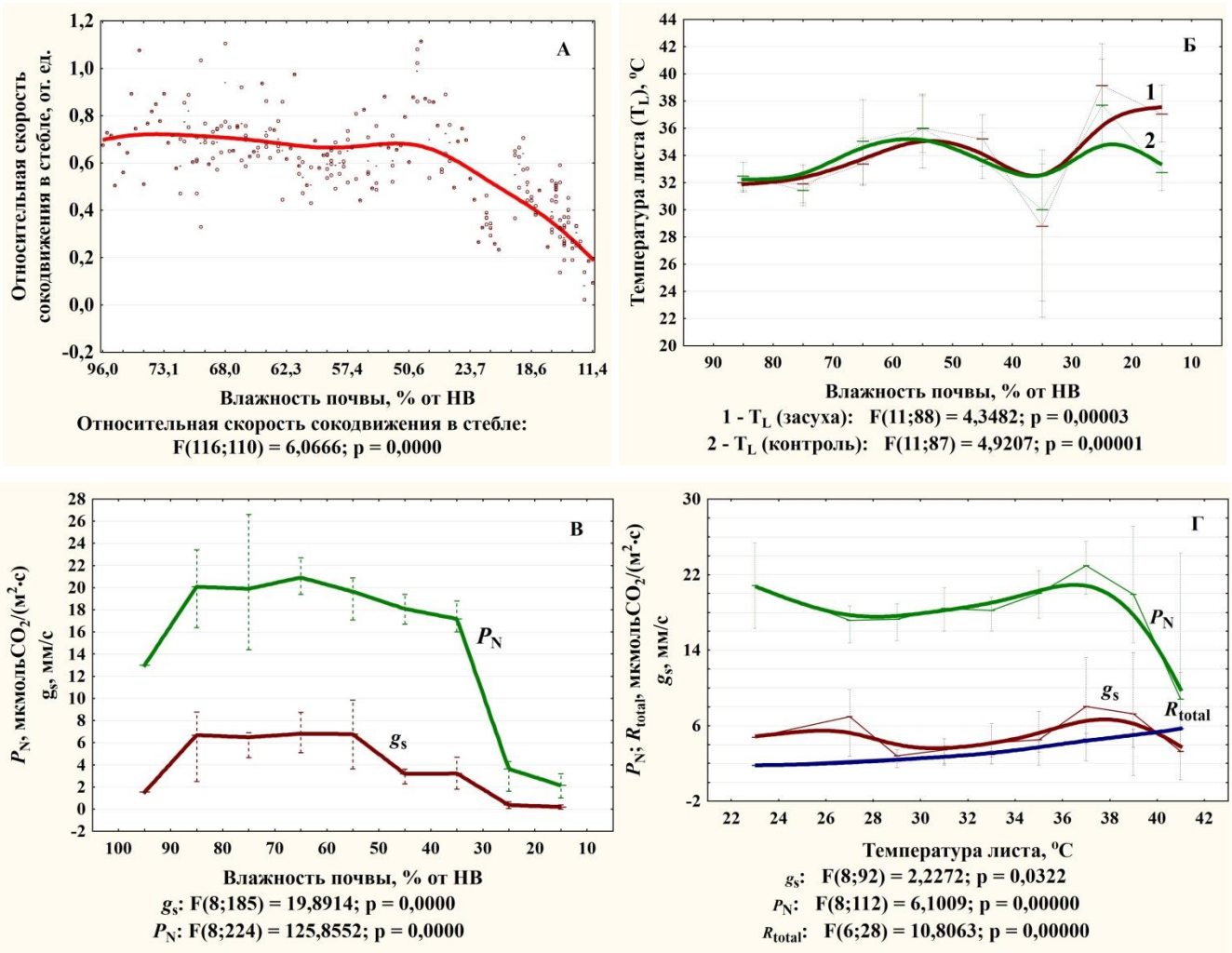
С целью эколого-физиологической оценки растений и выбора агротехнических приёмов выращивания декоративных вечнозелёных кустарников были определены оптимальные и пороговые значения экологических факторов среды, ограничивающие рост и развитие *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata*. В условиях вегетационного опыта на интактных четырёхлетних растениях *Nerium oleander*, *Laurus nobilis*, *Aucuba japonica variegata*, растущих в вегетационных сосудах, определены зоны оптимума и пороговые значения влажности почвы, температуры и освещённости, лимитирующие фотосинтез растений в период их летне-осеннего активного роста (июнь-октябрь) на Южном берегу Крыма. Интенсивность факторов, обеспечивающих величину газообмена выше 90% от максимального, рассматривали как экологический оптимум исследуемого генотипа, к которому примыкали зоны закаливания.

6.2.1 Особенности фотосинтетической активности и водного режима *Nerium oleander*

Изучение экофизиологической реакции растений *Nerium oleander* на воздействие прогрессирующей почвенной засухи показало, что первые признаки водного дефицита проявились при снижении влажности почвы до 50 % от НВ: началось последовательное снижение скорости нетто-фотосинтеза, транспирации и устьичной проводимости, а также перегрев листа опытного растения в сравнении с контролем (Рисунок 6.2.А–В).

По мере нарастания почвенной засухи до 35 % от НВ, по отношению к контролю интенсивность транспирации снизилась в среднем на 36 %, а устьичная проводимость и нетто-фотосинтез – на 19 % и 3 % соответственно (Таблица 6.5). В результате

изменений фотосинтетического CO_2/H_2O-газообмена, эффективность использования воды на транспирацию (P_N/E) у опытных растений превысила контроль в 1,5 раза. Данный механизм регуляции стрессовой устойчивости позволяет растениям *Nerium oleander* сохранять высокий уровень оводненности тканей корня и побега, что необходимо для поддержания их жизнедеятельности в условиях недостатка воды.



А – зависимость относительной скорости сокодвижения в стебле от увлажнения почвы; Б – температура листа (T_L) при нормальном поливе (2) и под воздействием водного стресса (1); В – зависимость интенсивности фотосинтеза (P_N) и устьичной проводимости (g_s) от увлажнения почвы при световом насыщении; Г – зависимость от температуры интенсивности фотосинтеза (P_N), устьичной проводимости (g_s) и суммарного дыхания (R_{total}) при световом насыщении и достаточном увлажнении.

Рисунок 6.2 – Эндогенная регуляция параметров водного обмена и фотосинтетической активности листьев *Nerium oleander* в условиях прогрессирующей почвенной засухи и повышения температуры

Таблица 6.5 – Средние значения фотосинтетических показателей листьев *Nerium oleander* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	Опыт						Контроль					
	g_s	P_N	E	R_{total}	P_N/E	R_{total}/Pg	g_s	P_N	E	R_{total}	P_N/E	R_{total}/Pg
60-70	4,8 ± 2,2	17,7 ± 2,6	52,9 ± 18,7	4,8 ± 1,5	0,33	21	4,1 ± 2,0	17,3 ± 1,9	56,1 ± 17,2	4,0 ± 0,8	0,31	19
50-55	4,1 ± 1,7	16,1 ± 1,7	54,7 ± 14,5	4,1 ± 1,0	0,29	20	4,8 ± 2,3	16,5 ± 2,3	67,9 ± 9,4	4,4 ± 0,9	0,24	21
35-45	2,1 ± 0,7	15,6 ± 2,1	33,7 ± 11,8	3,3 ± 0,5	0,46	17	2,6 ± 0,6	16,1 ± 4,0	52,5 ± 15,0	3,8 ± 0,7	0,31	19
20-30	0,3 ± 0,2	3,4 ± 2,3	6,8 ± 4,7	2,7 ± 0,7	0,50	44	2,5 ± 0,6	16,5 ± 1,3	37,3 ± 6,0	3,7 ± 0,8	0,44	18
5-15	0,2 ± 0,1	2,1 ± 1,2	3,9 ± 2,1	2,1 ± 0,6	0,54	50	2,4 ± 0,6	17,6 ± 1,3	33,0 ± 6,9	3,6 ± 1,1	0,53	17
55-65	3,6 ± 1,1	19,9 ± 3,0	40,0 ± 9,5	3,4 ± 1,0	0,50	15	3,6 ± 1,6	18,0 ± 1,6	36,0 ± 9,5	3,3 ± 0,9	0,50	15

Примечания

1 E – транспирация, мг $H_2O/(м^2 \cdot с)$

2 g_s – устьичная проводимость, мм/с

3 P_N – скорость видимого фотосинтеза, мкмоль$CO_2/(м^2 \cdot с)$

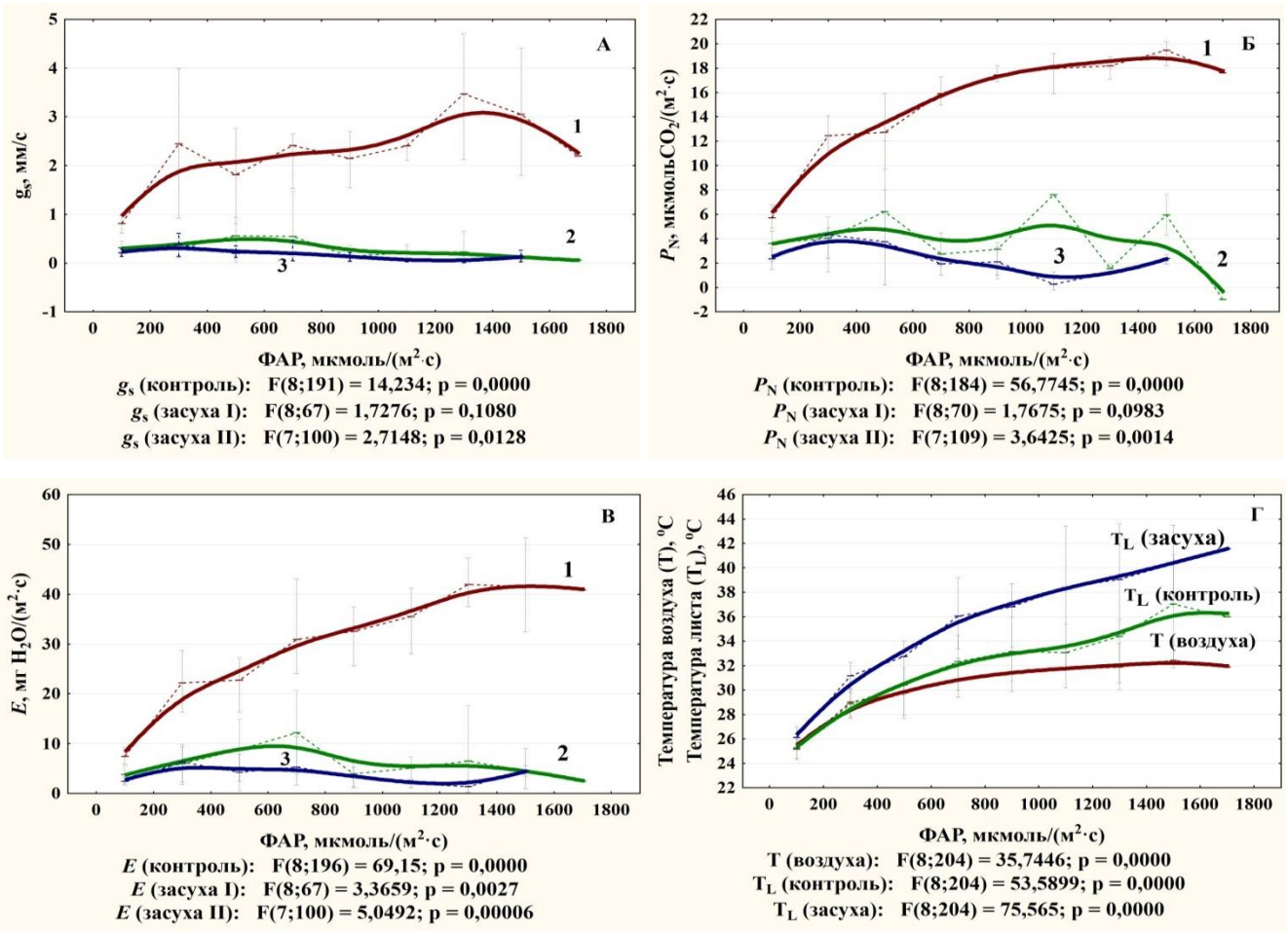
4 R_{total} – скорость суммарного дыхания листа при насыщающем фотосинтез светопотоке ФАР, мкмоль$CO_2/(м^2 \cdot с)$

5 P_N/E – эффективность использования воды на транспирацию, от.ед.

6 R_{total}/Pg – доля дыхательных затрат от гроссфотосинтеза, %

При увеличении интенсивности водного дефицита от умеренного до жёсткого (снижение влажности почвы с 35 до 20 % от НВ), наблюдалось резкое падение скорости фотосинтеза и транспирации, что связано с закрытием устьиц (Рисунок 6.2.В), и, как следствие, уменьшением диффузии CO_2 в лист. Фотосинтетический CO_2/H_2O-газообмен листьев снизился почти в 5 раз (Таблица 6.5).

Жёсткая почвенная засуха привела к ингибированию фотосинтетической активности по всей длине световой кривой (Рисунок 6.3.А–В, кривая 2).



А – устьичной проводимости (g_s); Б – нетто-фотосинтеза (P_N); В – транспирации (Е); Г – температуры листа (T_L). 1– отсутствие водного стресса (контроль); 2 – умеренная засуха (засуха I); 3 – отсутствие в почве доступной влаги (засуха II); ФАР – фотосинтетически активная радиация.

Рисунок 6.3 – Световая зависимость фотосинтетической активности и водного обмена листьев *Nerium oleander* при различных условиях влагообеспеченности

Высокая водоудерживающая способность клеток и тканей *Nerium oleander* [476] совместно с экономным расходованием влаги, способствовали сохранению тургора и упругости листьев, водный потенциал которых даже при влажности почвы 22-23 % от НВ не достигал критической величины, вызывающей ингибирование роста. Суточный прирост побега опытного растения при данных условиях увлажнения сохранялся в пределах 4-5 мм, как и в начале опыта, когда при влажности почвы 60-70 % от НВ его величина также составляла 4-6 мм.

Нарушения водного баланса при отсутствии доступной влаги в почве привели к снижению тургора молодых верхушечных листьев, однако остальные части растения сохраняли тургесцентность. По всей длине световой кривой устьица оставались закрытыми (Рисунок 6.3.А–В, кривая 3). Это предохраняло *Nerium oleander* от чрезмерного обезвоживания, но нарушало газообмен, что привело к прекращению роста. При этом *Nerium oleander* сохранял очень низкий, но положительный баланс и поддерживал соотношение в поглощении CO_2 и потере влаги на субоптимальном уровне (Таблица 6.5). Обмен веществ переходил в режим покоя, энергетические процессы переключались на поддержание целостности растения.

Через сутки после прекращения поступления воды и элементов питания из почвы и в результате сильного обезвоживания тканей, началось пожелтение прошлогодних листьев, расположенных в нижней части стебля. При высокой интенсивности солнечной радиации (1300-1700 мкмоль/($м^2$·с)) и перегреве листьев периодически происходило полное ингибирование фотосинтеза. В этот период температура листьев опытного растения была выше температуры воздуха на 8-10 °С, контроля на – 6-8 °С и достигала +41…+43 °С (Рисунок 6.3.Г). На третьи сутки жёсткого гидротермического стресса в результате конкурентных отношений между органами растения за воду, питательные и другие вещества, большинство листьев нижнего яруса опало, что привело к утрате декоративности. После полива восстановление тургора листьев началось через 1,5-2 часа. Полное восстановление интенсивности газообмена опытного растения *Nerium oleander* наблюдалось через 48 часов после возобновления полива. При этом скорость нетто-фотосинтеза превышала контроль на 11 % (Таблица 6.5).

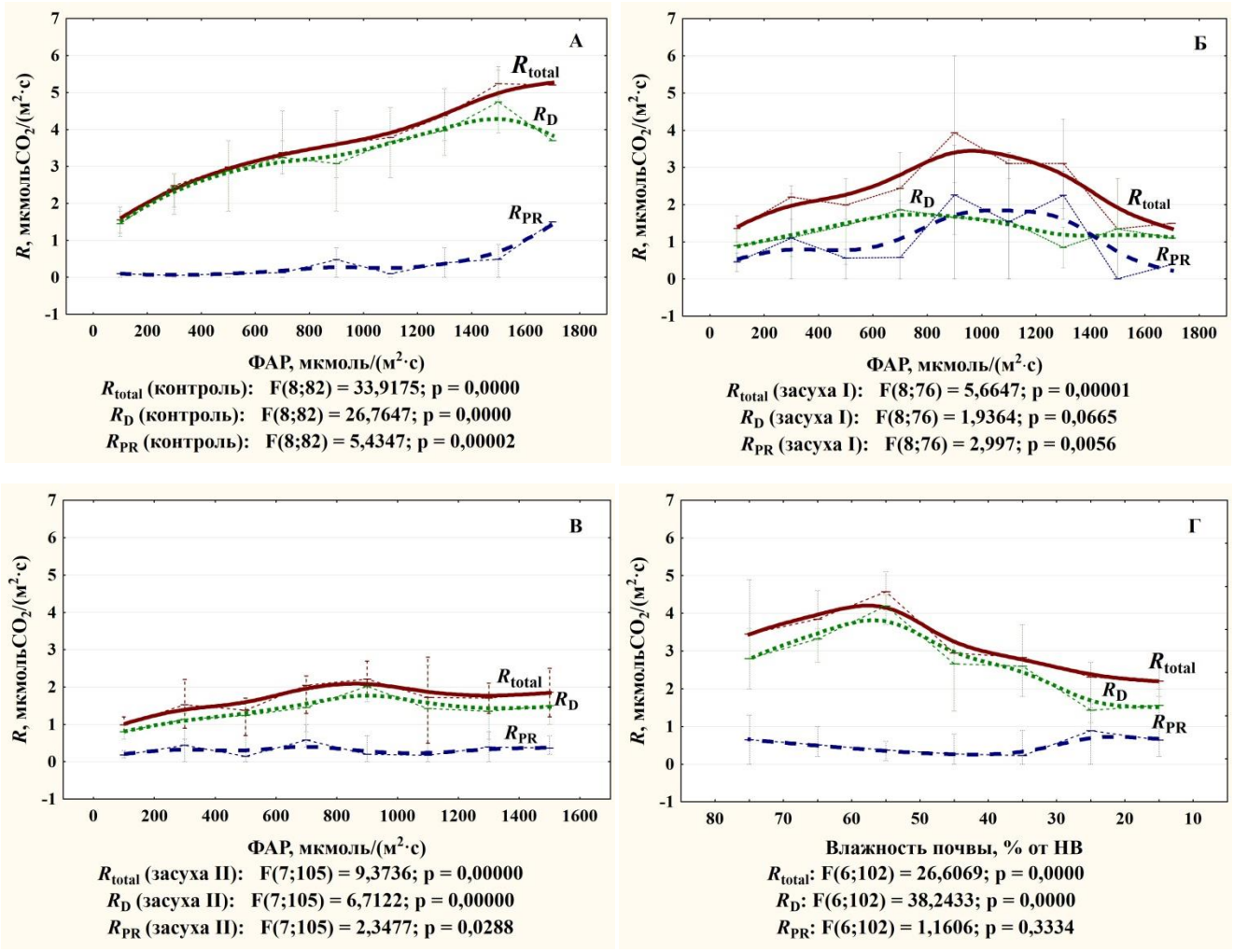
Поскольку почвенная засуха, как правило, сопряжена с температурным стрессом, при изучении адаптации растения к засухе необходимо принимать во внимание и температурный фактор. Проведенные исследования позволили выявить, что при отсутствии водного стресса и достаточном освещении, поглощение и восстановление CO_2 на единицу листовой поверхности *Nerium oleander* ускоряются с повышением температуры листа до +36 °C (Рисунок 6.2.Г). Установлено, что пороговым значением температурного оптимума фотосинтеза, превышение которого приводит к ингибированию интенсивности фотосинтеза, для *Nerium oleander* является температура листа +36,5…+37°C [115, 184, 450].

Выявлено, что в оптимальных условиях увлажнения почвы при нелимитирующем скорость фотосинтеза освещении, снижение устьичной проводимости начинается с повышением температуры листа *Nerium oleander* до +38… +38,5°C (Рисунок 6.2.Г) [184]. При перегреве наблюдается резкое падение продуктивности фотосинтеза и одновременно высвобождается большое количество CO_2 из-за повышения интенсивности дыхания (R_{total}), оптимальные температуры которого выше оптимальных температур фотосинтеза. В этих условиях дыхание является поставщиком энергии для репарации поврежденных органелл и клеточных функций. Восходящая кривая дыхания и нисходящая фотосинтеза пересекаются в верхней точке. Верхняя температурная кардинальная точка фотосинтеза, соответствующая условиям, при которых отмечается равновесие между ингибированием нетто-фотосинтеза и повышением скорости дыхания, – на рисунке 6.2.Г составляет около +42…+43 °C. Данный температурный максимум нетто-фотосинтеза можно рассматривать как тепловую точку компенсации [218] для *Nerium oleander*, адаптированного к произрастанию на Южном берегу Крыма.

Поддержание энергетического баланса между двумя основополагающими процессами – фотосинтезом и дыханием является основой адаптации растений в ответ на воздействие стрессовых факторов [44]. Суммарное дыхание (R_{total}) включает фотодыхание (R_{PR}), реакции Мелера, темновое (R_D) или митохондриальное дыхание (гликолиз, цикл Кребса, дыхательная цепь) [445].

При отсутствии дефицита влаги в почве (Рисунок 6.4.А) выявлено постепенное увеличение интенсивности темнового дыхания синхронно с нарастанием скорости

нетто-фотосинтеза.



А – отсутствие водного стресса (контроль); Б – умеренная засуха (засуха I); В – отсутствие в почве доступной влаги (засуха II); Г – зависимость интенсивности дыхания от увлажнения почвы при световом насыщении

Рисунок 6.4 – Интенсивность суммарного дыхания (R_{total}) на свету (ФАР) листьев *Nerium oleander* и его составляющих (темнового дыхания (R_D) и фотодыхания (R_{PR})) при различных условиях влагообеспеченности

Установлено, что доля суммарного темнового дыхания от гроссфотосинтеза в отсутствии стресс-факторов у *Nerium oleander* составляет 15-21 % (Таблица 6.5). Данные соотношения процессов фотосинтеза и дыхания отражают состояние оптимального энергетического баланса [294] растений *Nerium oleander*, когда приход (ассимиляция в процессе фотосинтеза) максимизирован, а расход (окисление в процессе дыхания) минимизирован. При достаточном увлажнении почвы, но

высокой интенсивности света (более 1500 мкмоль/(м^2·с)), когда температура листа превышает +38 °С и снижение устьичной проводимости затрудняет поступление CO_2, выявлена активизация фотодыхания при подавлении процессов темнового дыхания на свету (Рисунок 6.4.А). По мнению некоторых авторов, фотодыханию принадлежит особая координирующая роль в регуляции энергетического баланса [44, 294, 445]. По мере уменьшения влаги в почве отмечено постепенное снижение дыхания, что характерно для засухоустойчивых видов растений (Рисунок 6.4.Г). При ингибировании фотосинтетической активности в условиях прогрессирующей почвенной засухи от умеренной к жёсткой по всей длине световой кривой, снижение суммарного дыхания у *Nerium oleander* выявлено только при интенсивности ФАР более 1000 мкмоль/(м^2·с) (Рисунок 6.4.Б). Установлено, что рост R_{total} происходит за счет увеличения величины фотодыхания (Рисунок 6.4.Б, Г), которое является одним из уровней защиты хлоропластов от активных форм кислорода [294, 367]. Для многих растений была описана прямая зависимость между активизацией фотодыхания и толерантностью к абиотическому стрессу (засухе, солевому стрессу, высоким интенсивностям освещения, высоким температурам и др.) [44, 294, 367, 445]. Нами выявлено снижение реакции дыхания листьев *Nerium oleander* на освещенность и температуру при влажности почвы в корнеобитаемом слое на уровне мёртвого запаса (Рисунок 6.4.В).

Для оценки адаптационных затрат *Nerium oleander* при водном стрессе были использованы интенсивность гроссфотосинтеза (истинного фотосинтеза) и суммарного темнового дыхания. Доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза (R_{total}/Pg) является интегральным показателем энергетического баланса целого растения и согласованности основных физиологических процессов – роста, фотосинтеза, дыхания, транспорта ассимилятов, и т.д. [294]. Дыхание и фотосинтез являются главными продуцентами активных форм кислорода, которые накапливаясь в избыточном количестве, сигнализируют о дисбалансе R_{total}/Pg, включая процессы антиоксидантной защиты, которые в свою очередь способствуют установлению баланса между фотосинтезом и дыханием [44, 294, 445, 477]. При стрессе данное соотношение, как правило, возрастает за счёт увеличения суммарного дыхания на величину *Ra* (адаптационная составляющая дыхания), причем более значительна эта

величина у менее устойчивых к данному конкретному стрессу вида растений [294]. Новое соотношение R_{total}/Pg, согласно принципу энергетического минимума [354], имеет минимально возможное в данных условиях значение [294]. В ходе исследований было установлено, что на первом этапе стрессового воздействия 7-дневной прогрессирующей почвенной засухи при снижении влажности почвы с 70 до 35 % от НВ в листьях *Nerium oleander* сохранялась сбалансированность физиологических процессов фотосинтеза и дыхания, что характерно для устойчивых к засухе видов [184]. По мере нарастания комплексного воздействия жёсткого гидротермического стресса доля дыхательных затрат от истинного фотосинтеза возрастала на 26 %, по сравнению с контролем (Таблица 6.5), при этом отмечено снижение нетто-фотосинтеза и транспирации вследствие закрытия устьиц. На третьи сутки после прекращения поступления из почвы влаги и элементов питания показатель R_{total}/Pg увеличился до 50 %, что, на наш взгляд, является защитной реакцией *Nerium oleander* на обезвоживание. Значительные затраты энергии на адаптационные процессы (адаптационная составляющая дыхания достигала 66 %) и ослабление фотосинтетических привели к подавлению роста растений [184].

В результате проведённых исследований установлены пороговые значения экологических факторов среды, лимитирующих скорость нетто-фотосинтеза растений *Nerium oleander* в фазу летнего активного роста на ЮБК: недостаток почвенной влаги наблюдается при снижении влажности почвы до 50 % от НВ, избыток – при превышении 85 % от НВ [184]; формирование значительного водного дефицита и ингибирование фотосинтеза – при снижении влажности почвы до 35 % от НВ. Температурный оптимум фотосинтеза, превышение которого приводит к снижению интенсивности фотосинтеза установлен при температуре листа +36,5…+37°С; ингибирование роста, снижение тургора верхушечных молодых листьев – при снижении влажности почвы до 15 % от НВ и ниже; полное закрытие устьиц – при влажности почвы 20 % от НВ; глубокое завядание – при влажности почвы на уровне мёртвого запаса (6-11 % от НВ) в течение более 12 часов; нарушение синтеза хлорофилла, пожелтение нижних старых листьев – при влажности почвы на уровне мёртвого запаса в течение более 24 часов; периодическое полное ингибирование фотосинтеза – при влажности почвы на уровне

мёртвого запаса в течение более 24 часов, температуре листа выше +37°С, ФАР более 1300-1700 мкмоль/(м^2·с) [184]; дегидратация тканей верхних листьев, пожелтение нижних молодых, опадание старых листьев – при сохранении влажности почвы на уровне мёртвого запаса в течение более 48 часов; после полива восстановление тургора – через 1,5-2 часа; полное восстановление интенсивности фотосинтетического газообмена – через 48 часов; при оптимальном увлажнении почвы снижение устьичной проводимости происходит при превышении температуры листа +38…+38,5 °С; тепловая точка компенсации – +42…+43 °С [184]; в отсутствие стресс-факторов доля суммарного темнового дыхания от гроссфотосинтеза – 15-21 %, при сильном водном стрессе – 50 %, сильном водном стрессе адаптационная составляющая дыхания – 66 % [184]; восстановление энергетического баланса между фотосинтезом и дыханием после сильного гидротермического стресса – через 48 часов [115, 184, 450].

Таким образом, установлена высокая способность *Nerium oleander* переносить длительное обезвоживание. Выявлено, что при комплексном воздействии в условиях экстремальной засухи, водного дефицита, интенсивного света и перегрева одной из специфических приспособительных реакций для реализации механизма избегания водного стресса, является ускоренное старение листьев и ранняя дефолиация, что в условиях культуры приводит к утрате декоративности [184]. Регенерация и рост пазушных почек происходят на следующий год [184].

6.2.2 Особенности фотосинтетической активности и водного режима *Aucuba japonica variegata*

Реакция на водный дефицит проявилась у *Aucuba japonica variegata* при снижении до 50 %НВ, что выражалось в снижении величин видимого фотосинтеза, транспирации, устьичной проводимости и суммарного дыхания (Таблица 6.6).

При слабом водном стрессе (влажность почвы 35-45 % от НВ) устьичная проводимость и скорость нетто-фотосинтеза у *Aucuba japonica variegata* снижались в полтора раза, а при сильном, в режиме очень жёсткой засухи (влажность почвы 5-15 % от НВ), соответственно в 6 и в 4 раза в сравнении с контролем (Таблица 6.7). В

этот период температура листа опытного растения временами превышала контроль на 6-9 °С и достигала +45…+46 °С.

Таблица 6.6 – Средние значения фотосинтетических показателей *Aucuba japonica variegata* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	E, мг $H_2O/(м^2 \cdot с)$	g_s, мм/с	P_N, мкмоль$CO_2/(м^2 \cdot с)$	R_{total}, мкмоль$CO_2/(м^2 \cdot с)$
55-65	35,8±6,6	1,7±0,3	6,3±0,4	1,7±0,2
35-45	32,8±8,4	1,1±0,3	4,9±0,6	1,6±0,3
20-30	21,4±4,3	0,6±0,1	2,7±0,6	1,4±0,3
5-15	13,1±3,6	0,3±0,1	1,7±0,3	1,4±0,4
Примечания 1 E – транспирация 2 g_s – устьичная проводимость 3 P_N – скорость видимого фотосинтеза 4 R_{total} – скорость суммарного дыхания листа при насыщающем фотосинтез светопотоке ФАР				

Какие-либо достоверные различия отсутствовали для суммарного дыхания, что свидетельствует об устойчивости дыхательной системы *Aucuba japonica variegata* к обезвоживанию (Таблицы 6.6–6.7).

Таблица 6.7 – Соотношение между фотосинтетическими показателями контрольных (1) и опытных (2) растений *Aucuba japonica variegata* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	$E1/E2$	g_s1/g_s2	P_N1/P_N2	$R_{total}1/ R_{total}2$
55-65	0,9	0,9	1,0	1,1
35-45	1,1	1,4	1,5	1,0
20-30	2,0	3,3	2,4	1,0
5-15	3,2	5,8	3,9	1,0
Примечания 1 E – транспирация 2 gs – устьичная проводимость 3 P_N – скорость видимого фотосинтеза 4 $Rtota$l – скорость суммарного дыхания листа при насыщающем фотосинтез светопотоке ФАР				

В режиме очень жёсткой засухи *Aucuba japonica variegata* довольно долго сохраняла гидравлическую проводимость с последующим закрытием части устьиц вследствие недостаточного снабжения водой из корней. Однако, их проводимость

была достаточной для поддержания газообмена и фотосинтеза (Таблица 6.6), а также активного роста побега. Таким образом, исходя из особенностей водного обмена, физиологической адаптацией к перегреву у *Aucuba japonica variegata* служит усиленная транспирация, которой отводится основная роль в терморегуляции растений (Таблица 6.6). Дальнейшее поддержание устьиц открытыми при сильном водном дефиците привело к критической потере влаги, и как результат, к появлению краевого некроза тканей на 20-30 % молодых листьев. Зона некроза, в результате комплексного влияния обезвоживания и перегрева, на некоторых молодых листьях достигала 50-60% от площади листа (Рисунок 6.5) [203].

После обильных поливов начало восстановления тургора листьев отмечалось через 1,5-2 часа, фотосинтез и транспирация полностью восстанавливались до нормального уровня – через 6 дней.

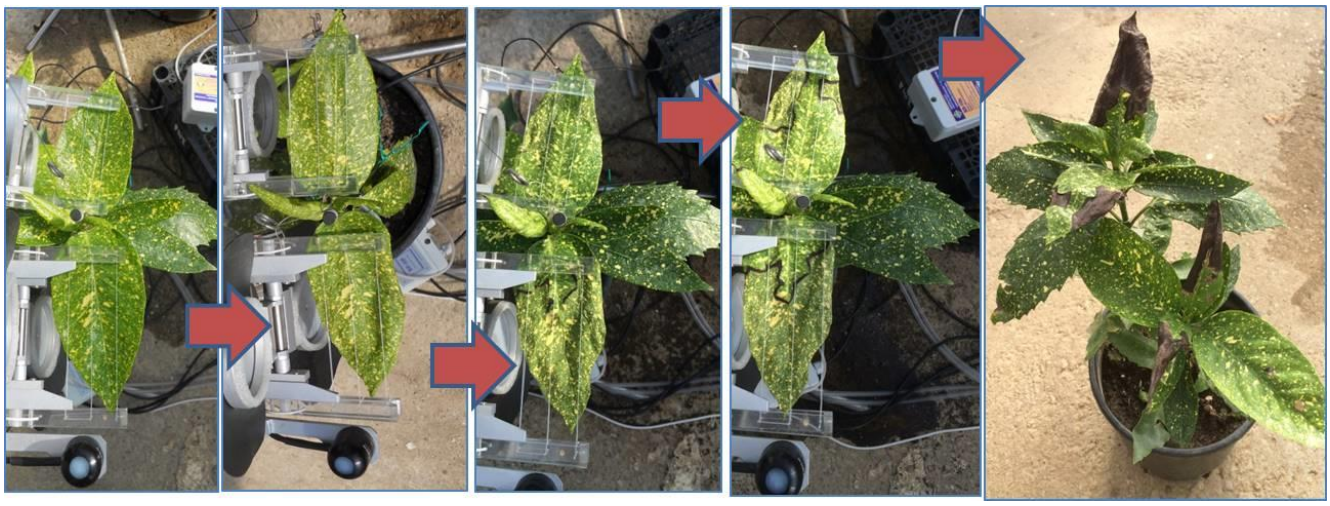


Рисунок 6.5 – Реакция *Aucuba japonica variegata* на комплексное воздействие обезвоживания и перегрева

Определение эколого-физиологической характеристики нетто-фотосинтеза *Aucuba japonica variegata* при достаточном увлажнении в период летне-осеннего активного роста показало, что, максимум видимого фотосинтеза 11-13 мкмольCO_2/(м^2 · с) достигается при температуре листа +15…+16 °С, температуре воздуха +15 °С и интенсивности ФАР 700-800 мкмоль/(м^2 · с) (Таблица 6.8). Выявлены свето-температурные условия, обеспечивающие зону оптимума нетто-фотосинтеза (9-13 мкмольCO_2/(м^2 · с)) при увлажнении почвы 70-90% НВ:

температура листа +15…+26 °С, воздуха – +13…+17 °С и ФАР – 300-1250 мкмоль/(м^2 · с) (15-60 % от полной освещенности). Повышение температуры листа выше +31 °С и температуры воздуха – выше +26…+28 °С приводит к нарушению баланса ассимиляции, усилению дыхания и снижению фотосинтеза.

В результате исследований установлено, что уровень инсоляции выше 1300 мкмоль/(м^2 · с) вызывает фотоингибирование и фотоокислительное повреждение фотосинтетического аппарата *Aucuba japonica variegata*, уменьшающие максимальную эффективность фотосинтеза (Таблица 6.8). Согласно данным Р. Андерсен [359], фотоингибирование ослабляет адаптацию растений *Aucuba japonica* к избыточной ФАР. Низкий адаптационный потенциал *Aucuba japonica variegata* к режиму высокой инсоляции, очевидно, отражает генетически закрепленное свойство вида *Aucuba japonica variegata*, адаптированное к невысокой инсоляции в природных местообитаниях под пологом довольно густого леса [357]. Внешне повреждения листьев от перегрева и избыточного освещения проявляются в возникновении хлороза, краевого некроза или в полном высыхании и отмирании значительной их части.

Таблица 6.8 – Зависимость фотосинтеза листьев *Aucuba japonica variegata* от свето-температурного режима при достаточном увлажнении почвы

Нетто-фотосинтез (P_N), мкмольCO_2/(м^2 · с)	Температура листа, °С	Температура воздуха, °С	Фотосинтетически активная радиация (ФАР), мкмоль/(м^2 · с)
11-13 (максимум)	15-16	15	700-800
9-13 (оптимум)	15-26	13-17	300-1250
6-8	27-31	18-25	150-250; 1300-1600
3-5	32-37	26-33	40-150; 1650-1800
< 3	> 38	> 34	< 40; > 1800

При выявлении толерантности *Aucuba japonica variegata* к дефициту почвенной влаги учитывался и температурный фактор. Были определены зоны эколого-физиологического оптимума CO_2-газообмена у *Aucuba japonica variegata*, а также пороговые значения влажности почвы, температуры воздуха и листа, лимитирующие его нетто-фотосинтез в период активной вегетации (Таблица 6.9).

Выявлено, что при световом насыщении в это время оптимальным для *Aucuba japonica variegata* является увлажнение почвы 70-90 % от НВ. Выше 90 % от НВ наблюдается избыточное увлажнение, снижающее интенсивность фотосинтеза на 6-8 %. Изменения температуры листа и температуры воздуха в зоне оптимума увлажнения при световом насыщении находятся соответственно в пределах +17…+27 °С и +15…+22 °С.

Таблица 6.9 – Зависимость фотосинтеза листьев *Aucuba japonica variegata* от температурного режима при световом насыщении в условиях прогрессирующей засухи

Влажность почвы, % от НВ	Нетто-фотосинтез (P_N), мкмольCO_2/(м^2 · с)									
	11-13		8-10		5-7		2-4		<2	
	$t_в$, °С	$t_л$, °С	$t_в$, °С	$t_л$, °С	$t_в$, °С	$t_л$, °С	$t_в$, °С	$t_л$, °С	$t_в$, °С	$t_л$, °С
90-100	15-16	17-19	17-21	17-25	22-33	26-39	> 34	40-46	–	–
80-90	15-17	17-19	17-22	17-27	22-37	28-42	–	43-46	–	–
65-80	15-16	–	17-21	17-22	22-37	23-44	–	45-46	–	–
50-65	16	–	15-20	17-20	21-38	21-44	–	45-46	–	–
35-50	–	–	15-17	–	15-38	17-43	–	44-46	–	–
25-35	–	–	–	–	15-22	–	23-38	17-42	–	> 43
15-25	–	–	–	–	–	–	15-38	17-40	–	> 40
5-15	–	–	–	–	–	–	15-38	–	15-38	17-46
Примечание: $t_в$ – температура воздуха, $t_л$ – температура листа										

Установлено, что в условиях прогрессирующей почвенной засухи при снижении влажности почвы до 40-60 % от НВ даже при оптимальных температурах (листа и воздуха) падение фотосинтеза *Aucuba japonica variegata* достигает 20-25 %. В режиме умеренной засухи при влажности почвы 25-35 % от НВ, скорость ассимиляции снижается в 1,5-2 раза уже при температурах листа выше +17 °С, а воздуха – +15 °С. Жёсткая почвенная засуха при снижении влажности почвы ниже 25 % от НВ подавляет фотосинтез независимо от уровня температур, т.е. фотосинтез листа *Aucuba japonica variegata* находится исключительно под контролем увлажнения почвы [169].

Таким образом, в ответ на водный дефицит у *Aucuba japonica variegata* проявилась стратегия, направленная на сохранение водного баланса в растении за счёт поддержания высокого уровня транспирации, что характерно для

продуктивного типа регуляции водного баланса. При длительном сохранении дефицита влаги в почве и жесткой засухе это приводит к критической потере влаги.

По своей экологии *Aucuba japonica variegata* типичный мезофит, начинающий испытывать недостаток в почвенной влаге в период активного роста уже при снижении влажности почвы до 50 % от НВ, а проявление водного стресса – до 40 % от НВ.

Приспособлением *Aucuba japonica variegata* к летней засухе и высоким температурам в условиях Южного берега Крыма является выработка сезонных ритмов активного роста, дающих возможность использовать для вегетации более благоприятные периоды года: апрель-май и август-сентябрь.

Уровень инсоляции выше 1300 мкмоль/($м^2 \cdot с$) вызывает фотоингибирование и фотодеструкцию фотосинтетического аппарата *Aucuba japonica variegata*, что необходимо учитывать при культивировании данного вида.

6.2.3 Особенности фотосинтетической активности и водного режима *Laurus nobilis*

В результате исследования воздействия прогрессирующей почвенной засухи установлено, что реакция на водный дефицит проявилась у *Laurus nobilis* при влажности почвы 35-40 % от НВ, что выражалось в снижении величин видимого фотосинтеза, транспирации, устьичной проводимости и небольшом повышении суммарного дыхания.

При слабом водном стрессе (влажность почвы 35-45 % от НВ) устьичная проводимость и скорость нетто-фотосинтеза у *Laurus nobilis* снижались почти в три раза, а при сильном, в режиме очень жёсткой засухи (влажность почвы 5-15 % от НВ), соответственно в 13 и 46 раз (Таблицы 6.10–6.11). В этот период температура листа опытного растения временами превышала контроль на 6-9 °С и достигала +45…+50 °С. При снижении влажности почвы до 10 % от НВ и ниже, у растений проявлялась свойственная ксерофитам реакция на недостаточное водообеспечение: устьица закрывались, скорость фотосинтеза и транспирации снижалась на 80-90 %, обмен веществ переводился в режим покоя и рост прекращался, что предохраняло *Laurus nobilis* от чрезмерного обезвоживания [203, 259, 260].

Таблица 6.10 – Средние значения фотосинтетических показателей *Laurus nobilis* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, % от НВ	*E*, мг $H_2O/(м^2 \cdot с)$	g_s, мм/с	P_N, мкмоль$CO_2/(м^2 \cdot с)$	R_{total}, мкмоль$CO_2/(м^2 \cdot с)$
55-65	47,7 ± 11,7	2,1 ± 0,4	8,8 ± 1,1	1,5 ± 0,3
35-45	13,2 ± 6,3	0,4 ± 0,2	3,4 ± 1,2	1,6 ± 0,4
20-30	10,2 ± 6,3	0,2 ± 0,1	0,8 ± 0,5	1,3 ± 0,4
5-15	4,9 ± 3,2	0,1 ± 0,1	0,2 ± 0,6	1,1 ± 0,4

Примечания
1 E – транспирация
2 g_s – устьичная проводимость
3 P_N – скорость видимого фотосинтеза
4 R_{total} – скорость суммарного дыхания листа при насыщающем фотосинтез светопотоке ФАР

Выявлено, что в условиях жёсткой засухи существенных изменений дыхания не наблюдалось, что характерно для засухоустойчивых видов растений. По мере усиления водного стресса *Laurus nobilis* сохранял очень низкий, но положительный баланс и поддерживал соотношение в поглощении CO_2 и потери влаги на приемлемом уровне (Таблицы 6.10–6.11).

Таблица 6.11 – Соотношение между фотосинтетическими показателями контрольных (1) и опытных (2) растений *Laurus nobilis* в условиях прогрессирующей почвенной засухи

Влажность почвы, %НВ	*E*1/*E*2	g_s1/g_s2	P_N1/P_N2	$R_{total}1/ R_{total}2$
55-65	1,0	1,0	1,0	1,1
35-45	2,6	3,5	3,0	1,0
20-30	4,1	7,5	12,3	0,9
5-15	7,8	12,6	45,5	0,9

Примечания
1 *E* – транспирация
2 g_s – устьичная проводимость
3 P_N – скорость видимого фотосинтеза
4 R_{total} – скорость суммарного дыхания листа при насыщающем фотосинтез светопотоке ФАР

После обильных поливов начало восстановления тургора листьев отмечалось через 1,5-2 часа, фотосинтез и транспирация полностью восстанавливались до нормального уровня через трое суток [203].

Определение эколого-физиологической характеристики коэффициента эффективности фотосинтеза (P_g/R_{total}) *Laurus nobilis* показало, что при световом насыщении и достаточном увлажнении в период летнего активного роста, максимум эффективности фотосинтеза достигается при температуре листа +24…+28,5 °С и температуре воздуха +24…+27 °С (Таблица 6.12). Изменения температуры листа и воздуха в пределах зоны оптимума при благоприятных условиях освещенности и увлажнения находятся соответственно в пределах +24…+32 °С и +22…+30 °С. Выше данных пределов наблюдается снижение экономического коэффициента фотосинтеза, т.е. фотосинтез листа *Laurus nobilis* находится исключительно под контролем температуры.

Таблица 6.12 – Зависимость коэффициента эффективности фотосинтеза *Laurus nobilis* от температуры воздуха и температуры листа при световом насыщении в условиях прогрессирующей засухи

Влажность почвы, % от НВ	Коэффициент эффективности фотосинтеза, P_g/R_{total}							
	11-12		6-8		3-7		<3	
	$t_в$, °С	$t_л$, °С	$t_в$, °С	$t_л$, °С	$t_в$, °С	$t_л$, °С	$t_в$, °С	$t_л$, °С
55-80	24-27	24-29	27-30	29-32	30-35	32-38	> 35	> 38
40-55	24-27	24-27	27-29	27-30	29-35	30-38	> 35	> 38
30-40	–	–	< 24	24-28	26-34	28-34	> 34	> 34
20-30	–	–	–	–	< 30	< 31	> 30	> 31
8-15	–	–	–	–	–	–	< 26	< 26
Примечания 1 $t_в$ – температура воздуха 2 $t_л$ – температура листа								

В режиме умеренной засухи при влажности почвы 30-40 % от НВ, выявлено снижение значений коэффициента эффективности фотосинтеза в 1,5-2 раза уже при температурах листа выше +28 °С, а воздуха – выше +26 °С. Жёсткая почвенная засуха подавляет фотосинтез, при этом повышение температуры снижает порог устойчивости растений к почвенной засухе (Таблица 6.12). Считается, что порог устойчивости растений к засухе является видоспецифичным показателем [227].

Почвенная засуха на Южном берегу Крыма обычно сопряжена с температурным стрессом. В связи с этим, при выявлении толерантности *Laurus nobilis* к дефициту почвенной влаги были определены зоны эколого-

физиологического оптимума CO_2-газообмена у *Laurus nobilis*, а также пороговые значения влажности почвы, температуры воздуха и освещенности, лимитирующие его нетто-фотосинтез в период летнего активного роста (Таблица 6.13).

Таблица 6.13 – Зависимость нетто-фотосинтеза *Laurus nobilis* от гидротермического режима и освещенности в период летнего активного роста

P_N, мкмольCO_2/(м^2 · с)	Влажность почвы, % от НВ	Температура воздуха, °С	Освещенность (ФАР), мкмоль/(м^2 · с)
13-14 (максимум)	70	26,0	500-600
10-14 (оптимум)	50-80	21-31,8	350-1650
8-10	45-50	31,9-33,0	350-1650
	80-95	18,8-20,9	
6-8	40-45	33,1-34,7	220-320 < > 800-900
4-6	30-40	34,8-36,6	100-200 < > 1800
2-4	25-30	36,7-38,6	100-400 < > 1600
0-2	8-20	–	–
Примечания 1 P_N – нетто-фотосинтез 2 – лимитируется влажностью почвы			

Установлены условия окружающей среды, обеспечивающие максимальную скорость поглощения CO_2 в период активного роста: влажность почвы – 70 % от НВ, температура воздуха – +26 °С при интенсивности фотосинтетически активной радиации 500-600 мкмоль/(м^2 · с). Зона оптимальных температур для видимого фотосинтеза – +21…+31,8 °С при влажности почвы 50-80 % от НВ и ФАР 350-1650 мкмоль/(м^2 · с). В этом диапазоне скорость поглощения CO_2 листьев составляет 10-14 мкмольCO_2/(м^2 · с) [203, 261].

Выявлено, что при влажности почвы менее 30-40 % от НВ и температуре воздуха выше +35 °С скорость фотосинтеза резко снижается. При влажности почвы 20 % от НВ и ниже проявляются защитно-приспособительные реакции к засухе: устьица закрываются, скорость фотосинтеза снижается на 80-90 %, ростовые процессы останавливаются, и обмен веществ переводится в режим покоя. Инактивация фотосинтетических процессов прекращается при влажности почвы 8-15 % от НВ [514].

Известно, что видимый фотосинтез является результирующей нескольких взаимосвязанных процессов (истинного фотосинтеза, фото- и темнового дыхания) и его величина, в первом приближении, отражает баланс углерода листа на свету.

Исследования показали, что генотипически детерминированная широкая норма реакции *Laurus nobilis* на изменение светового режима, засухоустойчивость и обильное размножение позволяют характеризовать данный вид как растение с высоким адаптивным потенциалом.

Широкий спектр экологической пластичности *Laurus nobilis* при дальнейшем сохранении тенденции потепления и аридизации климата, обеспечив высокую степень натурализации данного вида на Южном берегу Крыма, в условиях ценотического взаимодействия делает его конкурентоспособным с видами растений, имеющими небольшую экологическую амплитуду.

Применённый подход при исследовании ответных реакций растений на водный дефицит позволяет комплексно наблюдать переходные режимы при воздействии стресс-фактора на растение.

6.2.4 Комплексная экофизиологическая оценка особенностей регуляции фотосинтетической активности и водного режима вечнозелёных интродуцентов

В результате проведенных исследований изучены особенности реакции фотосинтетического аппарата и водного режима вечнозелёных видов растений, распространенных в озеленении на Южном берегу Крыма (*Nerium oleander, Laurus nobilis, Aucuba japonica variegata*) на стрессовое воздействие засухи, высоких температур и изменения светового режима [197]. Дана комплексная оценка их особенностей в регуляции фотосинтетической активности и водного режима.

Установлено, что в условиях оптимального увлажнения почвы самым мощным фотосинтетическим аппаратом обладает *Nerium oleander*, отличающийся высокой скоростью фотохимических реакций. Выявлено, что световое насыщение *Nerium oleander* наступает при ФАР 1400-1500 мкмоль/(м^2 · с) (Рисунок 6.6.А).

Установлено, что *Laurus nobilis* относится к группе светолюбивых растений с хорошо выраженными признаками теневыносливости. Минимальный уровень ФАР, обеспечивающий в условиях полного освещения максимальную интенсивность фотосинтеза *Laurus nobilis* – 900-1000 мкмоль/(м^2 · с). Наличие пластичного

фотосинтетического аппарата, способность эффективно функционировать в широком диапазоне освещенности, облегчают адаптацию этого вида при выращивании на Южном берегу Крыма под воздействием интенсивной инсоляции на открытых участках и под пологом растений первого яруса в условиях преобладания рассеянной радиации [261].

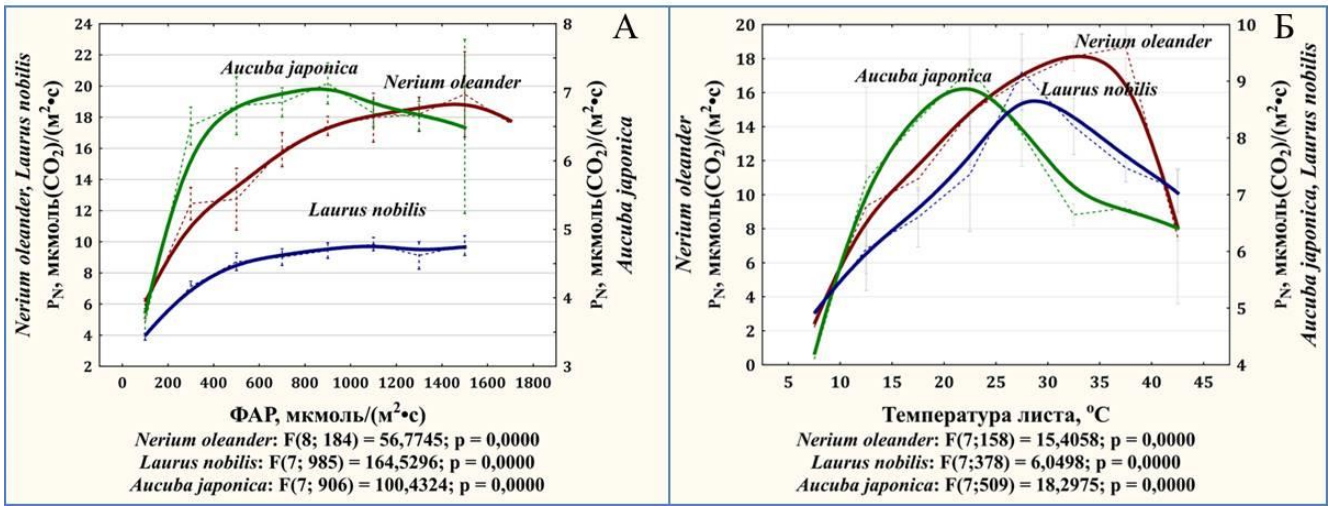


Рисунок 6.6 – Свето-температурная зависимость фотосинтетической активности листьев *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* при отсутствии водного стресса

Самый теневыносливый из всех исследованных видов – *Aucuba japonica variegata*, характеризуется самой низкой активностью фотосинтеза, наиболее эффективно использует низкие интенсивности света, о чём указывает угол наклона начального участка световой кривой (Рисунок 6.6.А). Световое насыщение *Aucuba japonica variegata* в сравнении с другими видами происходит при более слабом освещении (600-700 мкмоль/($м^2 \cdot с$)). Уровень инсоляции выше 1300 мкмоль/($м^2 \cdot с$) вызывает фотоингибирование и фотоокислительное повреждение фотосинтетического аппарата *Aucuba japonica variegata*, что снижает максимальную эффективность фотосинтеза. Внешне повреждения листьев от перегрева и избыточного освещения проявляются в возникновении хлороза, краевого некроза или в полном высыхании и отмирании значительной их части. Невысокий адаптационный потенциал *Aucuba japonica variegata* к режиму высокой инсоляции отражает генетически закрепленное свойство вида, адаптированного к невысокой инсоляции в природных местообитаниях под пологом довольно густого леса.

Выявлено, что при отсутствии водного стресса и достаточном освещении, скорость фотосинтеза на единицу листовой поверхности *Nerium oleander* ускоряется с повышением температуры листа вплоть до +36 °С. Пороговым значением температурного оптимума фотосинтеза, превышение которого приводит к снижению интенсивности фотосинтеза *Nerium oleander*, является температура листа +36,5…+37 °С. В оптимальных условиях увлажнения почвы при нелимитирующем скорость фотосинтеза освещении, максимум нетто фотосинтеза у *Laurus nobilis* наблюдается при температуре листа +24…+32°С, у *Aucuba japonica variegata* – +15…+26°С. При повышении температуры листа *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* выше пороговых значений происходит нарушение баланса ассимиляции, усиление дыхания и как результат, снижение фотосинтеза (Рисунок 6.6.Б).

Результаты исследований показали, что зона экологического оптимума для выращивания *Nerium oleander* находится в пределах температур +23…+36,5 °С, влажность почвы 45-75 % от НВ и ФАР 850-1600 мкмоль/(м^2 · с) (Рисунок 6.7).

Оптимальные условия окружающей среды для произрастания *Laurus nobilis* следующие: температура – +24…+32 °С, ФАР 350-1650 мкмоль/(м^2 · с), влажность почвы 45-75 % от НВ (Рисунок 6.8).

Свето-температурные условия зоны экологического оптимума *Aucuba japonica variegata* установлены при увлажнении почвы 70-90 % от НВ, температуре +15…+26 °С и ФАР – 300-1250 мкмоль/(м^2 · с) (15-60 % от полной освещенности) (Рисунок 6.9).

В условиях недостаточной влагообеспеченности, а также для адекватной адаптации к прогнозируемому более засушливому климату, первостепенную роль играет способность растений регулировать водный режим надземных частей. Перспективным подходом при исследовании механизмов, обеспечивающих приспособление растений к дефициту воды, является сравнение видов, различающихся по засухоустойчивости.

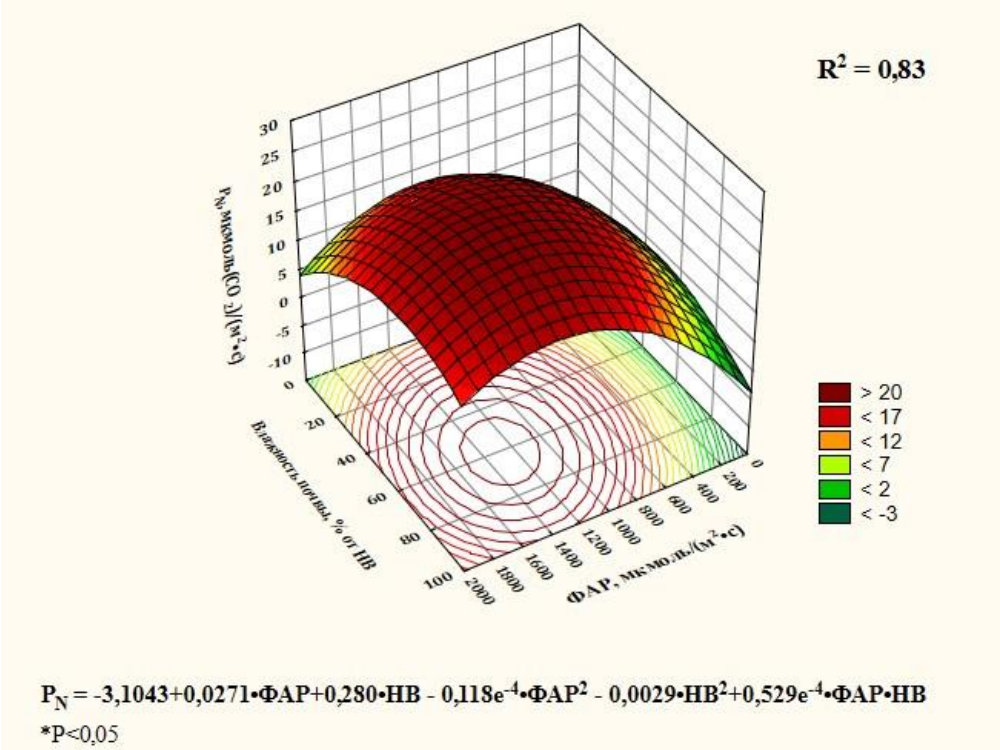


Рисунок 6.7 – Зависимость скорости нетто-фотосинтеза (*Pn*) у *Nerium oleander* от увлажнения почвы (% от НВ) и освещенности (ФАР)

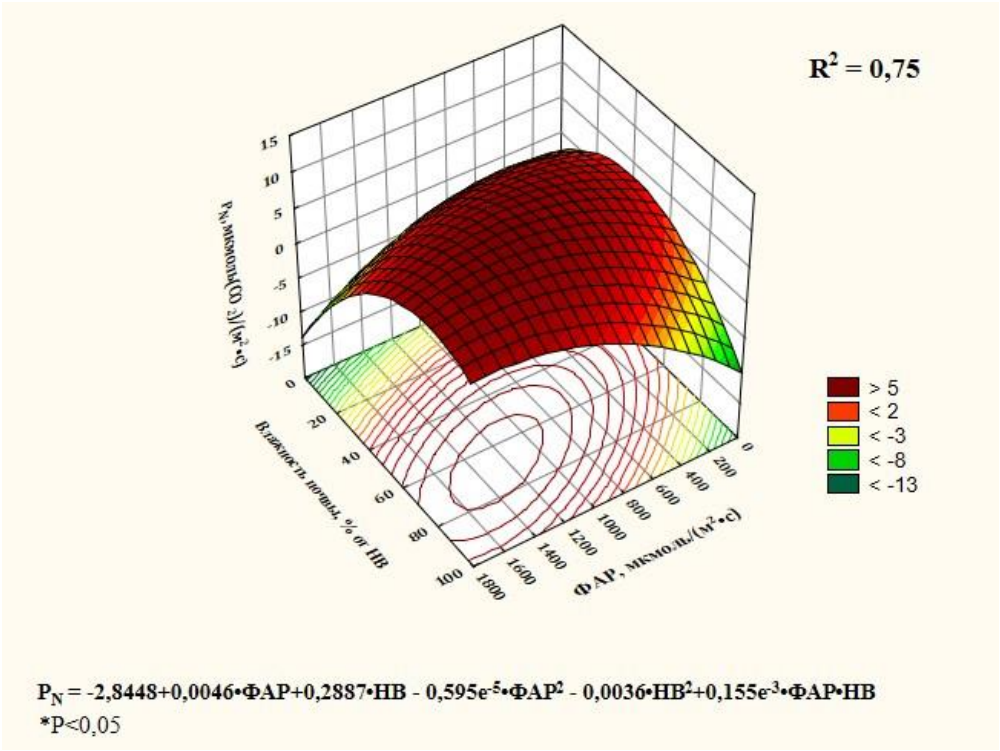


Рисунок 6.8 – Зависимость скорости нетто-фотосинтеза (Pn) у *Laurus nobilis* (В) от увлажнения почвы (% от НВ) и освещенности (ФАР)

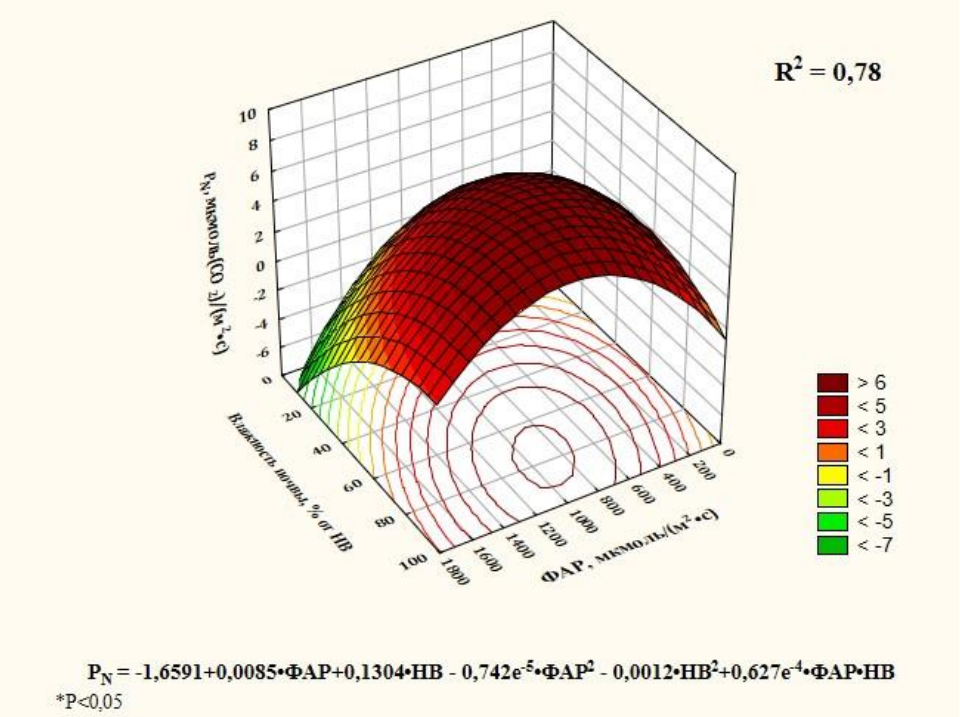


Рисунок 6.9 – Зависимость скорости нетто-фотосинтеза (Pn) у *Aucuba japonica variegata* (С) от увлажнения почвы (% от НВ) и освещенности (ФАР)

В результате комплексных многофакторных исследований установлено, что пороговым значением проявления водного стресса для *Nerium oleander* является снижение влажности почвы до 20 % от НВ, *Laurus nobilis* – до 35 % от НВ, *Aucuba japonica variegata* – до 40 % от НВ.

Выявлены генотипические особенности растений *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса (Рисунок 6.10). У исследуемых видов проявились две стратегии ответа на водный дефицит.

Установлено, что для *Nerium oleander* и *Laurus nobilis* характерен засухоустойчивый тип регуляции водного баланса путём закрытия устьиц. Быстрое закрытие устьиц повышает их конкурентоспособность в условиях почвенной засухи, диктующей необходимость экономить воду. Закрытие устьиц предохраняет растения от обезвоживания, но вместе с тем нарушает газообмен. В условиях длительной интенсивной засухи при дополнительном комплексном воздействии высокой инсоляции и температурного стресса сокращение потерь воды у *Nerium oleander* реализуется за счет ускоренного старения и частичного сбрасывания не только

старых, но и молодых листьев, что в условиях культуры приводит к потере декоративных качеств [197].

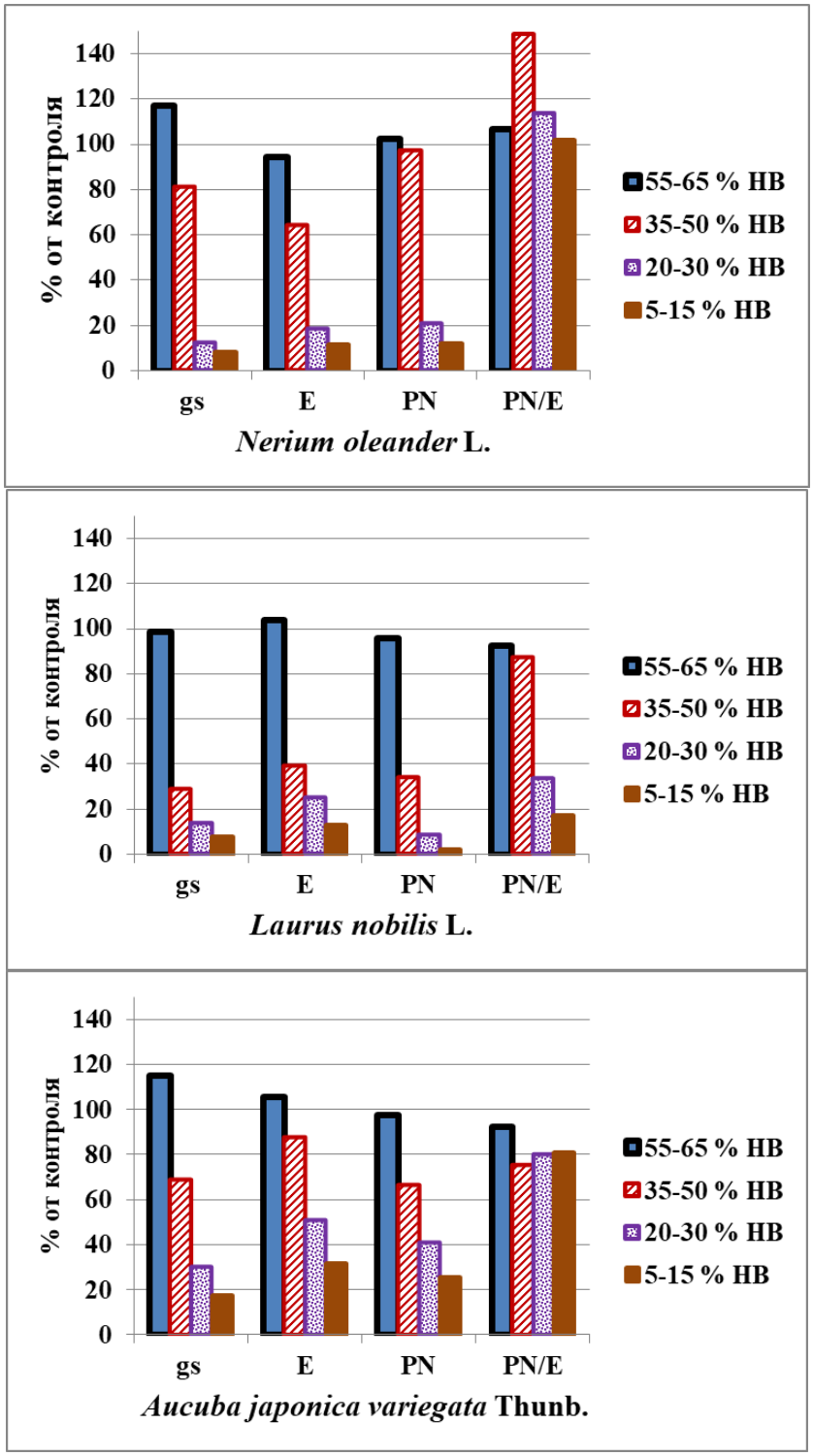


Рисунок 6.10 – Регуляция устьичной проводимости (g_s), интенсивности транспирации (E) и видимого фотосинтеза (P_N) у *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* в условиях прогрессирующей почвенной засухи, % от контроля

В ответ на водный дефицит у *Aucuba japonica variegata* выявлена стратегия, направленная на сохранение водного баланса в растении за счёт поддержания высокого уровня транспирации, что характерно для продуктивного типа регуляции водного баланса. Второй тип реакции является выгодным с точки зрения углеродного и водного баланса при условии достаточной влажности почвы.

При недостатке почвенной влаги в период активного роста обнаружена тенденция большего поглощения углекислоты *Aucuba japonica variegata* по сравнению с *Nerium oleander* и *Laurus nobilis*, приводящая при жёсткой засухе к критической потере влаги, и как результат, к появлению краевого некроза тканей на молодых листьях. Зона некроза, в результате комплексного влияния обезвоживания и перегрева, может достигать 50-60 % от площади листа. Приспособлением *Aucuba japonica variegata* к засухе является выработка сезонных ритмов активного роста, дающих возможность использовать для вегетации на Южном берегу Крыма более благоприятные периоды года: апрель-май и сентябрь.

Полученные экспериментальные данные являются важной характеристикой декоративных, перспективных видов для озеленения Южного берега Крыма, Черноморского побережья Кавказа и могут быть эффективно использованы как для исследования растений, так и для коммерческого выращивания [515].

6.3 Критерии оценки параметров эколого-физиологического паспорта интродуцентов на примере *Nerium oleander*

Результаты исследований особенностей реакций растений на воздействие абиотических стрессоров, уровня экологической пластичности позволяют дифференцировать виды по их эколого-физиологическому потенциалу: особенностям ассимиляционной деятельности, водного режима, засухоустойчивости, теневыносливости. Все это необходимо учитывать при разработке экологического и физиологического паспорта вида (сорта) для определенных эколого-климатических (микроклиматических) условий выращивания, в условиях светокультуры и при интродукции.

С этой целью осуществлён подбор основных параметров и критериев их оценки для эколого-физиологической паспортизации древесных и кустарниковых видов растений на примере вечнозелёных интродуцентов Южного берега Крыма. В качестве объекта исследований был выбран олеандр обыкновенный (*Nerium oleander*).

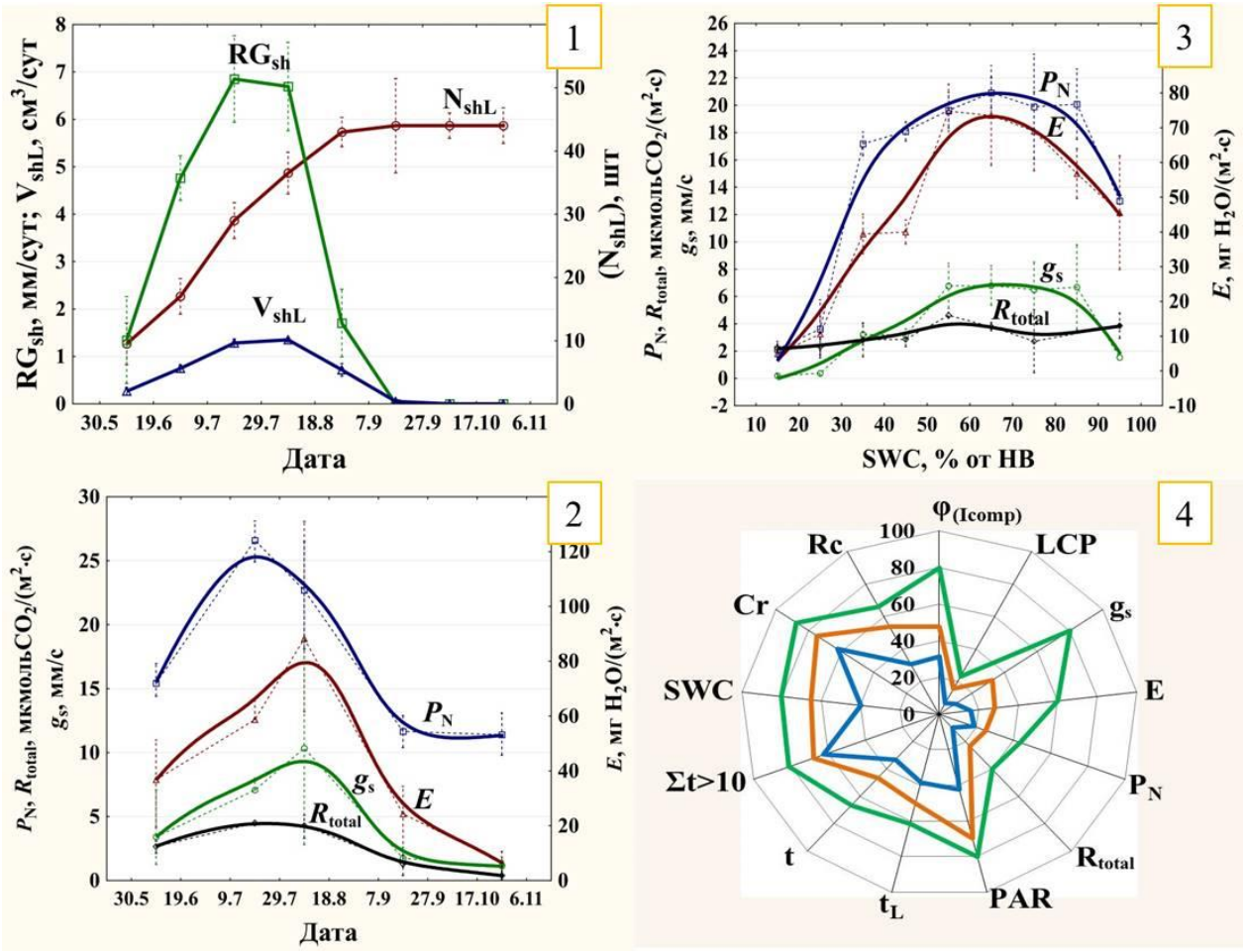
Nerium oleander – вечнозелёный вторично-древесинный кустарник из Средиземноморья, адаптировавшийся в процессе эволюции к кратковременному снижению температуры в минусовом диапазоне [558]. При отсутствии водного дефицита интенсивный рост побегов и молодых листьев в условиях культуры ЮБК начинается со второй половины июня и достигает максимума к середине июля. Максимальная скорость роста побегов и накопления фитомассы сохраняется до середины августа (Рисунок 6.11). В это же время наблюдается и максимальная фотосинтетическая активность (Рисунок 6.11.2). Во второй половине августа темпы роста побегов и листьев снижаются до полного прекращения к концу сентября. В октябре начинается одревеснение отросших побегов. Плоды созревают в октябре-ноябре. Отношение к влаге – ксеромезофит. Путь фотосинтеза – С3 [114]. Критическая отрицательная температура, при которой наступает летальное повреждение надземной части – –15°С [130, 558]. Значения LCP, g_s, P_N, R_{total}, PAR (Таблица 6.14) в условиях экологического оптимума свидетельствуют о высоком светолюбии вида и наличии у *Nerium oleander* мощного аппарата поглощения с высокой скоростью фотохимических реакций. Вместе с тем, величины угла наклона начального участка световой кривой ($\varphi_{(Icomp)}$) указывают на его способность эффективно использовать при фотосинтезе свет в области невысоких интенсивностей. Легко адаптируется к засушливым условиям и способен перенести длительные периоды засухи благодаря анатомо-морфологическим и физиологическим приспособлениям к резкому сокращению транспирации при водном дефиците [184, 476]. Одной из специфических адаптационных реакций к экстремальным условиям засухи является ускоренное старение листьев и частичная дефолиация (до 60-70 %), что приводит к утрате декоративности [184].

Для количественной оценки экологических предпочтений и толерантности *Nerium oleander* к стресс-факторам периода вегетации предполагалось, что наиболее объективным показателем реакции на условия внешней среды является CO_2-обмен

интактных листьев, оперативно отражающий реакцию растений на изменения условий внешней среды на всех стадиях онтогенеза и доступный для инструментального непрерывного измерения [79]. Считается, что максимальная величина скорости фотосинтеза генетически детерминирована [311]. Интенсивность факторов, обеспечивающих достижение максимума нетто-фотосинтеза интактных растений, можно рассматривать как экологический оптимум исследуемого генотипа [169]. При этом измеряемые параметры должны нести определенный физиологический смысл, связанный или с максимальной эффективностью процесса, или с его максимальной скоростью.

Задача заключалась в выборе наиболее оптимальных информативных экологических и физиологических показателей. Предполагалось, что полученные показатели дадут возможность интерпретировать их с позиции целостности организма как потенциальную эколого-физиологическую характеристику данного вида, что, в свою очередь, позволит сравнивать различные виды растений, произрастающих в сходных условиях по показателям, измеренным с использованием единой методики.

В результате анализа экспериментальных данных в многофакторных опытах определен комплекс внешних условий, обусловливающих наилучшее формирование растения на всех этапах развития. При этом оценена динамика основных показателей жизнедеятельности растений в период активной вегетации: ритмы роста и динамика нарастания фитомассы (Рисунок 6.11.1), динамика показателей фотосинтетической активности и водного обмена (Рисунок 6.11.2). В условиях нарастания водного дефицита выявлены особенности реакции фотосинтетического аппарата и водного режима на воздействие стресс-факторов засушливого периода (Рисунок 6.11.3). Определены наиболее значимые для оценки эффективности использования световой энергии кардинальные точки световой кривой, экологические оптимумы внешней среды, обеспечивающие максимум фотосинтетической активности (Рисунок 6.11.4).



1 – динамика нарастания фитомассы нормально развитого однолетнего побега в оптимальных условиях увлажнения периода активной вегетации: RG_{sh} (средняя скорость роста побега, мм/сут), N_{sh} (динамика увеличения числа листьев, шт.) и V_{shL} (средняя скорость прироста объема фитомассы листьев, $см^3$/сут);

2 – динамика показателей фотосинтетической активности и водного обмена в оптимальных условиях увлажнения периода активной вегетации: g_s (средняя величина устьичной проводимости, мм/с), P_N (средняя скорость нетто-фотосинтеза, мкмольCO_2/($м^2 \cdot с$)), R_{total} (средняя скорость темнового дыхания, мкмольCO_2/($м^2 \cdot с$)) и E (средняя интенсивность транспирации, мгH_2O/($м^2$ с));

3 – динамика показателей фотосинтетической активности и водного обмена в условиях нарастания дефицита почвенной влаги;

4 – положение оптимумов (минимальное (синий), максимальное (зеленый) значение и медиана (оранжевый)) для *Nerium oleander* на градиентах эколого-физиологических факторов.

Рисунок 6.11 – Эколого-физиологическая характеристика *Nerium oleander* в условиях Южного берега Крыма

В таблице 6.14 приведены реальные показатели значений эколого-физиологических факторов для *Nerium oleander* в условиях экологического оптимума.

Таблица 6.14 – Реальные показатели значений эколого-физиологических факторов для *Nerium oleander* в условиях экологического оптимума

Положение на градиентах факторов	Минимум	Медиана	Максимум
$\varphi_{(Icomp)}$ (квантовый выход фотосинтеза), мкмольCO_2/мкмоль квантов	0,04	0,06	0,10
LCP (световой компенсационный пункт), мкмоль/(м^2 · с)	10,0	23,3	35,0
g_s (максимальная устьичная проводимость), мм/с	2,1	6,5	16,1
E (максимальная транспирация), мгH_2O/(м^2 с)	40,1	70,4	150,2
P_N (максимальная скорость нетто–фотосинтеза), мкмольCO_2/(м^2 · с)	14,9	20,4	34,9
R_{total} (максимальная скорость суммарного дыхания), мкмольCO_2/(м^2 · с)	2,0	4,7	8,1
PAR (фотосинтетически активная радиация), мкмоль/(м^2 · с)	850	1400	1600
t_L (температура листа),°C	23	30	37
t (температура воздуха),°C	20	28	40
Σt>10 (суммы активных температур воздуха выше 10°C),°C	3500	3800	4500
SWC (влажность почвы), % от НВ	40	65	80
Cr (средняя месячная температура самого холодного месяца),°C	–1,1	6,0	13,1
Rc (кислотность почвы), pH почвы	5,5	7,0	7,8

Поскольку экологические и физиологические факторы имеют различную размерность, для их оценки используются фитоиндикационные шкалы, где все переменные выражены в сопоставимых единицах на градиентах факторов. Это достигается переводом реальных единиц в относительные, нормированные (от 0 до 100 %). Методика их построения основана на том принципе, что экологический оптимум, обеспечивающий достижение максимальной скорости процесса фотосинтеза и потенциальные максимумы физиологических характеристик для каждого вида флоры находятся в определенных диапазонах градиентов экологических и физиологических факторов, ограниченных максимальными и минимальными значениями, и благодаря этому могут рассматриваться как потенциальная эколого-физиологическая характеристика данного вида. Базовые шкалы оценки экофизиологических факторов (Рисунок 6.11.4) характеризуются следующими диапазонами:

– $\varphi_{(Icomp)}$ (квантовый выход фотосинтеза при интенсивности света (I_{comp}), когда суммарный CO_2-газообмен равен нулю) от 0 до 0,125 мкмольCO_2/мкмоль квантов [554];

– LCP (световой компенсационный пункт = I_{comp}) от 0 до 150 мкмоль квантов/(м^2 · с) [480];

– g_s (максимальная величина устьичной проводимости) от 0 до 20 мм/с;

– E (максимальная интенсивность транспирации) от 0 до 250 мгH_2O/(м^2 с);

– P_N (максимальная скорость нетто-фотосинтеза) от 0 до 80 мкмольCO_2/(м^2 · с) [509];

– R_{total} (максимальная скорость суммарного дыхания) от 0 до 20 мкмольCO_2/(м^2 · с) [579];

– PAR (или ФАР – фотосинтетически активная радиация при максимальной скорости фотосинтеза) от 0 до 2000 мкмоль/(м^2 · с);

– t_L (температура листа при максимальной скорости фотосинтеза) от 0 до +60 °С;

– t (температура воздуха при максимальной скорости фотосинтеза) от 0 до +60 °С;

– Σt>10 (суммы активных температур воздуха выше +10 °С характеризующие необходимую теплообеспеченность вегетации) от 200 до 5500°С;

– SWC (влажность почвы при максимальной скорости фотосинтеза) от 0 до 100% от наименьшей влагоемкости (НВ) почвы;

– Cr (криорежим или критическая средняя месячная температура самого холодного месяца года, характеризующая условия перезимовки) от –37 до +20 °С [69];

– Rc (кислотность почвы) pH от 3,5 до 10 [69].

Таким образом, на примере *Nerium oleander* подобраны основные параметры и их базовые шкалы для эколого-физиологической паспортизации древесно-кустарниковых интродуцентов и потенциальной оценки перспектив их использования. Физиологические: квантовый выход фотосинтеза ($\varphi_{(Icomp)}$), световой компенсационный пункт (LCP), максимальная устьичная проводимость (g_s), максимальная транспирация (E), максимальная скорость нетто-фотосинтеза (P_N), максимальная скорость суммарного дыхания (R_{total}). Зоны оптимума абиотических факторов: фотосинтетически активной радиации (PAR), температуры листа (t_L),

температуры воздуха (t), сумм активных температур воздуха выше +10°C (Σt>10), влажности почвы (SWC), криорежима (Cr) и кислотности почвы (Rc) [176].

Учёт требований размещения культивируемых сортов и видов растений в соответствии с особенностями их адаптивного потенциала позволит оптимизировать подбор культиваров для выращивания в определенных условиях среды с определенным режимом хозяйственного воздействия [191].

Количественная эколого-физиологическая характеристика вида (сорта) может найти применение в селекционной работе, интродукции растений, а также прогнозировании влияния изменения климата на границы ареалов распространения видов.

РАЗДЕЛ 7
ЭКОЛОГО-БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ОПТИМИЗАЦИИ, ИНТРОДУКЦИИ И СЕЛЕКЦИИ ЭФИРОМАСЛИЧНЫХ РАСТЕНИЙ В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА (НА ПРИМЕРЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА *THYMUS* L.)

На сегодняшний день высокопродуктивные виды и сорта представителей рода являются *Thymus* L. одними из основных перспективных эфиромасличных растений для Юга России. Однако успешное введение в культуру высокопродуктивных видов возможно лишь при познании экологии их развития и особенностей маслонакопления. Этому в значительной мере способствует использование перспективных методов оценки исходного материала и эффективных способов отбора высокопродуктивных генотипов, основанных на глубоком и всестороннем изучении продукционного процесса и факторов среды, определяющих уровень накопления эфирного масла [182, 201].

Данные по сезонной, онтогенетической и межгодовой изменчивости признаков (наступлению фаз вегетации, накоплению, физико-химическим показателям и составу эфирного масла) видов *Thymus* имеются в трудах ряда исследователей [19, 140, 141, 170–174, 181, 185, 276, 286, 395, 508]. Варьирования в изменении кислотного и эфирного чисел [18] – результат влияния сложного комплекса сочетаний экологических факторов.

Вопрос о влиянии экологических факторов на рост, развитие и накопление эфирных масел является предметом исследований многих авторов [41, 132, 171, 175, 185, 323, 337, 431, 439, 484, 531, 533, 580, 594]. Однако сведения о связи маслообразовательных процессов с абиотическими факторами весьма разрозненны, неполны и иногда противоречивы. Одни ученые [58] утверждают, что сухость климата следует рассматривать как один из основных экологических факторов, способствующих распространению эфирномасличных растений и накоплению в них эфирных масел. Другие исследователи [248] не подтверждают такого взгляда. Имеются разные точки зрения на соотношение количества и качества эфирного масла относительно влияния условий среды. Сухая солнечная погода с высокой

температурой, по сведениям В.Л. Затучного [96], способствует как усилению образования лавандового масла, так и накоплению в нем эфиров. Исследования других ученых [34, 248, 448] указывают, что на меньшее количество масла лаванды и большее эфиров содержится у растений, произрастающих на северных склонах и с поднятием в горы, т.е. при более низкой температуре, чем на южных склонах и небольших высотах. Противоречивы точки зрения о влиянии влаги и температурного режима на накопление эфирного масла у эфиромасличных культур. Так, по заключению А.А. Хотина [338, 339], у большинства эфироносов синтезу эфирных масел благоприятствует теплый сухой климат, а по Н.И. Шарапову и В.А. Смирнову [342] – климат влажный с умеренной температурой.

Количественные показатели зависимости накопления эфирного масла от экологических факторов по ряду эфирномасличных культур (роза эфирномасличная, лаванда, шалфей, мята, кориандр) в условиях Крыма были определены Н.Я. Иванченко [108], Л.П. Савчук [301]. Обобщая выводы о связи количества и качества эфирных масел с условиями погоды, Л.П. Савчук приходит к выводу, что ведущим фактором образования эфирного масла у лаванды, розы эфирномасличной, мяты и кориандра является температура воздуха, но оптимальные пределы ее у различных растений не одинаковы [301]. Влияние экологических факторов на хемотипическую дифференциацию представителей рода *Thymus* довольно широко освещено в литературе [411, 418, 430, 530]. Французские ученые [430] считают, что в природных популяциях *Thymus vulgaris* тот или иной набор синтезируемых вторичных компонентов обеспечивает популяции определенное селективное преимущество. Изменения температуры и освещения в течение дня также могут оказать влияние, как на выход, так и на состав эфирного масла [397, 411, 530].

В настоящее время для решения задач оценки влияния окружающей среды на физические и биохимические процессы, протекающие в растении, а также с целью эффективного отбора высокопродуктивных форм широко применяются методы вариационной статистики [11, 92, 220, 312]. В целях совершенствования селекции эфирномасличных культур В. Д. Работяговым была разработана модель продуктивности лаванды [287].

Учитывая перспективность и актуальность возделывания в южных регионах России новых высокопродуктивных эфиромасличных культур, были изучены хозяйственно-ценные признаки 10 видов *Thymus* L. Семенной материал был получен по делектусам, растения выращены в условиях интродукции на Южном берегу Крыма: *Th. mastichina* (Португалия); 3 экотипа *Th. vulgaris* из Италии, Германии и Швейцарии; *Th. striatus* (Италия); *Th. pulegioides* (Италия); *Th. richardii* Pers. Subsp. *nitidus* (Gass) (Чехия); *Th. comosus* (Румыния); *Th. nitens* (Франция); *Th. kotschyanus* Boiss. et Hoken. (Армения); *Th. serpyllum* L. (Швейцария); *Th. caucasicus* Willd. ex Ronn (Грузия) [173, 174].

Установлено, что в условиях культуры Южного берега Крыма растения тимьянов проходят полный цикл развития и представляют большой интерес как сырьевая база для эфиромасличного производства [172, 178]. Цветение в условиях культуры наступает на второй год. Массовое цветение раннецветущих видов наблюдается в первой декаде мая, поздноцветущих – в середине июня. Отклонения в сроках цветения у различных видов *Thymus* в значительной степени зависят от среднесуточных температур воздуха [160]. Суточный ритм распускания цветков всех видов *Thymus* независимо от исходного места произрастания, в условиях ЮБК имеет один максимум – в девять-десять часов утра [164, 178].

Для растений характерны два периода активного роста, которые на ЮБК приходятся на май и сентябрь. Весенний рост заканчивается формированием верхушечных соцветий на главных и боковых осях. Отплодоносившие соцветия отмирают. При отсутствии засушливого периода побеги замещения начинают удлиняться еще во время цветения материнской оси. Большая часть годичного прироста образуется весной [160, 173, 174, 179, 185, 288].

Для всех видов и хемотипов нами установлена общая закономерность изменения физико-химических показателей: повышение плотности и коэффициента рефракции, а также цветовой насыщенности эфирного масла в период от фазы бутонизации до созревания семян. В период массового цветения на Южном берегу Крыма в эфирном масле 10 видов *Thymus* было идентифицировано 28 компонентов [171, 174], выделены четыре его хемотипа: тимольный, линалоольный, карвакрольный и цинеольный. Изучение летучих соединений эфирного масла из

надземной массы цветочного сырья показало, что в условиях Южного берега Крыма в его состав входят терпеновые углеводороды (моно- и сесквитерпены) и их кислородосодержащие производные (спирты, кетоны, альдегиды, сложные эфиры), а также соединения ароматического ряда преимущественно фенольной природы. По компонентному составу эфирных масел виды были разделены на три группы:

1. тимол-карвакрольная, состоящая из двух хемотипов: тимольного с содержанием тимола 50 % и выше (*Th. vulgaris, Th. striatus, Th. pulegioides, Th. nitens, Th. richardii, Th. kotschyanus, Th. comosus, Th. serpyllum*) и карвакрольного, с количеством карвакрола более 55 % (*Th. caucasicus*);

2. линалоольная, с содержанием в эфирном масле до 80-90 % линалоола (*Th. vulgaris*);

3. цинеольная, с количеством 1,8-цинеола до 70-80 % (*Th. mastichina*).

Массовая доля эфирного масла в надземной части тимол-карвакрольной группы достигает 3,5-4,5 % на абсолютно сухую массу. Идентифицировано 19 компонентов. Кроме тимола и карвакрола в эфирном масле выделены α-пинен – до 9,9 %; линалоол – до 5,3 %; α-пинен – до 1,2 %; сабинен – до 2 %; борнеол – до 3,5 %; терпинен-4-ол – до 1,4 %; лимонен – до 0,5 %; *n*-цимол – до 22,0 %; γ-терпинен – до 14 % [178, 228].

Массовая доля эфирного масла в надземной части линалоольной группы достигает 2,5-3,5 % на абсолютно сухую массу. Идентифицировано 17 компонентов. Кроме линалоола в эфирном масле выделены тимол – до 16 %; линалилацетат – до 2,8 %; гераниол – до 2,8 %; γ-терпинен – до 1,1 % [174].

Массовая доля эфирного масла в надземной части цинеольной группы достигает 9-10 % на воздушно сухую массу. Идентифицировано 21 компонент. Кроме 1,8-цинеола в эфирном масле выделены α-терпинеол – 6,4 %, линалоол – до 3,6 %, α-пинен 1,8 %, сабинен – до 2,3 %, β-пинен – до 3,0 %, борнеол – 2,6 %, терпинен-4-ол – 1,4 %, мирцен – до 0,5%, лимонен – до 0,5 %, *n*-цимол – до 0,7 % [174, 289].

Изучение биохимических особенностей 10 видов рода *Thymus* L. в условиях Южного берега Крыма показало, что каждому виду свойственен синтез определенных летучих соединений, наследственно закрепленных и в целом характеризующих род [174].

По результатам исследований выделены шесть высокопродуктивных видов рода *Thymus* L., включающих восемь экотипов, представляющих большой интерес как эфиромасличные растения с высоким содержанием эфирного масла: *Th. vulgaris, Th. striatus, Th. pulegioides, Th. mastichina, Th. nitens, Th. comosus*. Определены объективные количественные показатели зависимости темпов их роста и развития, формирования урожая сырья и биосинтеза эфирного масла от факторов среды. Урожайность надземной массы у перспективных высокопродуктивных форм достигает 63-154 ц/га, а сбор эфирного масла – 46-96 ц/га [174, 182, 228].

7.1 Влияние абиотических факторов среды на урожайность

На примере *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* проведены исследования по выявлению критических периодов потребности растений во влаге, установлена доля влияния этих периодов на формирование урожая сырья.

Анализ данных за 15 лет по урожайности цветочного сырья *Th. vulgaris* и девяти гидротермическим факторам среды (Приложение Х, Таблицы Х.1–Х.2) в периоды весеннего и осеннего роста позволил установить, что при выращивании в условиях культуры на ЮБК, преобладающее влияние на величину прироста побегов тимьянов оказывают условия увлажнения, так как обеспеченность теплом в период вегетации вполне достаточная. В результате расчета множественной линейной пошаговой регрессии нами выделены два критических периода по потребности растений во влаге: июль-август (отрастание побегов второй генерации) и май (период интенсивного роста весной). Уравнение регрессии имеет вид:

$$Y = 0{,}35 + 0{,}007x_1 + 0{,}005x_2 , \qquad (7.1)$$

где Y – урожай цветочного сырья, кг/м^2;

x_1 – сумма осадков за июль и август, мм;

x_2 – сумма осадков за май, мм.

Вычисление фенотипической величины результирующего признака (Y) показало, что наибольшее влияние на урожай будущего года при совокупном взаимодействии факторов оказывают осадки за июль-август во время роста побегов второй генерации (43,9 %). На долю влияния осадков за май приходится 25,0 %. Суммарная величина воздействия осадков за эти месяцы составила 68,9 %, а удельный вес неучтенных факторов – 31,1 %. К последним можно отнести другие факторы среды, приемы агротехники и возраст растений [163].

Формирование основной массы цветочного сырья тимьянов происходит в весенний период, поэтому были более подробно рассмотрены лимитирующие факторы среды, влияющие на величину прироста побегов в этот период. В зависимости от продолжительности периода вегетации, средней температуры воздуха и суммарного испарения (водопотребления) проведена практическая оценка интенсивности роста *Th. vulgaris* и *Th. mastichina*. Кривая весеннего роста представителей рода *Thymus* L. может быть описана при помощи кумуляты. Точки перегиба кривой являются показателями того, что при данных значениях наступает переход от одного состояния признака к некоторому, хотя и сугубо смежному, но качественно несколько иному его состоянию [91]. Для статистической обработки были использованы: средний прирост побега за декаду, водопотребление и средняя температура воздуха за этот период, а также продолжительность от начала вегетации до даты измерения. Полученные результаты представлены в виде уравнения множественной регрессии, которое для *Th. vulgaris* имеет вид:

$$Y = 13{,}428 + 0{,}442x_1 + 0{,}454x_2 - 2{,}104x_3\ , \qquad (7.2)$$

для *Th. mastichina*:

$$Y = 10{,}354 + 0{,}302x_1 + 0{,}405x_2 - 0{,}549x_3, \qquad (7.3)$$

где Y – средний прирост побега за декаду, мм;

x_1 – продолжительность периода от начала вегетации до даты измерения, дни;

x_2 – водопотребление за декаду, мм;

x_3 – средняя температура воздуха за этот период, °С.

Вычисление фенотипической величины результативного признака показало, что при совокупном взаимодействии всех переменных интенсивность прироста *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* в наибольшей степени зависит от водопотребления растений в мае (35,7 и 26,5 %) и генотипа (36,3 и 19,7 %), представленного длительностью периода вегетации. Доля влияния только температуры воздуха составила 1,3-3,1 %, поскольку она не является лимитирующим фактором в условиях ЮБК. Следует отметить, что водопотребление культуры сочетает в себе влияние на прирост температуры воздуха и наличие влаги в почве. Чем лучше обеспечены растения теплом и влагой в пределах оптимальных значений, тем больше водопотребление и прирост. Наибольшая величина прироста была отмечена, когда водопотребление достигало максимальных значений (до 74 мм за декаду).

Полученные модели имеют большое теоретическое и практическое значение. Они наглядно показывают влияние биологических особенностей растения и лимитирующих факторов среды (влажности почвы, суммы осадков и температуры воздуха) в периоды закладки и формирования цветочного сырья эфиромасличных растений. Применение уравнений регрессии дает возможность более надежно оценить эффективность различных агротехнических приемов возделывания. Для получения стабильно высоких урожаев цветочного сырья культуры чабреца, в мае, а также в июле-августе, при отсутствии значительных осадков (более 10 мм) необходимо проводить вегетационные поливы нормой, обеспечивающей увлажнение почвы не ниже 70-80 % от НВ [163].

7.2 Роль эколого-климатических факторов в изменениях массовой доли эфирного масла

7.2.1 Моделирование реакции представителей рода *Thymus* L. на экологические условия

Литературные данные свидетельствуют о том, что для рода *Thymus* L. характерен значительный внутривидовой и межсортовой полиморфизм как по морфологическим признакам, так и по массовой доле эфирного масла и его

компонентному составу, который является основой при определении хемотипов [19, 165, 430, 500, 511, 532]. Генетические, физиологические, экологические факторы, а также условия обработки могут играть важную роль [179, 201, 397, 411, 418, 439, 530, 531, 533].

Накопление эфирного масла растениями зависит от суммы целого ряда факторов, и контролируется как внутренними (генотипическими) особенностями, свойственными для конкретного вида, так и внешними (природно-климатическими, географическими и экологическими) условиями. В связи с постоянной изменчивостью факторов окружающей среды в пространстве и во времени, между видами и окружающей средой постоянно происходит взаимодействие [28]. Величина признака (фенотипа) у живого организма зависит от двух факторов: наследственного, обусловленного генотипом, и ненаследственного, обусловленного средой. Количественные признаки (продуктивность), представляющие наибольший практический интерес, особенно подвержены модификационной изменчивости.

Количественный признак фенотипа устанавливают путём измерения. Его можно выразить формулой С. Бороевича [28]

$$F = G + E\,, \tag{7.4}$$

где F – фенотип;

G – генотип;

E – влияние экологических факторов.

Отдельные виды объективно различаются по фенотипической ценности. Эти различия обусловлены наличием генетических различий между данными видами, влиянием факторов среды и взаимодействием между генотипом и факторами среды [28].

В связи с этим для комплексной оценки фенотипа привлекаются математические методы, позволяющие учитывать сложные связи между признаками [312]. Такой подход отразится, прежде всего, на модели (7.4). Формула С. Бороевича [28] была модифицирована нами для решения задач по культуре тимьяна. Так, если учесть влияние на генотип, вызванное складывающимися погодными условиями года выращивания, фазой развития, взаимодействием год – генотип, повторностью и

ошибкой, то величина любого изучаемого признака у i-го генотипа (вида), будет отвечать модели:

X =	V + m + f + Vf	+ g	+ Vg + fg + Vfg	+ e	(7.5)
	Генетический эффект	Эффект экологического фактора	Взаимодействие «Вид – среда»	Эффект случайных величин	

где X – изучаемый признак у генотипа;

V – эффект вида;

m – эффект повторностей;

f – эффект фазы развития;

g – эффект сезона года;

Vg – взаимодействие вид – сезон года;

fg – взаимодействие фаза развития – сезон года;

Vfg – взаимодействие вид – фаза развития – сезон года;

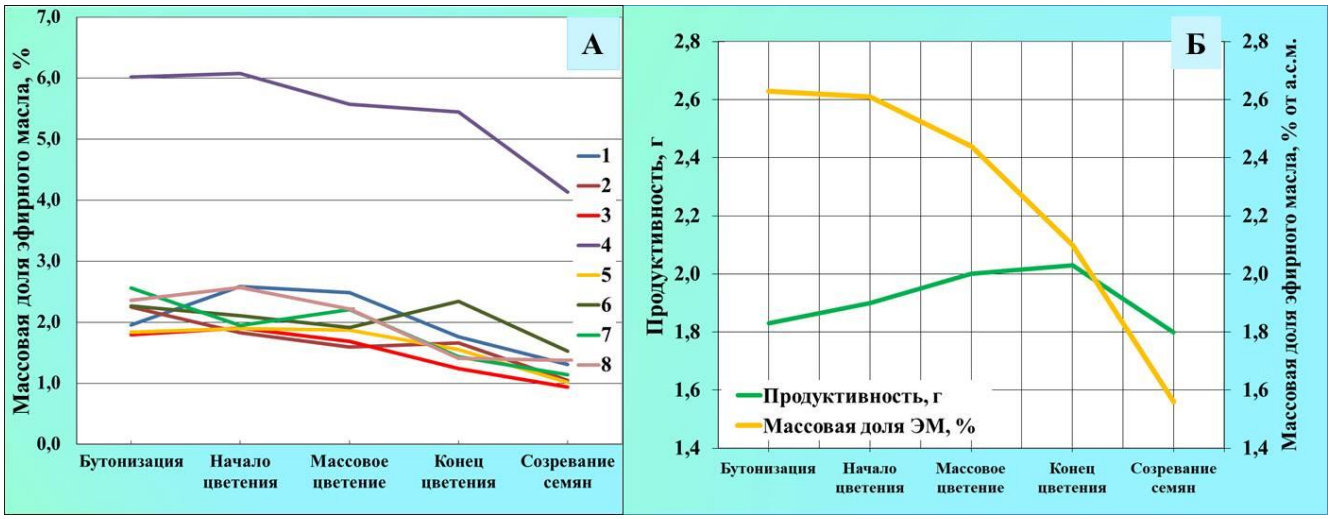
e – эффект случайных (неопределенных) факторов среды.

Поскольку варианты статистически независимы, подчиняются законам нормального распределения и связаны между собой линейными статистическими связями, данные испытаний были обработаны методом трёхфакторного дисперсионного анализа.

Сравнительное изучение шести видов, включающих восемь высокопродуктивных экотипов чабреца (*Th. vulgaris, Th. striarus, Th pulegioides, Th. mastichina, Th. nitens, Th. comosus*) по массовой доле эфирного масла и продуктивности в основные фазы развития (бутонизации, начала, массового и конца цветения, созревания семян) в течение трёх лет (1995-1997 гг.) показало, что на массовую долю эфирного масла изучаемой генеральной совокупности (видов) существенно влияет генетический потенциал.

Графические отображения результатов анализа наглядно показывают, что взаимодействие между фазами развития и массовой долей эфирного масла было

достоверным. У всех изученных видов в течение вегетации наблюдалось повышенное содержание эфирного масла в периоды бутонизации и начала цветения и снижение его во время созревания семян (Рисунок 7.1).



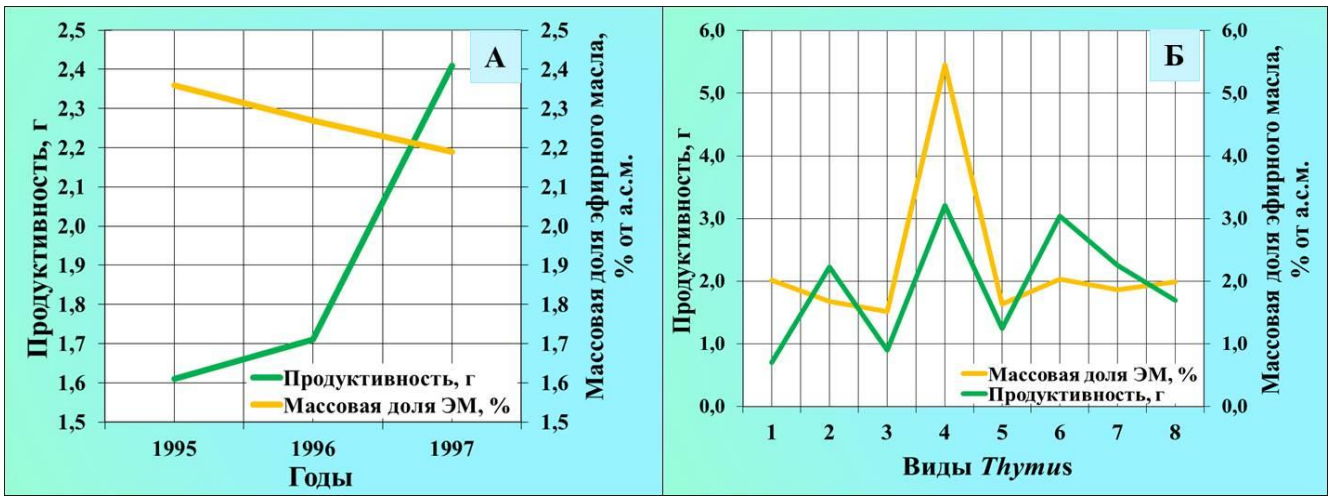
Исследованные виды *Thymus*: 1 – *Th. vulgaris* (Италия); 2 – *Th. vulgaris* (Германия); 3 – *Th. vulgaris* (Швейцария); 4 – *Th. mastichina*; 5 – *Th. nitens*; 6 – *Th. striatus*; 7 – *Th. pulegioides*; 8 – *Th. comosus*

Рисунок 7.1 – Особенности биосинтеза эфирного масла у представителей рода *Thymus* L. в период активной вегетации: индивидуальные (А) и осредненные (Б) для исследованных видов

Анализ влияния условий сезона года на массовую долю эфирного масла показал, что более благоприятным оказался 1995 год, когда средний выход масла у исследуемых видов был наибольшим (Рисунок 7.2.А). Однако не у всех видов максимальное содержание эфирного масла наблюдалось в 1995 году – у *Th. mastichina* и *Th. comosus* в 1997 году массовая доля эфирного масла была значительно выше, чем в 1995 году, что указывает на достоверность взаимодействия между видом, годом и фазой развития.

Результаты дисперсионного анализа (Таблица 7.1) показали, что варианса вида количественно больше, чем все другие варианты, что характерно и для F-теста. Это свидетельствует о достоверных различиях по массовой доле эфирного масла между большинством исследуемых видов. Наибольший генетический потенциал массовой

доли эфирного масла обнаружен у *Th. mastichina* затем у *Th. striatus*, *Th. comosus*, наименьший – у *Th. vulgaris* из Швейцарии (Рисунок 7.2.Б).



Виды *Thymus*: 1 – *Th. vulgaris* (Италия); 2 – *Th. vulgaris* (Германия); 3 – *Th. vulgaris* (Швейцария); 4 – *Th. mastichina*; 5 – *Th. nitens*; 6 – *Th. striatus*; 7 – *Th. pulegioides*; 8 – *Th. comosus.*

Рисунок 7.2 – Влияние условий года (А) и особенностей вида (Б) на продуктивность и массовую долю эфирного масла *Thymus*

Таблица 7.1 – Влияние генетических и фенотипических признаков на биосинтез эфирного масла *Thymus*

Источник изменчивости	Степень свободы	Средний квадрат (варианса)	F-тест	Компоненты вариансы	
				Дисперсия (σ^2)	Удельный вес, %
Повторности (R)	1	–	–	–	–
Годы (G)	2	0,571	25,400	0,000	0,0
Фазы (F)	4	9,618	427,977	0,161	7,4
Виды (V)	7	50,374	2241,561	1,573	71,8
G-F	8	0,971	43,194	0,031	1,4
V-G	14	2,273	101,152	0,180	8,2
V-F	28	0,449	19,999	0,000	0,0
V-G-F	56	0,468	20,836	0,223	10,2
Ошибка (E)	120	0,022	–	0,022	1,0
Всего	240	–	–	2,190	100,0

Расчет ценности компонентов вариансы показал, что от общей изменчивости признака (массовой доли эфирного масла) на долю чисто генетической изменчивости

(генетические различия между видами чабреца) приходится 79,2 %, на взаимодействие видов с факторами среды – 19,8 %.

По результатам дисперсионного анализа выявлены четыре вида, обладающие наибольшим генетическим потенциалом массовой доли эфирного масла – *Th. mastichina, Th. striatus, Th. comosus* и *Th. vulgaris*. Однако, при проведении селекционных работ, как правило, главным критерием отбора является продуктивность растения, поскольку она включает все признаки, составляющие основной. Формулу продуктивности для эфиромасличных растений можно представить в виде:

$$P = m \cdot Y , \qquad (7.6)$$

где P – продуктивность или количество эфирного масла с одного растения, г;

m – средняя масса цветочного сырья с одного куста, г;

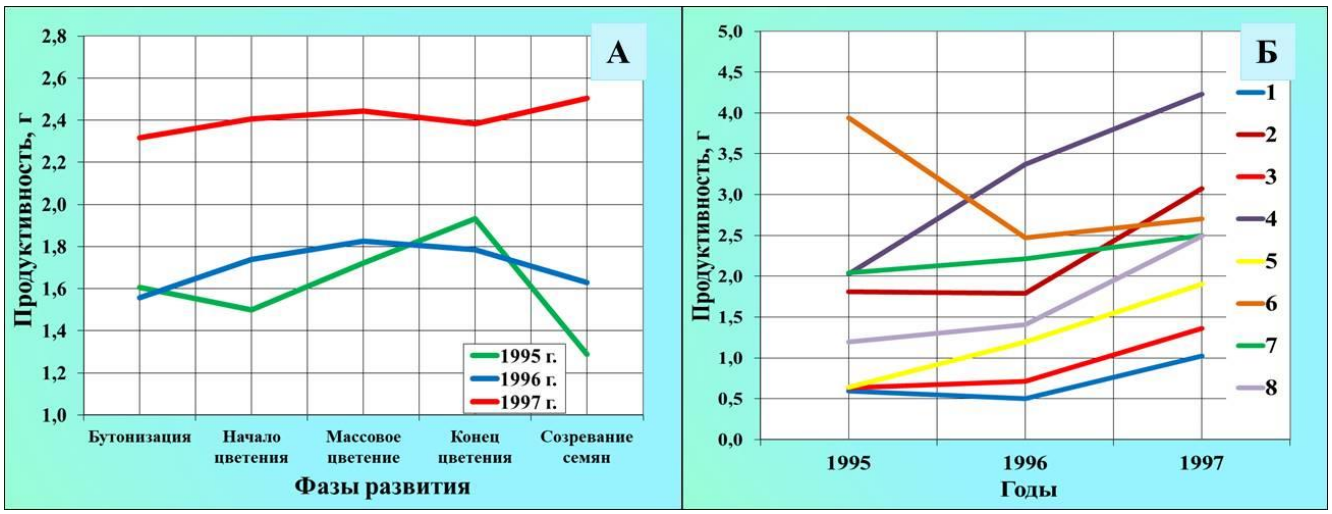
Y – массовая доля эфирного масла, в % от сырой массы.

Расчет взаимосвязи динамики продуктивности растений *Thymus* от фазы развития и экологических факторов с помощью дисперсионного анализа позволил установить, что пик продуктивности растений наблюдается в фазах массового и конца цветения. В период созревания семян продуктивность падает (Рисунок 7.3.А).

Результаты дисперсионного анализа продуктивности восьми экотипов *Thymus* показали, что генетические различия между видами по продуктивности проявляются слабее, чем по массовой доле эфирного масла. Тем не менее, изменчивость продуктивности чабреца в большей степени обусловлена генотипом (52,9 %). На долю влияния взаимодействия видов с факторами окружающей среды приходится 32,7 % (Таблица 7.2). Высокой продуктивностью в течение всех трех лет отличались четыре исследуемых вида – *Th. vulgaris* (Германия), *Th. mastichina, Th. striatus* и *Th. pulegioides* (Рисунок 7.3.Б).

Таким образом, исследованиями установлено, что массовая доля эфирного масла видов *Thymus* в наибольшей мере обусловлена генотипом (79,2 %), в том числе доля влияния фазы развития на синтез эфирного масла составляет 7,4 %. В течение вегетации от фазы бутонизации к созреванию семян синтез эфирного масла

снижается. На продуктивность чабреца влияют как генотип (52,9 %), так и факторы среды (32,7 %). Наибольшая продуктивность растений у большинства видов *Thymus* наблюдается в фазах массовое и конец цветения, поэтому сбор цветочного сырья целесообразнее проводить во время массового цветения, когда продуктивность приближается к оптимальной [181].



Виды *Thymus*: 1 – *Th. vulgaris* (Италия); 2 – *Th. vulgaris* (Германия); 3 – *Th. vulgaris* (Швейцария); 4 – *Th. mastichina*; 5 – *Th. nitens*; 6 – *Th. striatus*; 7 – *Th. pulegioides*; 8 – *Th. comosus*

Рисунок 7.3 – Закономерность изменчивости продуктивности *Thymus* от фазы развития и погодных условий года: среднее по 8 экотипам (А) и по каждому отдельно (Б)

Таблица 7.2 – Влияние генетических и фенотипических признаков на продуктивность *Thymus*

Источник изменчивости	Степень свободы	Средний квадрат (варианса)	F-тест	Компоненты вариансы	
				Дисперсия (σ^2)	Удельный вес, %
Год (G)	2	16,838	420,212	0,163	11,6
Фаза (F)	4	0,677	16,904	0,000	0,0
Вид (V)	7	25,927	647,028	0,729	51,6
G-F	8	0,341	8,515	0,000	0,0
V-G	14	3,101	77,398	0,268	19,0
V-F	28	0,532	13,272	0,018	1,3
V-G-F	56	0,427	10,650	0,193	13,7
Ошибка (E)	120	0,040	–	0,040	2,8
Всего	240	–	–	1,411	100,0

Комплексная оценка фенотипов представителей рода *Thymus* с помощью дисперсионного анализа подтвердила перспективность для селекции и введения в культуру в Крыму, Краснодарском крае, Дагестане *Th. mastichina, Th. striatus, Th. pulegioides* и *Th. vulgaris* (Германия).

Из выделенных видов рода *Thymus* L. в последние годы выведены три новых высокопродуктивных сорта: сорт *Th. mastichina* «Светлячок» (для возделывания в условиях ЮБК), *Th. vulgaris* – «Ялос» и *Th. striatus* – «Юбилейный» (для возделывания в Крыму, Краснодарском крае, Дагестане) [174, 228, 329].

7.2.2 Влияние абиотических факторов на биосинтез эфирного масла в период активной вегетации

Установлено, что содержание эфирного масла у представителей рода *Thymus* подвержено значительным колебаниям в зависимости от биологических особенностей (генотипа) растения и экологических факторов. Нами определены количественные показатели зависимости массовой доли эфирного масла от гидротермических условий [174, 181]. Установлен экологический оптимум биосинтеза эфирного масла для видов с тимольным хемотипом *Th. vulgaris* и *Th. pulegioides*: температура воздуха – +16…+18 °С (максимум – +17 °С), относительная влажность воздуха около 70 %, сумма осадков не превышающая 5 мм в период цветения. Экологический оптимум для накопления эфирного масла цинеольного хемотипа у *Th. mastichina*: температура воздуха +17…+19 °С (максимум – +18 °С) при относительной влажности воздуха около 55 % и не более 10 мм осадков в период цветения. Снижение температуры воздуха и увеличение осадков относительно указанных пределов приводит к снижению эфиромасличности растений. Значения среднесуточной температуры воздуха выше +22…+24 °С также оказывают отрицательное воздействие на накопление эфирного масла. Самое низкое содержание эфирного масла наблюдается при среднесуточных температурах воздуха выше +23…+24 °С в сочетании с сильными осадками более 15-20 мм. Существенные потери эфирного масла происходят как при дождях, особенно с ветром, так и при суховеях. При совокупном воздействии всех факториальных признаков,

оказывающих влияние на накопление эфирного масла, на долю температуры воздуха и количества осадков приходится у *Th. pulegioides* – 49 %, *Th. vulgaris* – 68 %, *Th. mastichina* – 71 %, в связи с этим, сбор сырья необходимо проводить с учетом погодных условий.

Железистые структуры *Thymus* локализованы в эпидермальной ткани и эфирное масло легко испаряется в атмосферу [174]. Значительную роль в накоплении эфирного масла и варьировании его состава играют условия роста и развития растений, определяемые индивидуальной изменчивостью. Их значимость обусловлена онтогенетическим развитием растительного организма, зависимостью онтогенетических процессов от климатических и других условий окружающей среды, которые существенно различаются в разных временных промежутках (сутки, сезон, год) [222]. Довольно большое значение имеет время сбора урожая, поскольку под воздействием суточных и сезонных колебаний эфирные масла подвержены значительным изменениям [222, 374, 403, 495, 568, 591]. В качестве основных причин изменчивости биосинтеза эфирных масел в течение суток ряд авторов указывает изменения активности опыления насекомыми [413], температуры и влажности [541], освещения [405], онтогенеза самой фазы цветения [549], испарения [541], общих метеорологических факторов за день [556], а также общего физиологического состояния растений [454, 543]. Исследований по изменчивости массовой доли эфирного масла в течение суток, в сравнении с довольно значительным количеством публикаций по компонентному составу эфирного масла различных видов *Thymus*, по-прежнему мало.

Нами установлено, что даже при сборе урожая цветочного сырья в сухую солнечную погоду у представителей рода *Thymus* суточные (в интервале от 7 до 17 ч) колебания массовой доли эфирного масла тимольного и линалоольного хемотипов (*Th. vulgaris, Th. pulegioides)* достигают от 14,9 до 27,4 %, цинеольного (*Th. mastichina*) – до 13,1 % (Приложение Ц.1) [198]. Исследование суточной динамики массовой доли эфирного масла показало, что его биосинтез увеличивается в утренние часы и достигает максимальных значений к 9 часам. Резко снижается содержание эфирного масла в 11 часов, что в условиях ЮБК предположительно связано с массовым раскрытием цветков в это время. В дальнейшем происходит

постепенный рост, массовая доля эфирного масла к 17 часам приближается к показателям 9 часов, что связано с суточным ходом температуры воздуха. Снижение температуры в предвечерние часы способствует уменьшению испарения из сырья летучих компонентов и сокращению потерь эфирного масла [174]. Полученные нами данные согласуются с результатами исследований по суточной динамике массовой доли эфирного масла у *Th. mastichina* в условиях Португалии [171, 495].

По результатам проверки достоверности гипотезы о влиянии времени сбора сырья на содержание эфирного масла у представителей рода *Thymus* с помощью двухфакторного дисперсионного анализа, несмотря на определенную тенденцию в суточном ходе, статистически значимого влияния времени сбора не обнаружено (Таблица 7.3). Установлено, что на колебания массовой доли эфирного масла решающее значение имеют генотипические особенности ($p < 0,0001$) [174] реакции организма на изменения условий обитания [174, 198].

Таблица 7.3 – Влияние времени суток на массовую долю эфирного масла у некоторых представителей рода *Thymus* на Южном берегу Крыма

Источник изменчивости	Сумма квадратов	Степени свободы	Средний квадрат (оценка дисперсии)	F – отношение	Уровень Значимости (p)
Время суток, ч	0,3080	5	0,0616	0,291	0,9161
Вид *Thymus*	204,1631	4	51,0408	241,211	< 0,0001
Время суток – Вид *Thymus*	2,8759	20	0,1438	0,680	0,8301
Ошибка	12,6961	60	0,2116	–	–

Полученные результаты указывают на значительное варьирование массовой доли эфирного масла в течение суток от экологических факторов среды. Многие авторы связывают биосинтез эфирного масла с влажностью воздуха, температурой, и интенсивностью солнечной радиации [181, 198, 222, 403, 405, 511, 541]. Суточная динамика данных факторов во время проведения исследований изображена на рисунках 7.4 и 7.5.

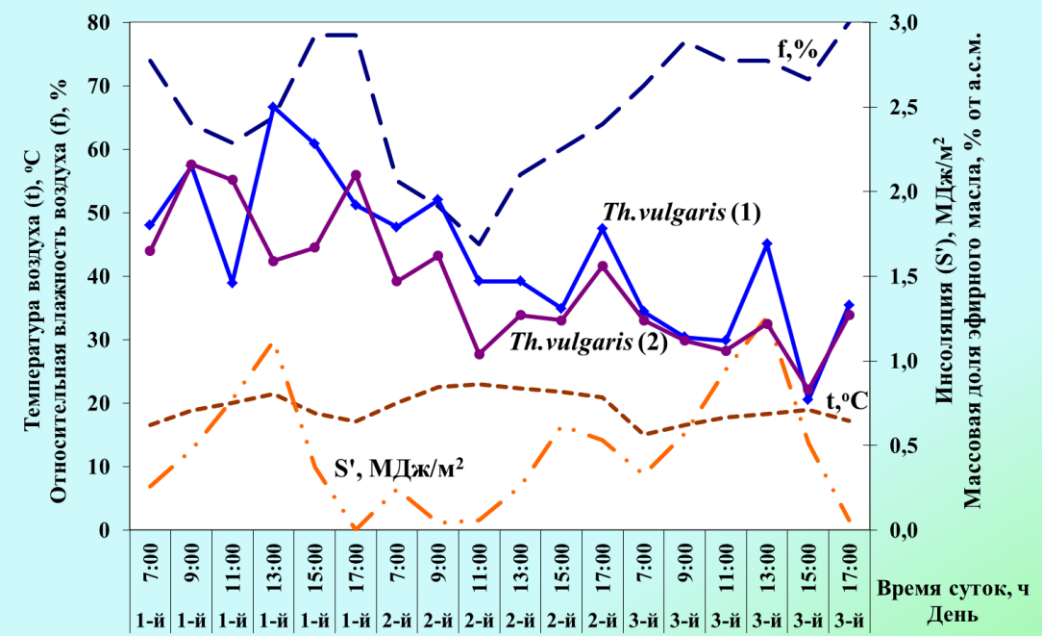


Рисунок 7.4 – Суточная динамика массовой доли эфирного масла у *Th.vulgaris*, инсоляции, температуры и влажности воздуха

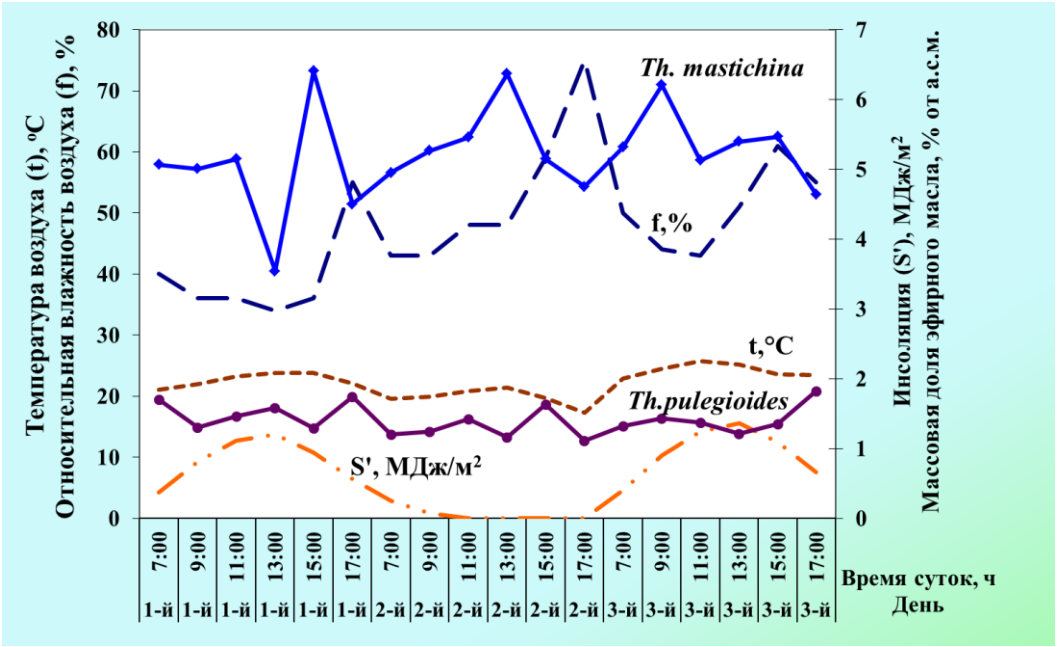


Рисунок 7.5 – Суточная динамика массовой доли эфирного масла у *Th. mastichina*, *Th. pulegioides*, инсоляции, температуры и влажности воздуха

Методом корреляционного анализа проанализировано влияние 17 экологических факторов среды (Приложение Ц.2) на биосинтез эфирного масла у *Th. pulegioides*, *Th. vulgaris*, и *Th. mastichina*. Для выявления прямой связи между массовой долей эфирного масла и отдельными экологическими факторами, абсолютные числа

коэффициентов корреляции были разбиты на 5 категорий: не влияет (0-0,2); слабый эффект (0,2-0,4); средний эффект (0,4-0,6); высокий эффект (0,6-0,8) и очень высокий эффект (0,8-1,0) (Приложение Ц.2). Установлен высокий эффект воздействия на суточные колебания массовой доли эфирного масла у *Th. vulgaris* всех факторных признаков (r = от –0,75 до –0,82), фазы развития (r = от –0,63 до –0,65) и запасов продуктивной влаги в почве (r = от 0,72 до 0,76). Отрицательные коэффициенты корреляции с фазой развития указывают на снижения синтеза эфирного масла во второй половине цветения. Выявлена средняя корреляционная зависимость с величиной рассеянной солнечной радиации. Влияние остальных факторов было статистически незначимым.

Методом построения уравнений множественной регрессии с применением пошаговой регрессии, исключающей незначимые признаки, из 17 факторных признаков для *Th. vulgaris* и *Th. pulegioides* установлена достоверная связь результативного параметра «массовой доли эфирного масла» с комплексом из трех факторных признаков: «запасы продуктивной влаги в слое почвы 0-50 см» – 34,5-38,5 %, «температура воздуха» – 11,8 % и «относительная влажность воздуха» – 4,5 %. Доля влияния комплекса факторных признаков составила 39,0-50,3 %, доля неучтенных факторов и особенностей, свойственных определенному генотипу – 61,0-49,7 % (Приложение Ц.3). Отрицательное значение коэффициента регрессии при температуре подтверждает, что биосинтез эфирного масла *Th. vulgaris* с повышением температуры воздуха выше +20…+22 °С снижается. Ни с одним из 17 факторных признаков не выявлена достоверная связь суточной динамики эфирного масла *Th. mastichina*. Коэффициенты уравнений регрессии и парной корреляции показывают, что особенности любого вида *Thymus* определяются его экологическими потребностями и устойчивостью, имеют связь с экологическими характеристиками [174], и эти связи отличаются для каждого вида [174, 198].

Полученные данные способствуют более глубокому пониманию физиологических и биологических особенностей биосинтеза эфирного масла представителями рода *Thymus*, что является важной предпосылкой для успешной работы с этим растением [174]. В зависимости от определенных погодных условий,

учёт суточной изменчивости массовой доли эфирного масла может быть использован для определения оптимального времени сбора урожая [174].

7.3 Закономерности изменения компонентного состава эфирного масла

В составе эфирных масел у исследованных видов *Thymus* нами обнаружено наличие «подвижных» [156] или значительно варьирующих в течение вегетации компонентов эфирных масел (*n*-цимол, γ-терпинен, тимол и карвакрол) и компонентов с относительно постоянной концентрацией (сабинен, терпинен-4-ол, камфора). Основные компоненты характерны для представленных в исследовании хемотипов эфирных масел, однако в период вегетации в зависимости от погодных условий года и особенностей вида происходит сдвиг их концентраций относительно друг друга [174].

Установлено, что для тимольного хемотипа *Th. vulgaris* количество *n*-цимола варьирует от 0 до 28 %, γ-терпинена – от 0 до 14 %, тимола от – 41 до 80 %. Содержание *n*-цимола в эфирном масле *Th. striatus* колеблется от 0 до 31 %, γ-терпинена – от 0 до 17 %, тимола – от 29 до 74 %. В эфирном масле *Th. pulegioides* концентрация *n*-цимола может меняться от 1 до 36 %, γ-терпинена – от 1 до 18 %, тимола – от 36 до 73 %. Количество карвакрола у этих видов изменяется в пределах от 1 до 10 %. Наличие «подвижных» компонентов предположительно связано с осуществлением окислительно-восстановительных процессов, либо их родством (с точки зрения биосинтеза), либо какими-то другими причинами, которые при данной постановке опыта учесть невозможно. Для видов с тимольным хемотипом эфирного масла также выделен комплекс компонентов с относительно стабильной концентрацией, не чувствительных к изменению абиотических факторов среды. Их массовая доля в эфирном масле, как правило, не превышает 1-2 % (α-пинен, камфен, сабинен, мирцен, β-пинен, α-терпинен, α-терпинеол, терпинен-4-ол).

Известно, что генотип и условия окружающей среды влияют на урожай и качество эфирного масла. У тимьянов обнаружена связь между хемотипическим, половым полиморфизмом и окружающей средой [430]. Эта связь является одной из

причин сложности определения оптимального периода для сбора урожая сырья *Thymus* с максимальным количеством и наилучшим качеством эфирного масла без предварительного отбора.

Учитывая актуальность проблемы, нами изучена динамика биосинтеза основных терпеноидов и соединений ароматического ряда у перспективных для введения в культуру *Th. vulgaris* (тимольного и линалоольного хемотипов), *Th. striatus, Th. pulegioides* и *Th. mastichina* в период вегетации, а также осуществлен поиск взаимосвязей между основными компонентами их масел. Знание степени и закономерностей изменений этих процессов имеет большое значение для направленного отбора исходных форм в селекционной работе. Кроме того, представление о реальных сезонных изменениях в составе эфирного масла позволяет получить коммерческим производителям информацию об оптимальном периоде сбора урожая лекарственного сырья, основанную на промышленных требованиях.

7.3.1 Динамика накопления основных компонентов эфирного масла тимольного хемотипа

В динамике накопления основных компонентов эфирного масла *Th. vulgaris, Th. striatus* и *Th. pulegioides* – тимола, *n*-цимола, γ-терпинена и карвакрола выявлены как характерные для всех видов изменения, так и особенности присущие только данному виду.

В условиях ЮБК максимальный биосинтез *n*-цимола (до 25-28 %) в эфирном масле *Th. vulgaris* происходит в вегетативные фазы, в конце цветения и при созревании семян, минимальный – в начале цветения. Наибольшая концентрация γ-терпинена была выявлена в вегетативные фазы развития и в период бутонизации (до 10-14 %), наименьшая – в первой половине цветения. Биосинтез карвакрола в течение вегетации сохраняет относительную стабильность с изменениями не более 2-3 %. Концентрация тимола в эфирном масле достигает максимума в период от начала цветения до массового цветения, минимума – во время созревания семян и в вегетативные фазы развития (Рисунок 7.6).

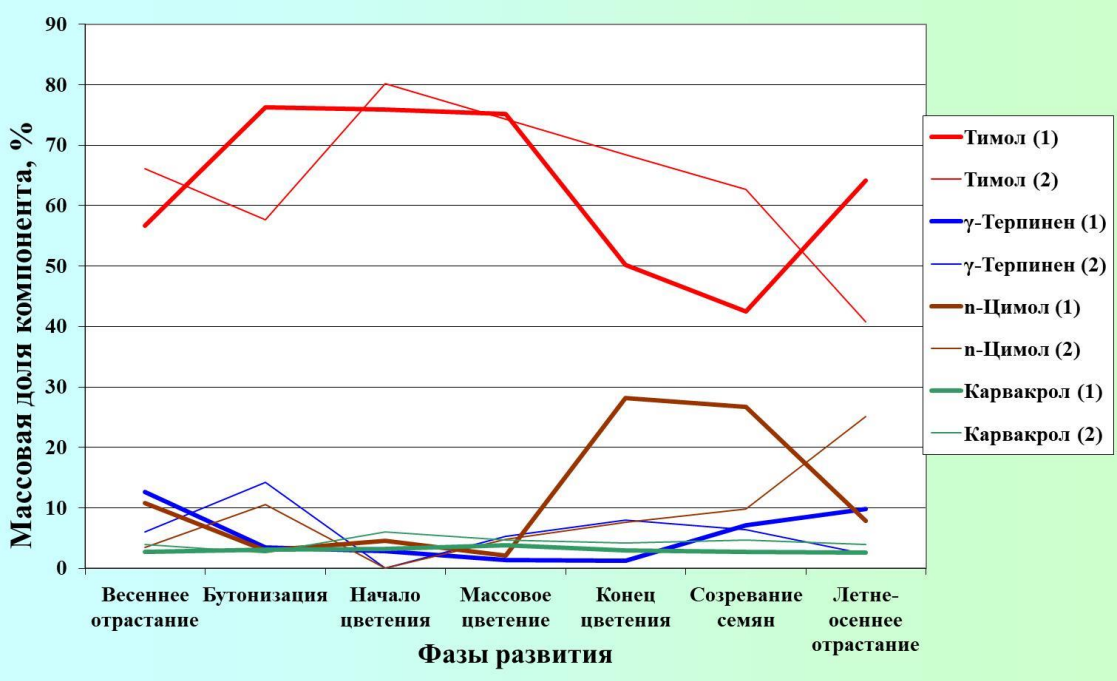


Рисунок 7.6 – Динамика накопления основных компонентов эфирного масла *Th. vulgaris* (тимольный хемотип) по фазам развития

Максимальное содержание *n*-цимола в эфирном масле *Th. striatus* наблюдается при созревании семян и в период летне-осеннего отрастания побегов и может достигать 31 %, минимальное – в начале цветения. Максимальный биосинтез γ-терпинена (до 10-17 %) происходит в периоды бутонизации и созревания семян, минимальный – при летне-осеннем отрастании. Максимальное накопление тимола в эфирном масле происходит в первой половине цветения (до 64-74 %), минимальное – в период летне-осеннего отрастания (29-30 %). Синтез карвакрола может достигать 10 % в конце цветения и снижаться до 3 % в вегетативные фазы развития (Рисунок 7.7).

В эфирном масле надземной части растений *Th. pulegioides* происходит увеличение синтеза *n*-цимола в вегетативные фазы развития, в конце цветения и при плодоношении (до 13-36 %) и снижение – в первой половине цветения. Максимальный синтез γ-терпинена (до 17-18 %) наблюдается при весеннем отрастании побегов и в фазе бутонизации, минимальный – во время цветения и плодоношения. Концентрация доминирующего компонента эфирного масла тимола достигает максимума в первой половине цветения и снижается к минимуму в фазу

плодоношения и летнего отрастания побегов. Массовая доля карвакрола в течение вегетации характеризуется относительной стабильностью (Рисунок 7.8).

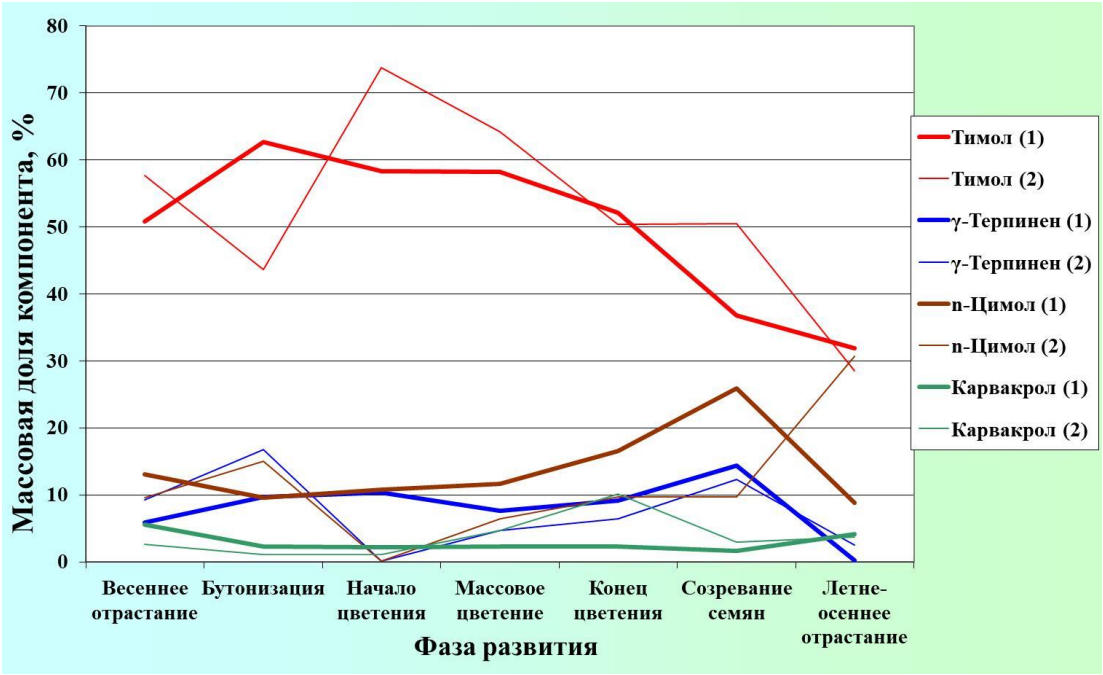


Рисунок 7.7 – Динамика накопления основных компонентов эфирного масла *Th. striatus* по фазам развития

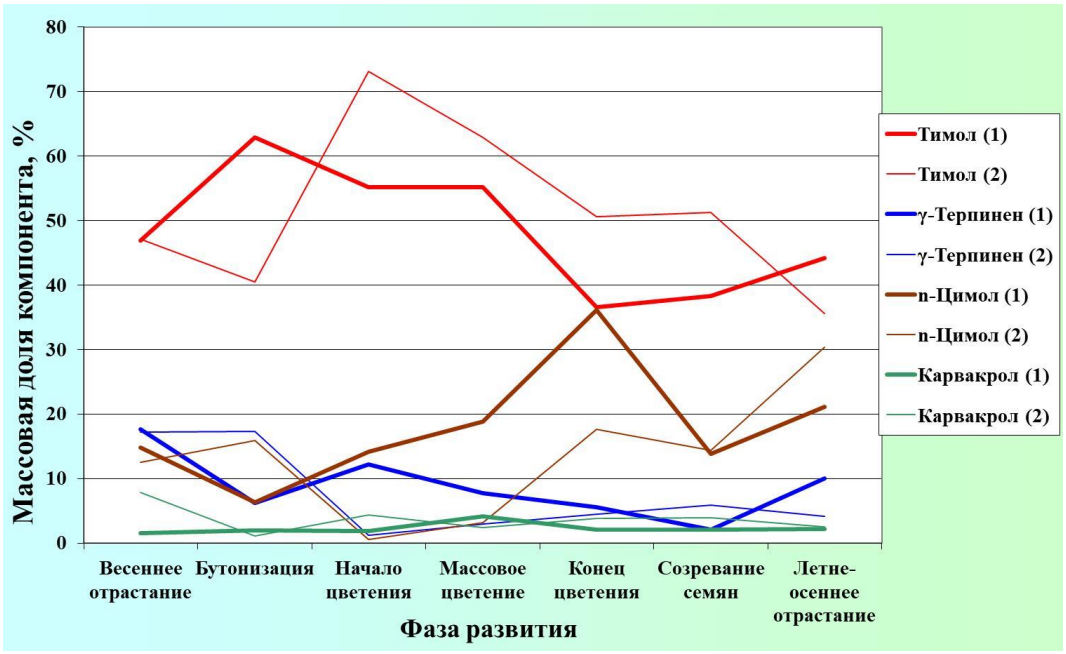


Рисунок 7.8 – Динамика накопления основных компонентов эфирного масла *Th. pulegioides* по фазам развития

Таким образом, выявлены особенности динамики основных компонентов тимольного хемотипа эфирного масла в надземной части сырья у перспективных для введения в культуру в Крыму, Краснодарском крае, Дагестане видов рода *Thymus*: *Th. vulgaris*, *Th. striatus* и *Th. pulegioides*. Установлено, что в процессе развития растений у представителей рода *Thymus* в результате совокупного влияния эколого-генетических факторов соотношение основных компонентов в составе эфирного масла тимольного хемотипа в период вегетации претерпевает ряд последовательных изменений. В качестве общих закономерностей следует отметить стабильно высокое содержание основного компонента эфирного масла тимола в первой половине цветения (во время начала и массового цветения) и значительное снижение его в период отрастания побегов летне-осенней генерации.

Расчет коэффициентов взаимосвязей между синтезом *n*-цимола, γ-терпинена, карвакрола, борнеола, линалоола и тимола в эфирном масле тимольных хемотипов *Thymus* показал наличие как положительных, так и отрицательных зависимостей (Таблица 7.4).

Таблица 7.4 – Коэффициенты корреляции между основными компонентами эфирного масла тимольных хемотипов *Thymus*

Компонент	*n*-цимол	γ-терпинен	карвакрол	борнеол	линалоол	тимол
n-цимол	1,00	–	–	–	–	–
γ-терпинен	0,04	1,00	–	–	–	–
карвакрол	–0,16	–0,23	1,00	–	–	–
борнеол	–0,02	–0,31	–0,02	1,00	–	–
линалоол	–0,12	–0,23	0,10	0,56	1,00	–
тимол	–0,81	–0,24	0,11	–0,32	–0,16	1,00

Выявлена высокая отрицательная корреляционная связь между уровнем накопления *n*-цимола и тимола (r = –0,81) и положительная – между содержанием борнеола и линалоола (r = 0,56). Слабые коэффициенты парной корреляции между *n*-цимолом и γ-терпиненом, карвакролом, линалоолом; γ-терпиненом и карвакролом, борнеолом, линалоолом, тимолом; карвакролом и борнеолом, линалоолом, тимолом; борнеолом и тимолом, а также линалоолом и тимолом говорят об отсутствии линейной корреляционной зависимости (некоррелированности переменных), но не об отсутствии связи как таковой, а тем более, статистической зависимости. Они позволяют

предположить о возможной независимости биосинтеза данных компонентов и преобладании флуктуирующей изменчивости.

Методом построения уравнений множественной регрессии нами проведена проверка наличия статистической взаимосвязи между синхронизированным изменением концентрации тимола (зависимая переменная) в эфирном масле *Thymus* и биосинтезом *n*-цимола, γ-терпинена, карвакрола, борнеола и линалоола (независимые переменные). В исследование были включены 60 образцов тимольного хемотипа эфирного масла *Thymus*, выделенного из надземной части опытных растений в вегетативные и генеративные фазы развития в течение трех вегетационных циклов. Проведенные исследования показали, что все компоненты эфирного масла, включенные в анализ, статистически значимы и высоко значимы (Таблица 7.5).

Таблица 7.5 – Модель синхронизированного изменения массовой доли основных компонентов в эфирном масле тимольных хемотипов *Thymus*: тимола (зависимая переменная), *n*-цимола, борнеола, γ-терпинена, линалоола и карвакрола (независимые переменные) в период вегетации

Независимая переменная		Коэффициент регрессии, *B*	Стандартная ошибка *B*	*t(54)*	Уровень значимости, *p*	Доля влияния фактора, %
Th. vulgaris, Th. striatus, Th. pulegioides (n=60)						
Свободный член		88,82	2,38	37,30	<0,0001	–
Массовая доля, %	*n*-цимола	−1,23	0,07	−18,45	<0,0001	65,5
	борнеола	−2,35	0,34	−6,89	<0,0001	11,1
	γ-терпинена	−0,90	0,11	−7,81	<0,0001	10,5
	линалоола	−0,92	0,40	−2,33	0,0240	1,3
	карвакрола	−0,71	0,32	−2,18	0,0330	0,9
Стандартная ошибка оценки, % 4, 34 R 0,96 R^2 0,89 R^2(исп.) 0,88 F(5,54)=91,22; p < 0,0001						

Коэффициенты уравнения регрессии показывают количественное воздействие каждого фактора на результативный показатель при неизменности других. В данном случае можно дать следующую интерпретацию полученной модели: массовая доля тимола в эфирном масле снижается на 1,23 % при повышении в нем содержания *n*-цимола на 1 %; на 2,35 % при увеличении синтеза борнеола на 1 %; на 0,90, 0,92 и

0,71 % при соответствующем увеличении на 1 % γ-терпинена, линалоола и карвакрола. Коэффициент детерминации R^2=0,89 указывает на то, что вариация массовой доли тимола в эфирном масле тимольных хемотипов *Thymus* на 89 % зависит от изменения биосинтеза данных компонентов, на долю остальных компонентов приходится 11 % вариации результативного показателя. При совокупном воздействии всех переменных, включенных в модель, массовая доля тимола в наибольшей степени зависит от синтеза *n*-цимола (65,5 %), борнеола и γ-терпинена (11,1-10,5 %). Доля влияния линалоола и карвакрола составила 1,3 и 0,9 % соответственно (Таблица 7.5).

Для более углубленного анализа возможных взаимосвязей синтеза тимола с другими компонентами эфирного масла, выявления их особенностей для конкретного вида, нами были отдельно исследованы образцы масел *Th. vulgaris, Th. striatus* и *Th. pulegioides*. Методом построения уравнений множественной регрессии с применением пошаговой регрессии, исключающей незначимые признаки, были установлены взаимосвязи массовой доли тимола: в эфирном масле *Th. vulgaris* – с *n*-цимолом, γ-терпиненом, 1,8-цинеолом и линалоолом; *Th. striatus* – с *n*-цимолом, γ-терпиненом, β-пиненом, карвакролом и камфеном; *Th. pulegioides* – с *n*-цимолом, γ-терпиненом, β-пиненом и борнеолом. Высокие коэффициенты детерминации R^2=0,86-0,98 (Таблицы 7.6–7.8) подтверждают, что уравнения регрессии довольно точно описывают взаимосвязи, сложившиеся между компонентами эфирных масел. Добавление остальных переменных не улучшало оценочных показателей.

Таким образом, моделирование взаимосвязей между концентрацией тимола и содержанием остальных компонентов в эфирном масле подтвердило, что у всех исследованных видов *Thymus* доля, приходящаяся на синхронизированное изменение тимол – *n*-цимол, самая высокая и может достигать 65-77 % (Таблицы 7.6–7.8). Для всех видов также характерна значимая связь между тимолом и γ-терпиненом. Доля взаимодействия с этим компонентом колеблется в пределах 6-14 %. В качестве видовых отличий, при совокупном взаимодействии всех факторов (в нашем случае биосинтез всех компонентов эфирного масла исследуемого вида) можно отметить

зависимость массовой доли тимола: для *Th. vulgaris* – от синтеза 1,8-цинеола и линалоола (доля влияния 4,7 и 2,1 % соответственно); для *Th. striatus* – от синтеза β-пинена, карвакрола и камфена (доля влияния 10,6, 1,6 и 2,5 % соответственно); для *Th. pulegioides* – от синтеза β-пинена и борнеола (9,4 и 4,9 % соответственно).

Таблица 7.6 – Модель синхронизированного изменения массовой доли основных компонентов эфирного масла *Th. vulgaris* (n=20): тимола (зависимая переменная), *n*-цимола, γ-терпинена, 1,8-цинеола и линалоола (независимые переменные) в период вегетации

Независимая переменная		Коэффициент регрессии, *B*	Стандартная ошибка *B*	*t(15)*	Уровень значимости, *p*	Доля влияния фактора, %
Свободный член		86,80	1,81	47,99	< 0,0001	–
Массовая доля, %	*n*−цимола	−1,23	0,07	−16,64	< 0,0001	75,3
	γ−терпинена	−0,80	0,12	−6,50	< 0,0001	13,7
	1,8−цинеола	−1,28	0,45	−2,86	0,0120	4,7
	линалоола	−1,37	0,49	−2,81	0,0130	2,1
Стандартная ошибка оценки, % 2,71 R 0,98 R^2 0,96 R^2(исп.) 0,95 F(4,15)=87,55; p < 0,0001						

Таблица 7.7 – Модель синхронизированного изменения массовой доли основных компонентов эфирного масла *Th. striatus* (n=20): тимола (зависимая переменная), *n*-цимола, γ-терпинена, β-пинена, карвакрола и камфена (независимые переменные) в период вегетации

Независимая переменная		Коэффициент регрессии, *B*	Стандартная ошибка *B*	*t(14)*	Уровень значимости, *p*	Доля влияния фактора, %
Свободный член		75,00	1,74	43,07	< 0,0001	–
Массовая доля, в %	*n*−цимола	−1,10	0,10	−10,50	< 0,0001	77,4
	γ−терпинена	−0,79	0,15	−5,28	< 0,0001	5,8
	β−пинена	61,78	9,67	6,39	< 0,0001	10,6
	карвакрола	−0,82	0,23	−3,59	0,0050	1,6
	камфена	−12,61	3,74	−3,37	0,0070	2,5
Стандартная ошибка оценки, % 2,05 R 0,99 R^2 0,98 R^2(исп.) 0,97 F(5,10)=89,14; p < 0,0001						

Таблица 7.8 – Модель синхронизированного изменения массовой доли основных компонентов эфирного масла *Th. pulegioides* (n=20): тимола (зависимая переменная), *n*-цимола, β-пинена, γ-терпинена и борнеола (независимые переменные) в период вегетации

Независимая переменная		Коэффициент регрессии, *B*	Стандартная ошибка *B*	*t(15)*	Уровень значимости, *p*	Доля влияния фактора, %
Свободный член		73,74	5,16	14,29	< 0,0001	–
Массовая доля, в %	*n*–цимола	−0,87	0,11	−7,61	< 0,0001	65,2
	β–пинена	7,29	2,33	3,12	0,0070	9,4
	γ–терпинена	−0,70	0,21	−3,28	0,0060	6,2
	борнеола	−1,64	0,75	−2,19	0,0460	4,9
Стандартная ошибка оценки, %		4, 11				
R 0,93 R^2 0,86 R^2(исп.) 0,82 F(4,14)=20,97; p < 0,0001						

Известно, что γ-терпинен – предшественник *n*-цимола, который в то же время является предшественником тимола [518]. На рисунках 7.6–7.8 показана изменчивость концентрации этих компонентов в течение всего вегетационного цикла. Фенологические фазы, на которых можно рассмотреть преобразования между *n*-цимолом и γ-терпиненом – это конец цветения – летне-осеннее отрастание побегов, а также в периоды весеннее отрастание-бутонизация, начало-массовое цветение. Динамика накопления *n*-цимола в эти периоды находится в противофазе к динамике накопления γ-терпинена. Максимальное количество тимола, фенольного компонента, определяющего качество эфирного масла, у всех изученных видов *Thymus* наблюдается в период начало-массовое цветение. В конце цветения, во время созревания семян и летне-осеннего отрастания побегов синтез его снижается, при этом синтез *n*-цимола увеличивается.

Полученные нами результаты хорошо согласуются с данными зарубежных исследователей [443]. Согласно этим данным, эфирное масло *Th. vulgaris* богато активными монотерпеновыми фенолами (тимолом и карвакролом) и соответствующими им углеводородными терпеновыми предшественниками (*n*-цимолом и γ-терпиненом). В совместной работе [443] авторы показали синхронизированные схемы изменения данных компонентов в эфирном масле в различные сезоны и периоды вегетации. В соответствии с предполагаемым

биогенетическим путем, который включает эти соединения, γ-терпинен является компонентом, участвующим в процессе ароматизации, который приводит к образованию *n*-цимола, возможного предшественника насыщенных кислородом производных: тимола и карвакрола. Последовательность в этом процессе следующая: γ-терпинен, *n*-цимол, тимол или карвакрол (Рисунок 7.9) [559].

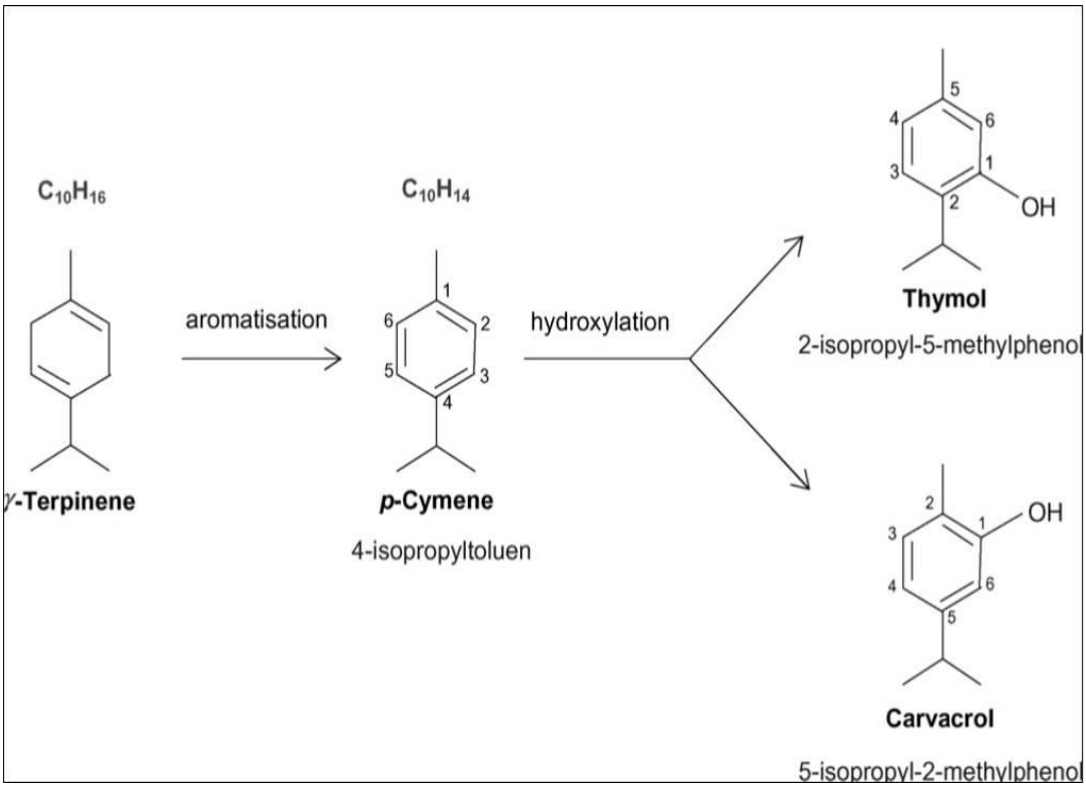


Рисунок 7.9 – Путь биосинтеза тимола и карвакрола из γ-терпинена и *n*-цимола [559]

7.3.2 Динамика накопления основных компонентов эфирного масла линалоольного и цинеольного хемотипов

В условиях ЮБК эфирном масле линалоольного хемотипа *Th. vulgaris* не обнаружены такие компоненты как α-пинен и α-терпинен, присутствующие в составе масел тимольных хемотипов: *Th. vulgaris*, *Th. striatus* и *Th. pulegioides* [174]. Исследование изменчивости компонентного состава данного хемотипа позволило выделить пять основных компонентов эфирного масла: *n*-цимол, 1,8-цинеол, линалоол, линалилацетат и тимол. Варьирование доминирующего компонента, линалоола,

преимущественно находится в пределах 80-85 % и может повышаться до 90 % и более (Рисунок 7.10). Максимум биосинтеза линалоола, как правило, происходит в начале цветения и постепенно снижается до минимума в период созревания семян. Количество *n*-цимола в эфирном масле в период цветения не превышает 1 %, во время бутонизации и летне-осеннего отрастания побегов – может повышаться до 2-3 %. Максимальная массовая доля 1,8-цинеола (до 8 %) отмечается в период созревания семян и во время массового цветения (до 5 %). Наибольшее содержание линалилацетата наблюдается в фазе бутонизации и в начале цветения (3-5 %). В процессе вегетации его биосинтез постепенно снижается до 1 % в период летне-осеннего отрастания побегов. Четкой динамики в накоплении тимола не прослеживается, количество этого компонента в эфирном масле, очевидно, в значительной степени определяется погодными условиями года. Массовая доля тимола в эфирном масле может варьировать от 2 до 13 % с минимумом в начале цветения.

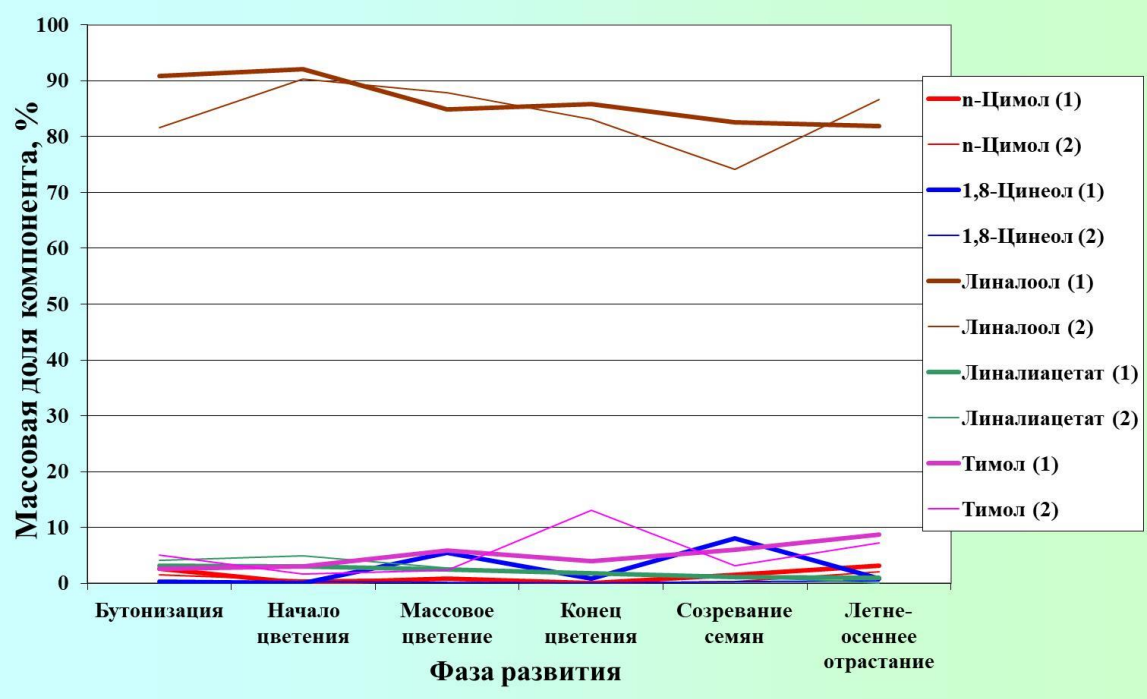


Рисунок 7.10 – Динамика накопления основных компонентов линалоольного хемотипа эфирного масла *Th. vulgaris* по фазам развития

Изучение взаимосвязей между синтезом линалоола и остальными компонентами эфирного масла показало наличие как положительной, так и

отрицательной зависимости. Выявлена средняя линейная положительная связь между синтезом линалоола и линалилацетата (r =0,54) и отрицательная – между линалоолом и тимолом (r = –0,60), линалоолом и γ-терпиненом (r = –0,54), линалоолом и камфорой (r = –0,53). С остальными компонентами эфирного масла связи оценивались как слабые (r < 0,30).

Методом построения уравнений множественной регрессии с применением пошаговой регрессии были установлены взаимосвязи массовой доли линалоола с синтезом тимола, камфоры, карвакрола, γ-терпинена и 1,8-цинеола (Таблица 7.9). Высокий коэффициент детерминации подтверждает, что уравнение регрессии довольно точно описывает основные взаимосвязи, сложившиеся между компонентами эфирного масла. Добавление остальных переменных не улучшало оценочных показателей.

Таблица 7.9 – Модель синхронизированного изменения массовой доли основных компонентов эфирного масла *Th. vulgaris* (n=17): линалоола (зависимая переменная), тимола, камфоры, карвакрола, γ-терпинена и 1,8-цинеола (независимые переменные) в период вегетации

Независимая переменная		Коэффициент регрессии, *B*	Стандартная ошибка *B*	*t(11)*	Уровень значимости, *p*	Доля влияния фактора, %
Свободный член		97,69	1,81	53,98	< 0,0001	–
Массовая доля, в %	тимола	–0,93	0,20	–4,57	< 0,0010	36,1
	камфоры	–18,36	3,56	–5,15	< 0,0001	23,6
	карвакрола	–1,62	0,33	–4,91	< 0,0001	19,0
	γ-терпинена	–4,30	1,51	–2,84	0,0160	6,1
	1,8-цинеола	–0,82	0,37	–2,25	0,0460	4,7
Стандартная ошибка оценки, % 3,10 R 0,95 R^2 0,90 R^2(исп.) 0,85 F(5,11)=19,09; p < 0,0001						

Установлено, что вариация массовой доли линалоола в процессе развития растений и их реакция на изменения окружающей среды в эфирном масле линалоольного хемотипа *Th. vulgaris* на 90 % зависит от изменения биосинтеза данных компонентов, на долю остальных приходится 10 % вариации результативного параметра. При совокупном воздействии всех переменных, включенных в модель, массовая доля линалоола в наибольшей степени определяется

концентрацией тимола (36,1 %), камфоры (23,6 %) и карвакрола (19,0 %). Доля влияния синтеза γ-терпинена и 1,8-цинеола составляет 6,1 и 4,7 % соответственно.

Исследование изменчивости компонентного состава цинеольного хемотипа эфирного масла *Th. mastichina* в условиях Южного берега Крыма кроме доминирующего компонента эфирного масла 1,8-цинеона (до 80 %) позволило выявить еще четыре основных компонента: сабинена, β-пинена, линалоола и α-терпинеола. Установлено, что варьирование доминирующего компонента в течение вегетации находится в небольшом диапазоне – от 68 до 80 % (Рисунок 7.11). Четкой динамики в накоплении этого компонента по срокам прохождения отдельных фаз не наблюдается, что позволяет предположить о зависимости его синтеза преимущественно от погодных условий года. Стабильно высокий синтез 1,8-цинеола отмечен в периоды созревания семян и при летне-осеннем отрастании побегов. Массовая доля в эфирном масле сабинена и β-пинена в течение вегетации варьировала от 2 до 4 % с некоторым снижением во время массового цветения. Массовая доля линалоола может увеличиваться в период бутонизации до 4-5 % и снижаться до 1-2 % при летне-осеннем отрастании побегов. Синтез α-терпинеола в вегетативные и генеративные фазы изменяется от 5 до 10 %.

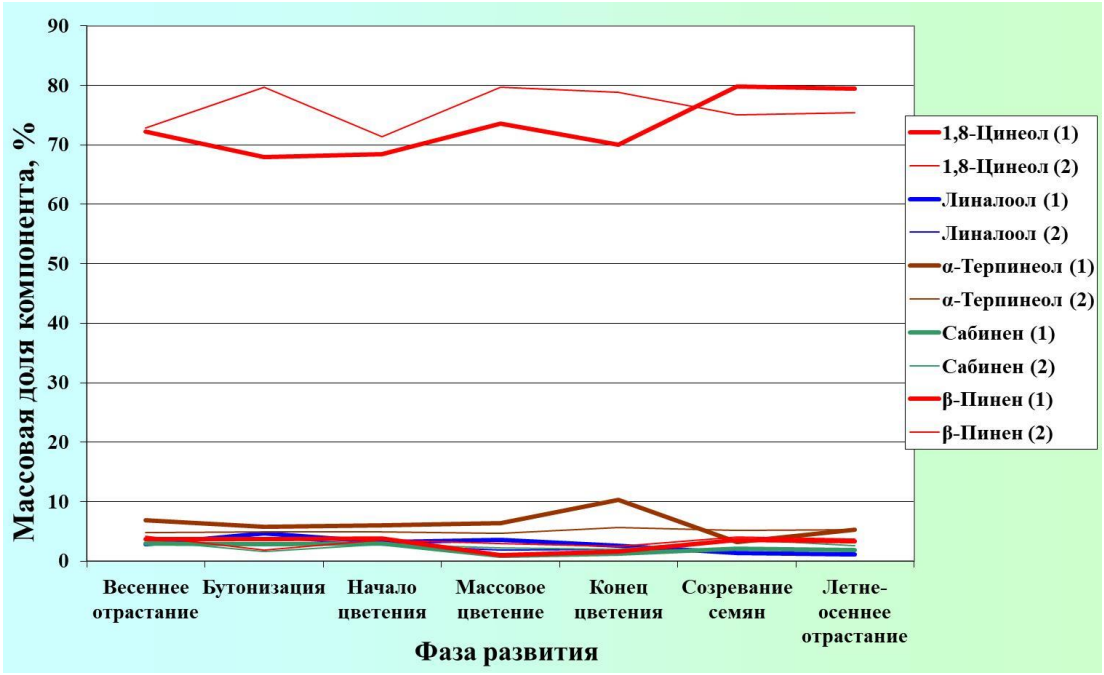


Рисунок 7.11 – Динамика накопления основных компонентов цинеольного хемотипа эфирного масла *Th. mastichina* по фазам развития

В результате изучения взаимосвязей между синтезом 1,8-цинеола и остальными компонентами эфирного масла была выявлена средняя обратная связь между синтезом 1,8-цинеола и мирцена (r = –0,61), α-терпинеола (r = –0,62) и тимола (r = –0,63); умеренная – между содержанием 1,8-цинеола и линалоолом (r = –0,45). С остальными компонентами эфирного масла связи синтеза 1,8-цинеола были слабыми (r < 0,30).

Методом построения уравнений множественной регрессии с применением пошаговой регрессии было выделено подмножество независимых переменных с наибольшим коэффициентом корреляции и найдены значимые связи между массовой долей в эфирном масле 1,8-цинеола и синтезом тимола, α-терпинеола, мирцена и карвакрола (Таблица 7.10).

Таблица 7.10 – Модель синхронизированного изменения массовой доли основных компонентов эфирного масла *Th. mastichina* (n=17): 1,8-цинеола (зависимая переменная), тимола, α-терпинена, мирцена и карвакрола (независимые переменные) в период вегетации

Независимая переменная		Коэффициент регрессии, *B*	Стандартная ошибка *B*	*t(12)*	Уровень значимости, *p*	Доля влияния фактора, %
Свободный член		88,24	3,13	28,24	< 0,0001	–
Массовая доля, в %	тимола	–1,67	0,71	–2,36	0,0360	39,6
	α-терпинеола	–1,24	0,47	–2,61	0,0230	15,2
	мирцена	–6,12	2,04	–3,00	0,0110	12,1
	карвакрола	2,68	1,22	2,20	0,0480	9,5
Стандартная ошибка оценки, % 2,63 R 0,87 R^2 0,76 R^2(исп.) 0,69 F(4,12)=9,71; p < 0,0010						

Уравнение множественной регрессии описывает 76 % суммарной доли взаимосвязей в синтезе 1,8-цинеола, сложившиеся между компонентами эфирного масла *Th. mastichina*. Добавление остальных переменных не улучшало оценочных показателей. На долю неучтенных факторов приходилось 24 % вариации результативного параметра. При совокупном воздействии всех переменных, включенных в модель, наибольшую долю влияния на массовую долю 1,8-цинеола в эфирном масле имеет синтез тимола (39,6 %), α-терпинеола (15,2 %) мирцена (12,1 %) и карвакрола (9,5 %). Для выявления остальных факторов, описывающих 24 % дисперсии

массовой доли 1,8-цинеола в эфирном масле *Th. mastichina* необходимо более детальное исследование возможных биогенетических связей между летучими соединениями.

Таким образом, исследование динамики основных компонентов эфирного масла, определяющих его качество, позволило установить, что накопление основного компонента тимольного хемотипа эфирного масла представителей рода *Thymus* L. – тимола, в условиях Южного берега Крыма в значительной степени зависит от условий среды и фазы развития растений. Максимальный биосинтез тимола происходит в начале цветения, минимальный – в период летне-осеннего отрастания побегов. Массовая доля линалоола и 1,8-цинеола – доминирующих компонентов эфирного масла линалоольного и цинеольного хемотипов в течение вегетации варьирует в небольших пределах (12-18 %). Наибольшая массовая доля линалоола наблюдается в начале цветения, наименьшая – во время созревания семян. Четкой динамики в накоплении 1,8-цинеола не обнаружено. Стабильно повышенное его содержание отмечается во время созревания семян и при летне-осеннем отрастании побегов. Учитывая то, что максимальная продуктивность (урожай растительного сырья и содержание в нем эфирного масла) растений *Thymus* наблюдается в фазы начало-массовое цветение, сбор лекарственного сырья необходимо производить в этот период, но при этом учитывать динамику накопления основных компонентов в зависимости от потребностей производства.

Изучение биохимических особенностей видов рода *Thymus* в условиях Южного берега Крыма показало, что при генетически детерминированном синтезе отдельных терпенов реализация генетической информации зависит также и от экологических факторов. Сравнение аналитических данных эфирного масла по годам показывает незначительные изменения в качественном составе и значительные различия в количественном (особенно для *n*-цимола, γ-терпинена и тимола), что подтверждает свойственность виду в любых условиях сохранять свою наследственность в синтезе терпеноидов.

Биогенез тимола в тимольном хемотипе эфирного масла наиболее тесно взаимосвязан с синтезом *n*-цимола и γ-терпинена; биогенез линалоола в линалоольном хемотипе эфирного масла – с тимолом, камфорой и карвакролом; биогенез 1,8-цинеола в цинеольном хемотипе эфирного масла – с тимолом, α-терпинеолом и мирценом.

Проведенные нами исследования по изучению изменения состава и соотношения компонентов позволяют выдвинуть предположение о возможных путях биосинтеза основных компонентов в эфирном масле видов рода *Thymus* L. (Рисунки 7.12–7.13).

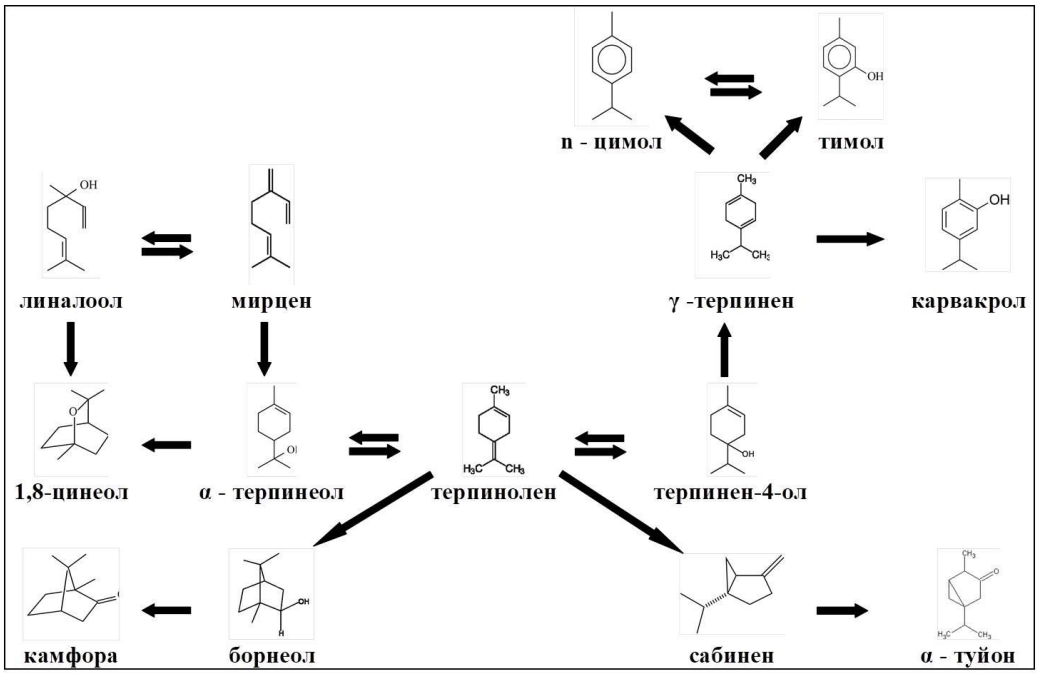


Рисунок 7.12 – Возможные биогенетические взаимоотношения между основными терпеноидами в эфирном масле представителей рода *Thymus* L.

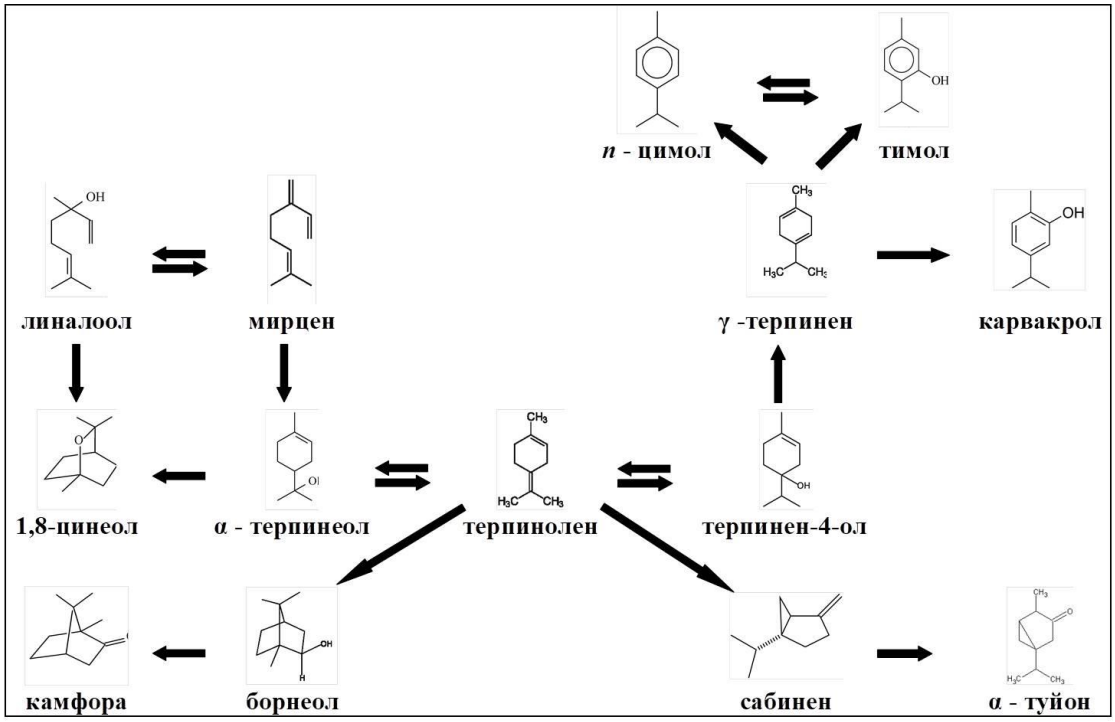


Рисунок 7.13 – Возможные биогенетические взаимоотношения между основными терпеноидами в эфирном масле представителей рода *Thymus* L.

7.4 Особенности эколого-генетического контроля содержания тимола в эфирном масле видов рода *Thymus* L.

Ценность тимьянового (чабрецового) масла связывают в основном с тимолом [219, 323, 393, 470, 540], содержание которого в течение вегетационного периода подвержено значительным колебаниям [174, 201]. В связи с этим часто возникает проблема стандартизации лекарственного сырья. К одной из причин нестабильности качества чабрецового масла следует отнести воздействие на растения лимитирующих факторов среды (заморозки, засуха, недостаток тепла, влаги и света), которые часто проявляются локально в конкретной местности и определяют стрессовое состояние культуры [76, 101, 325, 536]. Поэтому знание особенностей фенодинамики процесса накопления и причин колебания компонентного состава эфирного масла в зависимости от сложившихся условий погоды является основной предпосылкой прогноза его качества [149]. Воздействия условий погоды на физиолого-биохимические процессы, определяющие качество эфирного масла, могут быть описаны с помощью математической модели, которая должна содержать характеристики основных сторон продукционного процесса и количественно выражать отдельную роль каждого фактора, его преобладающего значения при совокупном взаимодействии с другими.

Для разработки модели были выбраны представляющие интерес как эфиромасличные растения с высоким содержанием эфирного масла три вида *Thymus* L. с тимольным хемотипом эфирного масла: *Th. vulgaris*, *Th. pulegioides* и *Th striatus*. При выращивании этих видов на интродукционно-коллекционном участке, с одинаковыми почвенными и микроклиматическими условиями и на одинаковом агротехническом фоне, рост и развитие растений лимитируются одними и теми же экологическими факторами с небольшим интервалом их «жесткости». Содержание тимола в эфирном масле исследуемых видов в течение семи вегетационных периодов, выраженное в относительных единицах (отношение массовой доли тимола при отборе к среднему его содержанию в совокупности данных за весь период исследований для данного вида) позволило сопоставить полученные данные. Средняя массовая доля тимола от общего содержания всех компонентов в эфирном

масле в принятых для анализа статистических выборках составила 62,7 % для *Th. vulgaris,* 50,1 % – для *Th. pulegioides* и 50,3 % – для *Th. striatus*. Непрерывное измерение 33 параметров окружающей среды в течение всего года (характеристик температуры и влажности воздуха, интенсивности солнечной радиации, продуктивных влагозапасов почвы и др.) позволило выявить факторы среды, лимитирующие накопление данного компонента в период вегетации растений.

Механизм накопления тимола в эфирном масле чабреца и взаимосвязь его биосинтеза с изменениями среды обитания растения определяли методом трехфакторного дисперсионного анализа. При выявлении лимитирующих факторов среды, определяющих интенсивность синтеза тимола, методами подстановки и пошаговой регрессии выбирали подмножество независимых переменных (экофакторов) с наибольшим коэффициентом корреляции. Экспериментальные данные обрабатывали с использованием современных методов и программ по биологической статистике [11, 13, 75].

Исследование взаимосвязи динамики биосинтеза тимола в эфирном масле *Thymus* в период вегетации с изменениями условий среды обитания растений методом многофакторного дисперсионного анализа позволило выявить совокупное влияние генетических и экологических факторов (Таблица 7.11).

Таблица 7.11 – Влияние генетических и экологических факторов на содержание тимола в эфирном масле *Thymus*

Источник изменчивости	Средний квадрат (варианса)	F-тест	P-уровень	Варианса, %
Фаза развития	782,86	6956,27	< 0,0001	7,30
Год	184,87	1642,73	< 0,0001	< 0,01
Вид	2352,76	20906,04	< 0,0001	28,90
Взаимодействие фаза развития –год	390,96	3474,00	< 0,0001	24,20
Взаимодействие фаза развития -вид	24,83	220,66	< 0,0001	< 0,01
Взаимодействие год-вид	75,05	666,87	< 0,0001	< 0,01
Взаимодействие вид-год-фаза развития	137,61	1222,74	< 0,0001	39,50
Ошибка	0,11	–	–	0,10

Установлено, что с одной стороны на накопление тимола оказывает влияние спектр генов, определяющих массовую долю этого компонента в определенный период развития (доля влияния генотипа составляет 36,2 %), а с другой стороны, под воздействием постоянно меняющихся условий внешней среды скорость синтеза тимола меняется. В результате при смене внешних лимитирующих факторов среды происходит закономерное переопределение спектров генов, детерминирующее генетическую изменчивость количественного признака (биосинтеза тимола). Эффект реакции генотипа на воздействие лимитирующих факторов внешней среды довольно высок и составляет 39,5 %. Высокая степень зависимости синтеза тимола от экологических факторов показывает, что при прохождении каждого этапа органогенеза тимьянов необходимы совершенно конкретные комплексы внешних условий, определяемые наследственностью организмов [177]. Установлено, что, несмотря на значительные вариации массовой доли тимола в эфирном масле по годам (до 37-49 % в генеративные фазы развития), в динамике его накопления сохраняются общие тенденции, характерные для каждого вида. В период бутонизации динамика синтеза тимола имеет тенденцию к увеличению, достигая максимума в начале цветения. Во время цветения синтез тимола сохраняется на довольно высоком уровне и колеблется в зависимости от погодных условий года. В конце цветения и во время созревания семян массовая доля тимола в эфирном масле, как правило, снижается. Самая низкая его массовая доля от общего содержания всех компонентов (до 29-44 %) отмечена в период летне-осеннего отрастания побегов второй генерации (Рисунок 7.14).

Методом построения уравнений множественной регрессии с применением пошаговой регрессии, исключающей незначимые признаки и методом подстановки 33 факторных признаков, определено подмножество независимых переменных (экологических факторов среды), лимитирующих интенсивность биосинтеза тимола. Установлено, что в течение периода активной вегетации лимитирующие факторы среды различны. Во время весеннего отрастания побегов (март-апрель) условия увлажнения на Южном берегу Крыма преимущественно оптимальные (80-90 % от НВ), поэтому основным лим-фактором, определяющим уровень накопления тимола в эфирном масле, является температура воздуха. Выявлена статистически достоверная

зависимость синтеза тимола в этот период от максимальной температуры воздуха в течение последних суток перед сбором сырья (Таблицы 7.12–7.13). Связь эта положительная и подтверждается высоким коэффициентом корреляции 0,908. Доля неучтенных факторов составила 17,5 %.

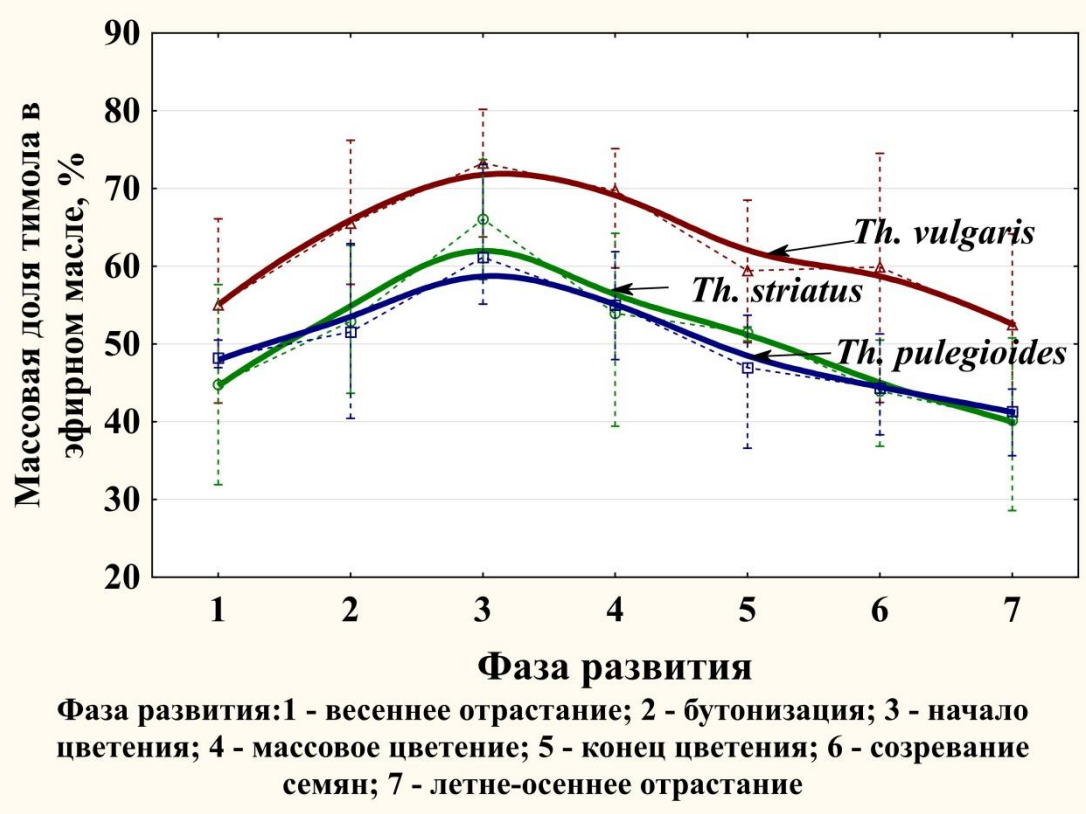


Рисунок 7.14 – Динамика массовой доли тимола в эфирном масле тимольного хемотипа у представителей рода *Thymus* в период вегетации

Во время бутонизации, когда происходит формирование генеративных органов, выявлена достоверная положительная связь массовой доли тимола с содержанием влаги в воздухе (r = 0,82) и отрицательная – с минимальной температурой воздуха (r = –0,80) (Таблица 7.12). Уравнение регрессии представлено в таблице 7.13. Доля влияния абсолютной влажности воздуха составила 60,4 %, минимальной температуры – 25,3 %. Удельное влияние неучтенных факторов 14,3 %, суммарная доля влияния комплекса факторных признаков довольно высока и составляет 85,7 %. Параллельно с воздействием на растение окружающей среды под воздействием спектра генов, контролирующих формирование генеративных органов,

происходит интенсивное накопление тимола, которое достигает максимума в начале цветения (Рисунок 7.14). Самое высокое содержание тимола – 80,2 % в этот период было обнаружено в эфирном масле *Th. vulgaris.* Максимальное накопление его в эфирном масле *Th. pulegioides* и *Th. striatus* соответственно достигало 73,1 и 73,9 %.

Таблица 7.12 – Основные факторы среды, лимитирующие синтез тимола в эфирном масле *Thymus* в период вегетации

Фаза развития	Лимитирующие факторы среды	Коэффициент парной корреляции	Доля влияния фактора, %	Уровень значимости
Весеннее отрастание	Максимальная температура воздуха за последние сутки ($t_{макс1}$), °С, (x_1)	0,908	82,5	0,0070
Бутонизация	Абсолютная влажность воздуха (е), г/см^3, (x_2)	0,822	60,4	0,0230
	Минимальная температура воздуха за трое суток до отбора пробы ($t_{мин3}$), °С, (x_3)	–0,799	25,3	0,0310
Цветение	Продуктивные влагозапасы ($W_{пр}$) в слое почвы 0-50 см, % от НВ, (x_4)	0,775	64,2	< 0,0001
	Средняя температура воздуха за пять суток до отбора пробы ($t_{ср5}$), °С, (x_5)	–0,707	13,5	< 0,0001
	Интенсивность прямой солнечной радиации (S′), кВт/м^2, (x_6)	–0,473	5,0	0,0190
Созревание семян	Средняя температура воздуха за последние сутки ($t_{ср1}$), °С, (x_7)	0,941	56,4	0,0210
	Интенсивность суммарной солнечной радиации (Q), кВт/м^2, (x_8)	–0,938	34,2	0,0050
	Абсолютная влажность воздуха (е), г/см^3, (x_2)	–0,669	4,2	0,0990
Отрастание побегов второй генерации	Суточная амплитуда температуры воздуха (A_c), °С, (x_9)	–0,798	63,7	0,0180

При исследовании динамики массовой доли тимола в период цветения был выявлен комплекс ключевых признаков, которые в порядке убывающей значимости составили следующие факторы среды: продуктивные влагозапасы в слое почвы 0-50 см – доля влияния 64,2 %, средняя температура воздуха в течение пяти суток перед сбором сырья – 13,5 % и интенсивность солнечной радиации – 5,0 %. Уровень накопления тимола находился в прямой зависимости от влагозапасов почвы (r = 0,78) и обратной – от средней температуры воздуха (r = –0,71) и интенсивности солнечной радиации (r = –0,47). Следовательно, при высоких значениях температуры воздуха и

солнечной радиации в эфирном масле тимьянов имеет место снижение интенсивности биосинтеза тимола [162, 177].

Таблица 7.13 – Регрессионные модели воздействия лим-факторов окружающей среды на биосинтез тимола в эфирном масле *Thymus*

Фаза развития	Уравнение регрессии	Коэффициент детерминации, (R^2)	Уровень значимости, (P)
Весеннее отрастание побегов	$Y = –54,9 + 6,5\ x_1$	0,825	< 0,0120
Бутонизация	$Y = 91,1 + 3,3\ x_2 – 2,2\ x_3$	0,857	< 0,0070
Цветение	$Y = 169,1 + 0,4\ x_4 – 0,7x_5 – 15,2\ x_6$	0,827	< 0,0001
Созревание семян	$Y = –114,1 + 11,8\ x_7 – 38,8\ x_8 – 1,1\ x_2$	0,948	< 0,0010
Отрастание побегов второй генерации	$Y = 492,3 – 54,8\ x_9$	0,637	< 0,0180

Поскольку сбор надземной массы цветочного сырья *Thymus* производят во время цветения, нами более подробно было рассмотрено влияние в этот период основных ключевых факторов среды на содержание тимола: запасов продуктивной влаги в слое почвы 0-50 см и средней температуры воздуха в течение пяти суток до сбора сырья (Рисунок 7.15). При исследовании использованы относительные величины: за 100 % принято среднее значение массовой доли тимола в эфирном масле, характерное для определенного вида *Thymus*. Для *Th. vulgaris* его величина во время цветения составила 67,5 %, для *Th. pulegioides* – 54,4 %, для *Th. striatus* – 54,5 %. Установлено, что максимальные значения массовой доли тимола соответствуют температуре воздуха от +13,5 до +16,5 °С и влагозапасам почвы от 70 до 110 мм (60-90 % от НВ). При таких условиях в первой половине цветения содержание тимола в эфирном масле *Th. vulgaris* может увеличиваться до 75-80 %, *Th. pulegioides* – до 62-73 %, *Th. striatus* – до 64-74 %. Меньшие значения температуры характеризуют условия недостаточной теплообеспеченности, большие – избыточной. Значения влагозапасов в почве ниже 35-40 % от НВ соответствуют чрезмерно засушливым условиям, больше 100 % от НВ – избыточно увлажненным. Те и другие снижают массовую долю тимола в эфирном масле *Thymus*. В неблагоприятные годы, когда в период цветения наблюдается сильная засуха на фоне высоких среднесуточных температур воздуха (+22…+26 °С и выше), массовая доля

тимола в эфирном масле *Th. vulgaris* может снижаться до 60 %, *Th. pulegioides* – до 48 %, *Th. striatus* – до 39 % [167, 177].

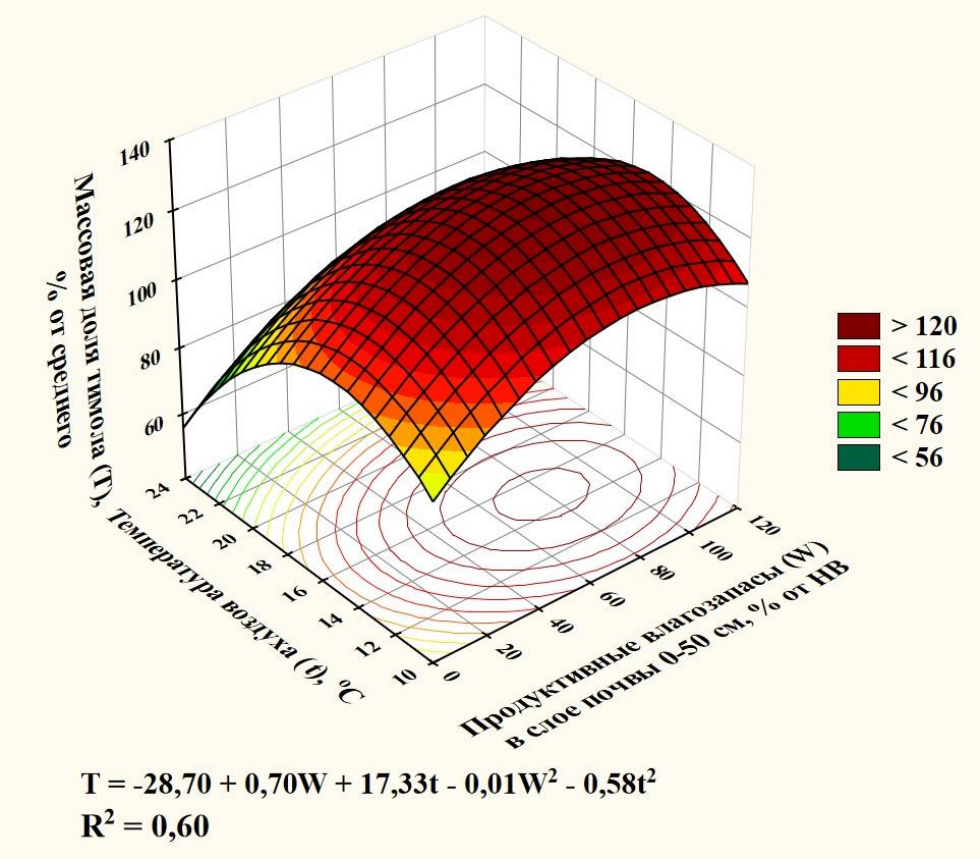


Рисунок 7.15 – Зависимость массовой доли тимола (% от среднего) в эфирном масле *Thymus* от погодных условий периода цветения, характеризуемых температурой воздуха (t, °C) и влагозапасами почвы (W, % от НВ)

В период созревания семян потребность растения в тепле для синтеза тимола возрастает. В результате расчета множественной линейной пошаговой регрессии и переменной подстановки 33 параметров среды нами выявлено, что накопление тимола в этой фазе развития находится в прямой зависимости от уровня температуры воздуха (r = 0,94) и обратной – от интенсивности прямой солнечной радиации (r = –0,94) и содержанием влаги в воздухе (r = –0,67). При совокупном взаимодействии выявленных лимитирующих факторов среды доля удельного влияния средней суточной температуры воздуха за сутки до сбора сырья составила 56,4 %, величины суммарной солнечной радиации – 34,2 %, абсолютной влажности

воздуха – 4,2 %. (Таблица 7.12). Суммарная доля влияния трех экологических факторов среды составляет 94,8 %, доля неучтенных факторов – 5,2 %. Наряду с воздействием лимитирующих факторов среды, во время созревания семян массовую долю тимола в эфирном масле чабреца контролирует спектр генов, снижающий биосинтез этого компонента в период плодоношения.

Летне-осеннее отрастание побегов второй генерации характеризуется самым низким содержанием тимола в эфирном масле тимьянов, массовая доля которого в среднем составляет у *Th. vulgaris* $52{,}5 \pm 3{,}5$ %, *Th. pulegioides* – $41{,}3 \pm 4{,}0$ %, *Th. striatus* – $40{,}2 \pm 9{,}1$ %. Выявлено отрицательное воздействие суточных амплитуд температуры воздуха на биосинтез тимола ($r = -0{,}80$), уровень накопления которого снижается с увеличением амплитуды [174]. На долю влияния этого фактора приходится 63,7 %, на долю неучтенных факторов – 36,3 %.

По результатам исследований построена комплексная модель эколого-генетического контроля биосинтеза тимола в эфирном масле *Thymus,* позволяющая прогнозировать уровень его накопления в определенные периоды органогенеза разных генотипов для любых сочетаний [174] и последовательностей экологических лимитирующих факторов среды (Рисунок 7.16). Модель эколого-генетического контроля учитывает два комплексных фактора накопления тимола: биологические особенности вида (генотип) и условия среды, сложившиеся в период вегетации. В соответствии с этим модель состоит из двух блоков: генетического и экологического. Генетический блок характеризует влияние на биосинтез тимола вида культуры и фазы развития растения, экологический – погоды и запасов продуктивной влаги в почве в период вегетации. На рисунке 7.16 показаны связи массовой доли тимола с определяющими факторами. Эти связи лимитируются естественными условиями накопления тимола в эфирном масле *Thymus*. Многие из них сложные, они взаимообусловлены и одновременно охватывают целый комплекс факторов. В соответствии с полученными моделями (Таблица 7.13, Рисунки 7.15–7.16) связи накопления тимола с определяющими факторами можно анализировать, начиная с любого из этих факторов. Учитывая выраженную зависимость биосинтеза компонента от абиотических факторов среды и большую их изменчивость от года к

году и внутри сезона, для большей точности расчеты удобней начинать с учета абиотических факторов среды [162, 174, 177].



Рисунок 7.16 – Модель эколого-генетического контроля биосинтеза тимола в эфирном масле *Thymus*

Фенодинамика процесса биосинтеза тимола характеризуется вполне определенными и устойчивыми показателями. В период бутонизации его массовая доля в эфирном масле увеличивается и достигает максимума в начале цветения. В течение периода цветения синтез тимола сохраняется на высоком уровне с колебаниями под воздействием лимитирующих факторов среды. В конце цветения и во время созревания семян содержание тимола в эфирном масле снижается, достигая минимума в период летне-осеннего отрастания побегов второй генерации.

Впервые определены не только лимитирующие факторы среды, но и доля влияния каждого из них на биосинтез тимола в основные периоды вегетации тимьянов. Установлено, что в условиях Южного берега Крыма основным лим-фактором среды, определяющим интенсивность накопления тимола, является температура воздуха. Выявлено, что в период цветения из-за дефицита осадков массовая доля тимола на

64,2 % зависит от увлажнения почвы. Определены зоны оптимума температуры воздуха и условий увлажнения, обеспечивающих максимальный уровень синтеза тимола в период сбора урожая надземной массы сырья.

Одним из важнейших достоинств полученных моделей является возможность программирования и прогноза содержания тимола в эфирном масле культуры *Thymus*. Построенные регрессионные модели позволяют рассчитать количество тимола в эфирном масле за конкретный год с учетом погодных условий года и влагозапасов почвы. При наличии прогноза погоды можно ориентировочно планировать качество урожая и применять наиболее рациональную агротехнику, устанавливая календарные сроки полевых работ (поливы, сбор сырья и др.) [174]. Тем самым предоставляется возможность учесть влияние на биосинтез тимола наиболее изменчивых и наименее поддающихся регулированию условий среды обитания растений – погоды.

7.5 Реакция многолетних эфиромасличных культур на изменения климата

Особое место в изучении процессов жизнедеятельности растений для практического использования результатов занимают проблемы периодичности и ритмичности их роста, наиболее точно характеризующие степень адаптивности и чувствительности важнейших жизненных функций к непрерывно меняющимся условиям среды [55, 309]. Фенологическое развитие является важным интегральным показателем биологических особенностей растений, закрепленных в генотипе, отражает их экологическую реакцию на воздействие абиотических факторов среды [22, 32].

Способность растений избегать экологического стресса, изменяя ритмы роста и развития, рассматривается как важный механизм их устойчивости к неблагоприятным факторам среды [93, 279]. Наступление морфологических и функциональных новообразований зависит от особенностей растительного организма и экологических условий произрастания [29, 349]. Сроки наступления фенофаз можно рассматривать как адаптацию между генетическими требованиями вида и экологическими условиями местообитания [29, 278]. О степени их изменчивости и устойчивости растений в

меняющихся погодно-климатических условиях с достаточной достоверностью позволяет судить показатель среднего квадратического отклонения (σ), адекватно оценивающий вариабельность (пластичность) сезонных процессов и отражающий степень консерватизма растений [50].

Результаты многолетнего феномониторинга эфиромасличных культур на ЮБК показали значительное колебание их фенoритмов по годам [14, 124, 161, 174, 201, 230, 285]. Установлено, что у перспективных для использования в эфиромасличном производстве Юга России видов тимьянов *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* наибольшей вариабельностью характеризуется фенофаза весеннего отрастания, наименьшей – массового цветения (Рисунки 7.17–7.18; Таблицы 7.14–7.15).

Средние сроки начала весеннего отрастания тимьянов приходятся на середину марта и наибольшее влияние на них оказывает устойчивое повышении температуры воздуха выше +5 °С [164, 174]. Установлено, что на рубеже XX – XXI веков началось активное смещение дат перехода температур через +5 °С весной на более ранние сроки и их значительная межгодовая вариабельность продолжается в настоящее время [193].

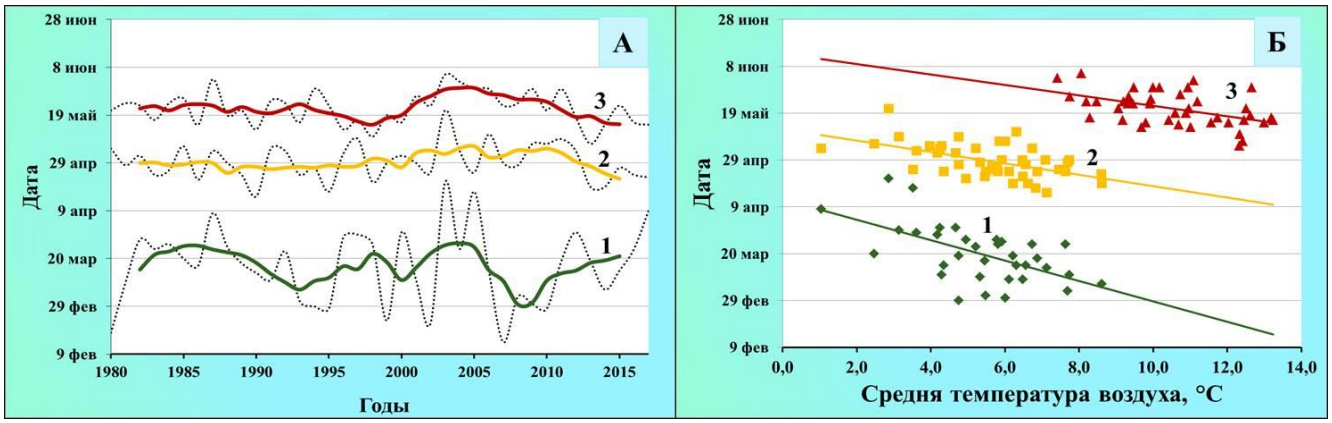
Таблица 7.14 – Степень стабильности сроков наступления фенологических фаз *Th. vulgaris* в условиях ЮБК

Период, годы	Фенологическая фаза								
	Весеннее отрастание			Бутонизация			Массовое цветение		
	Средняя дата	σ	Δ	Средняя дата	σ	Δ	Средняя дата	σ	Δ
1980-2017	16.03	15,8		29.04	7,4		21.05	6,8	
1981-2000	19.03	12,3	3	29.04	6,5	0	21.05	6,1	0
1981-1990	22.03	8,2	6	27.04	6,2	−2	21.05	6,1	0
1991-2000	14.03	14,8	−2	29.04	6,9	0	19.05	6,1	−2
2001-2010	13.03	22,3	−3	3.05	8,2	4	27.05	4,9	6
2011-2017	22.03	10,8	6	26.04	7,6	−3	17.05	7,2	−4

Примечания

1 σ – среднее квадратическое отклонение;

2 Δ – отклонение от среднего многолетнего в днях



Фенофазы: 1 – весеннее отрастание; 2 – бутонизация; 3 – массовое цветение. Выделенные сглаженные кривые на рис. А получены 5-летним скользящим осреднением.

Рисунок 7.17 – Межгодовая изменчивость сроков наступления основных фенофаз *Th. vulgaris* (А) и их связь с температурой воздуха (Б) на Южном берегу Крыма

Выявлено, что при сохранении тенденции смещения данных пороговых температур на более ранние сроки, весеннее отрастание тимьянов в последнее десятилетие стало происходить позднее (Рисунок 7.17). Широкий диапазон адаптационных возможностей, громадный ареал и древность рода *Thymus* L. [49] позволяют предположить, что сдвиг на более позднее развитие может являться защитно-приспособительной реакцией растений к стрессовому воздействию поздних возвратных весенних заморозков, вероятность которых в современных условиях изменения климата на ЮБК возросла [158, 272].

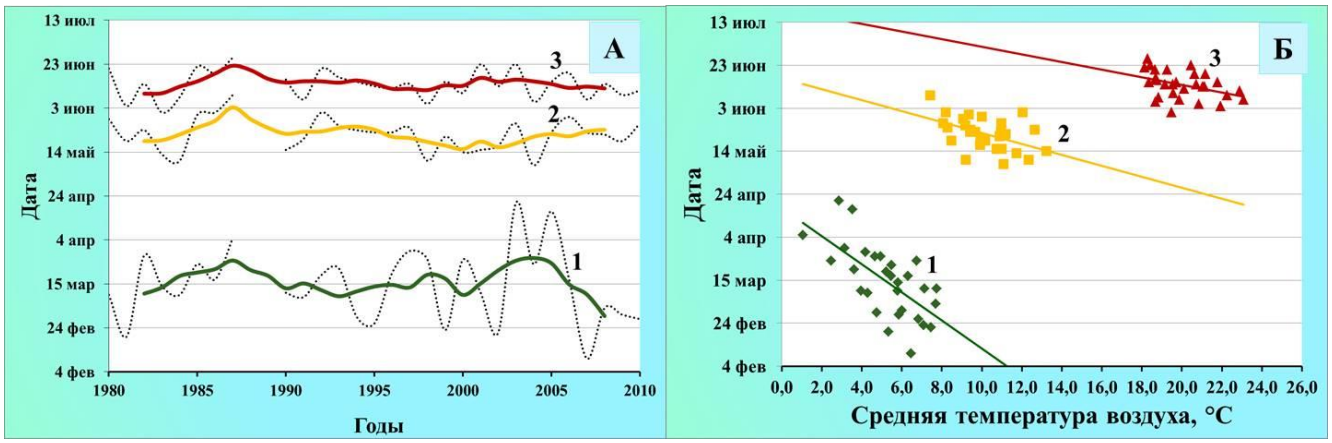
Таблица 7.15 – Степень стабильности сроков наступления фенологических фаз *Th. mastichina* в условиях ЮБК

Период, годы	Фенологическая фаза								
	Весеннее отрастание			Бутонизация			Массовое цветение		
	Средняя дата	σ	Δ	Средняя дата	σ	Δ	Средняя дата	σ	Δ
1980-2010	14.03	16,6		22.05	7,5		13.06	6,4	
1981-2000	16.03	13,0	2	23.05	8,2	1	14.06	3,3	3
1981-1990	16.03	13,6	2	23.05	10,6	1	13.06	8,8	0
1991-2000	14.03	13,2	0	21.05	6,2	−1	12.06	4,7	−1
2001-2010	13.03	22,9	−1	21.05	6,6	−1	14.06	6,1	1

Примечания

1 σ – среднее квадратическое отклонение;

2 Δ – отклонение от среднего многолетнего в днях



Фенофазы: 1 – весеннее отрастание; 2 – бутонизация; 3 – массовое цветение. Выделенные сглаженные кривые (А) получены 5-летним скользящим осреднением.

Рисунок 7.18 – Межгодовая изменчивость сроков наступления основных фенофаз *Th. mastichina* (А) и их связь с температурой воздуха (Б) на Южном берегу Крыма

Анализ результатов расчета показателя σ для генеративных фаз *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* за периоды совпадающих вегетационных сезонов показал, что исследуемые культуры характеризуются определенным сходством сезонной ритмики, свидетельствующей об эндогенных причинах реакции на факторы окружающей среды. Невысокая пластичность по значениям σ характеризует относительную стабильность наступления сроков цветения и свидетельствует об относительной консервативности ритмики цветения растений.

Известно, что наблюдаемые сдвиги в сроках фенодат в первую очередь связывают с температурой предшествующих месяцев [88, 314, 355, 492, 555]. Ряд авторов полагает, что начало активной вегетации растений зависит не столько от дневных, сколько от ночных температур воздуха и скорости его прогревания весной [314, 389, 535, 555, 570]. В целях уточнения данной связи для тимьянов, был проведен многофакторный регрессионный анализ [266]. В качестве климатических переменных, характеризующих сезоны года, использованы средние суточные, средние минимальные и максимальные температуры воздуха с января по июль. В качестве переменных, характеризующих фенологические события – фенодаты весеннего отрастания, бутонизации и массового цветения. При помощи метода пошаговой регрессии было выбрано подмножество независимых переменных с

наибольшим коэффициентом корреляции, найдены связи между фенособытием и температурой воздуха конкретного месяца года, которые подтверждены небольшими, но статистически высоко значимыми коэффициентами детерминации (Таблица 7.16). Выявлено, что даты весеннего отрастания у исследуемых видов, а также бутонизации цветущего в мае *Th. vulgaris* на ЮБК определяются температурами марта. Сроки массового цветения *Th. vulgaris* и бутонизации *Th. mastichina* сопряжены с температурами апреля. Массовое цветение *Th. mastichina* связано с температурой июня. Сопряженный анализ температурного режима и сроков наступления фенологических событий показал, что повышение среднемесячной температуры марта на 1 °С ускоряет начало вегетативных фенофаз в среднем на 4-6 дней, генеративных – на 2 дня (Рисунки 7.17.Б–7.18.Б). При повышении среднемесячной температуры апреля и июня на 1 °С бутонизация и массовое цветение наступают раньше в среднем на 2-3 дня. Наиболее значимое влияние температуры оказывают на вариабельность начала весеннего отрастания побегов (вклад в общую изменчивость составляет до 35-45 %), наименее существенное – на наступление массового цветения (линейная регрессия описывает 16-25 % дисперсии), что свидетельствует о преобладании эндогенных причин в изменении ритмики цветения *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* [160, 193].

Таблица 7.16 – Зависимость сроков наступления фенологических фаз *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* от среднемесячной температуры воздуха в весенне-летний период

Фенологическая фаза (Y)	Месяц (x)	Уравнение тренда	R^2
Th. vulgaris			
Весеннее отрастание	Март	Y = 103,18 – 4,35·x	0,35***
Бутонизация	Март	Y = 133,15 – 2,43·x	0,30***
Массовое цветение	Апрель	Y = 165,50 – 2,24·x	0,25***
Th. mastichina			
Весеннее отрастание	Март	Y = 108,47 – 6,53·x	0,44***
Бутонизация	Апрель	Y = 169,01 – 2,55·x	0,24**
Массовое цветение	Июнь	Y = 201,37 – 1,77·x	0,16*

Примечания

1 R^2 – коэффициент детерминации;

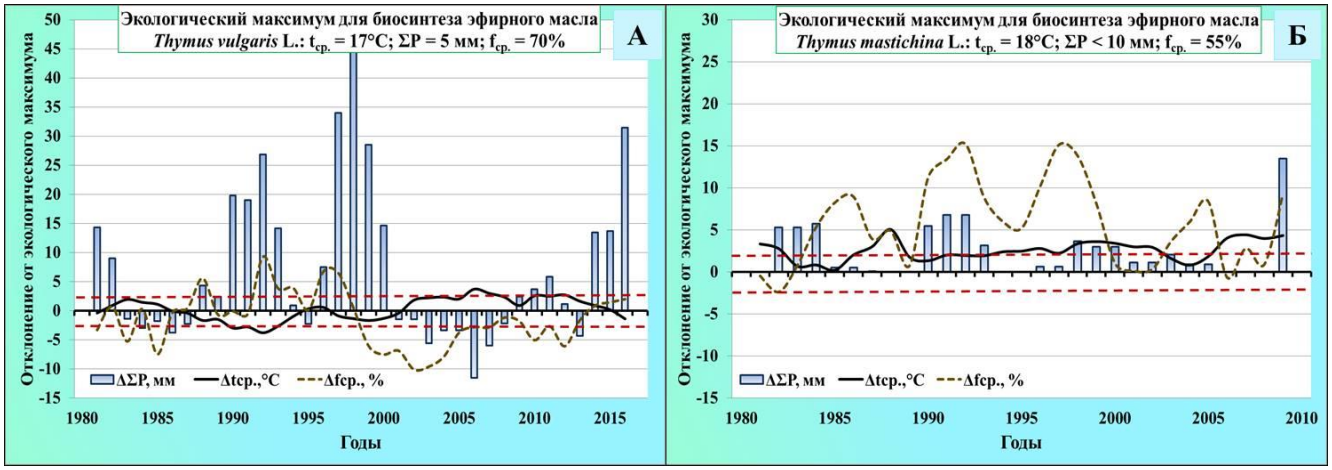
2 степень достоверности при уровнях статистической значимости: * – $p \leq 0,05$; ** – $p \leq 0,01$; *** – $p \leq 0,001$

С целью долгосрочной оценки воздействия возможных климатических изменений на продуктивность эфироносов проведен анализ многолетней динамики и тенденций основных факторов среды, лимитирующих биосинтез эфирного масла в период накопления основной массы цветочного сырья (Рисунок 7.19). Основным вместилищем эфирного масла тимьянов являются железистые трихомы на чашечках цветков [159]. Установлено, что максимальное содержание эфирного масла в цветочном сырье *Th. mastichina* и *Th. vulgaris* наблюдается в фазе массового цветения [172, 179, 180]. Накопление эфирного масла зависит от воздействия целого ряда факторов, и контролируется как внутренними (генотипическими) особенностями, так и внешними (природно-климатическими, географическими и экологическими) условиями [174]. Нами установлено, что экологические максимумы для образования эфирного масла у *Th. mastichina* и *Th. vulgaris* находятся в диапазоне средних температур воздуха +17…+19 °С, относительной влажности воздуха от 55 до 70 % и количестве осадков, не превышающем 5-10 мм в период цветения (Рисунок 7.19). Отрицательное воздействие на накопление эфирного масла оказывают снижение или повышение температуры относительно указанных пределов (особенно выше +22…+24 °С) и суммы осадков более 15-20 мм [174, 181].

Для выделения видимых флуктуаций и динамики изменения основных гидротермических факторов, лимитирующих биосинтез эфирного масла у изучаемых культур в условиях ЮБК рассмотрены количественные данные об аномалиях (Δ) средних суточных температур воздуха в период цветения ($\Delta t_{ср.}$, °С), относительной влажности воздуха ($\Delta f_{ср.}$, %) и суммы осадков (ΔΣР, мм) (Рисунок 7.19).

Распределения и положения экстремумов в хронологическом ряду, приводящие к тому или иному проявлению тенденций исследуемых характеристик гидротермического режима в вековом ходе, показали, что в XXI веке во время цветения *Th. vulgaris* погодные условия за исключением последних лет (суммы осадков превышали 15-20 мм) были удовлетворительными: в 50 % лет температуры воздуха были выше оптимальных, но не превышали +22 °С, условия увлажнения преимущественно находились в зоне оптимума. Выявлено, что период цветения *Th. mastichina* при относительно благоприятных условиях

увлажнения, наблюдалось устойчивое доминирование положительных аномалий температур воздуха, превышающих экологический оптимум. После 2006 года средние температуры воздуха в период цветения превысили критические значения (+22…+24 °С). Данная тенденция усиления температурного стресса в период цветения *Th. mastichina* негативна для синтеза эфирного масла [193].



Аномалии рассчитаны как отклонения от экологического максимума для биосинтеза эфирного масла конкретного вида. Сглаженные кривые аномалий получены 3-летним скользящим осреднением. Пунктирными линиями показано положение экологического оптимума температуры.

Рисунок 7.19 – Многолетние изменения аномалий гидротермических факторов, лимитирующих биосинтез эфирного масла у *Th. vulgaris* (А) и *Th. mastichina* (Б) в период цветения на ЮБК

Таким образом, в результате анализа многолетних фенологических рядов выявлены особенности реакций *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* по схеме «воздействие-отклик» на погодно-климатические изменения факторов среды, что позволяет дать прогнозную оценку поведения растений при дальнейшем потеплении климата.

Лабильность вступления в фазу весеннего отрастания указывает на реализацию адаптационного потенциала *Th. vulgaris* и *Th. mastichina*, а меньшая вариабельность наступления сроков цветения свидетельствует об относительной консервативности ритмики цветения, обусловленной генотипом.

В современных условиях изменения климата наиболее благоприятные погодно-климатические условия произрастания складываются для *Th. vulgaris*. Дальнейший рост температур в июне при сохранении консерватизма ритмики цветения будет оказывать негативное влияние на биосинтез эфирного масла у *Th. mastichina*.

7.6 Прогнозная оценка фенологической реакции и тенденций показателей продуктивности эфироносов на климатические изменения

В результате многолетних интродукционных исследований нами выведены новые перспективные для введения в культуру высокопродуктивные сорта *Thymus*. Государственной комиссией Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений в Государственный реестр селекционных достижений, допущенных к использованию, включены два сорта тимьянов: мастичного (*Thymus mastichina*) – Светлячок (№ 8456189, 2015 г.) и бороздчатого (*Thymus striatus*) – Юбилейный (№ 8260605, 2018 г.) [329]. Передан на Госсортоиспытание сорт тимьяна Ялос (2018 г.) [174, 228].

Th. vulgaris в диком виде растет в северо-западной части Средиземноморья (от Португалии до Греции) и перспективен для возделывания в Крыму, Краснодарском крае, Дагестане [174]. *Th. mastichina* – эндемик Пиренейского полуострова, широко известен как Испанский майоран [395], перспективен для возделывания на Южном берегу Крыма (ЮБК) и Черноморском побережье Кавказа в районе от Сочи до Батуми.

Установлено [161, 174, 180, 181], что оптимальным временем для сбора урожая цветочного сырья тимьянов является фаза массового цветения. В связи с этим, для практических целей важно понимание, каким образом температура влияет на генеративное развитие растений, сроки начала цветения при сложившихся температурных условиях осенне-зимне-весеннего периода, а также возможные их сдвиги вслед за изменениями климата.

В доступной литературе встречаются немногочисленные работы для вечнозеленых видов [384] и единичные – для эфиромасличных культур [174, 301].

Для отработки методики прогнозирования сроков цветения применительно к эфиромасличным культурам, на примере *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* нами протестированы три фенологические модели: M1(GDD_{DOY}) – (5.1)) [442], M2(BC_{DOY}) – (5.2) [368] и M5(SEQ) – (5.5)-(5.7) [436].

Оптимизированные параметры моделей для прогнозирования начала массового цветения тимьянов представлены в таблице 7.17.

Таблица 7.17 – Параметры фенологических моделей для начала массового цветения *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* на Южном берегу Крыма

Параметр	*Th. vulgaris*			*Th. mastichina*		
	Фенологическая модель			Фенологическая модель		
	M1	M2	M5	M1	M2	M5
t_0, дата	1.02	1.01	1.11	1.02	1.01	1.11
T_b, °C	0,0	0,0	4,6	0,0	0,0	4,8
Sf_t, °C	933,4	1089,8	–	1321,7	1496,6	–
T_{opt}, °C	–	–	0,0	–	–	0,0
$t1$, дата	–	–	18.01	–	–	18.03
β	–	–	452,7919	–	–	851,2951
γ	–	–	–0,015	–	–	–0,0164
c	–	0,1	–	–	0,1	–
RMSE, дни	6,7	7,5	6,3	5,9	6,3	6,0

Согласно GDD_{DOY}-модели M1, основанной на аккумуляции тепловых единиц (GDD) с 1 февраля, массовое цветение *Th. vulgaris* на ЮБК наступает при накоплении 933 ± 100 °C, а *Th. mastichina* – 1322 ± 130 °C сумм эффективных температур воздуха выше базовой (*Tb*) температуры воздуха, равной 0 °C. Суммы таких температур (*Tb* = 0 °C) начиная с 1 января при расчетах по модели M2 соответственно составили 1090 ± 119 °C (*Th. vulgaris*) и 1497 ± 140 °C (*Th. mastichina*).

Начальной датой накопления единиц охлаждения в последовательной фенологической модели M5 установлено 1 ноября. В результате проведенных расчетов были определены даты начала накопления тепловых единиц, а также оптимальные (T_{opt}) для накопления единиц охлаждения и базовые (*Tb*) для

накопления тепловых единиц температуры. Даты начала накопления тепловых единиц: для *Th. vulgaris* – 18 января, для *Th. mastichina* – 18 марта. Оптимальная для накопления единиц охлаждения температура для обоих видов составила 0 °С. Базовые температуры для накопления тепловых единиц между исследуемыми видами различались незначительно: +4,6°С для *Th. vulgaris* и +4,8°С – для *Th. mastichina* (Таблица 7.17).

Несмотря на существенные отклонения расчетных значений в отдельные годы, как правило, все три модели на приемлемом уровне описывают межгодовую изменчивость дат цветения. Фактические и рассчитанные по трем моделям (M1, M2, M5) даты цветения тимьянов на Южном берегу Крыма представлены в виде совмещенных графиков (Рисунок 7.20). Довольно точно были смоделированы самое раннее цветение в 2013 году *Th. vulgaris* и самое позднее цветение *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* в 1987 году [200].

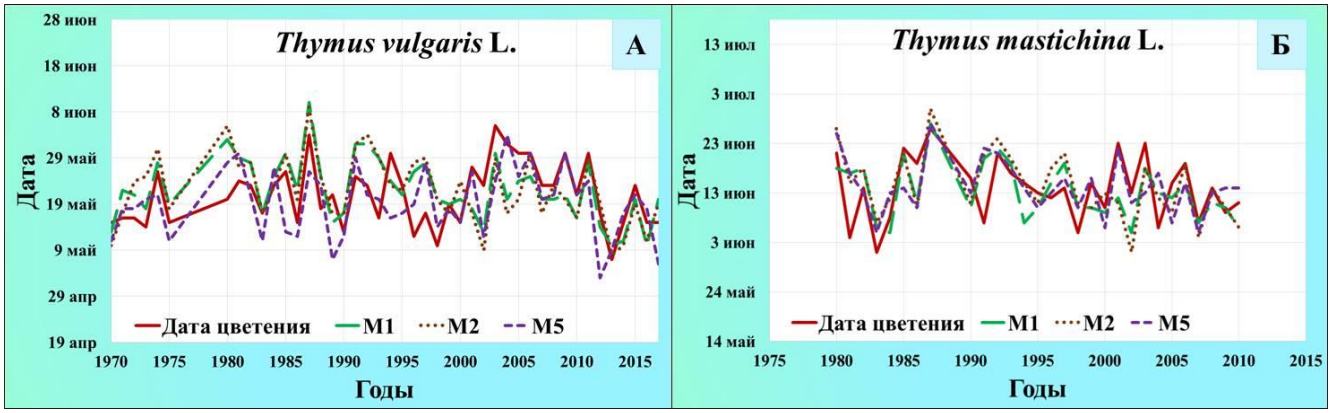


Рисунок 7.20 – Сравнение расчетных и фактических дат цветения *Th. vulgaris* (А) и *Th. mastichina* (Б)

Большинство определенных для моделей M1, M2 и M5 наборов параметров обеспечивают сходное качество прогнозов, близкое к предельной точности фенологических наблюдений, которые находятся в диапазоне от 3 до 8 дней [56, 553]. Наибольшее значение RMSE – 7,5 дней для *Th. vulgaris* и 6,3 дня для *Th. mastichina* было получено при использовании модели M2. Наименьшие расхождения между прогнозными значениями и фактическими датами зацветания тимьянов наблюдались при использовании модели M5, учитывающей аккумуляцию

единиц охлаждения. Для *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* они составляли около 6 дней (Таблица 7.17). Сходные результаты также были получены для более теплолюбивого *Th. mastichina* при расчетах по модели M1. Очень низкие значения коэффициента *c* указывают, что соответствующий процесс – эффект фотопериода для сроков зацветания тимьянов имеет довольно ограниченное значение в условиях ЮБК, поскольку продолжительность светлого времени суток в мае и июне достигает максимальных значений и изменяется незначительно.

По итогам проведенного тестирования для прогнозирования возможных изменений сроков цветения тимьянов в будущих климатических условиях была выбрана фенологическая модель M5. Входными данными модели являлись среднесуточные величины температур воздуха за период с 2021 по 2099 гг., полученные в результате расчетов по климатическому ансамблю из пяти моделей проекта CMIP5 для Южного берега Крыма.

По климатическим сценариям RCP4.5 и RCP8.5 были построены проекции согласованных изменений температурных условий и сроков цветения *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* на 2021–2099 гг.

Для осредненных по 20-летиям периодов с 1981 по 2099 гг. были рассчитаны аномалии дат массового зацветания тимьянов по отношению к периоду 1981–2000 гг. (Таблицы 7.14 и 7.15), принятого базовым (Рисунок 7.21).

Результаты расчетов показали, что для различных климатических сценариев проявилась различная фенологическая реакция растений на прогнозируемый рост температур в течение XXI столетия. При реализации наиболее вероятного климатического сценария RCP4.5 в 2021–2040 гг. по сравнению базовым периодом изменений в сроках цветения *Th. vulgaris* не ожидается (средняя дата 21 мая), а цветение *Th. mastichina* будет происходить, в среднем, на 6 дней раньше (8 июня). К концу XXI века с ростом температур следует ожидать дальнейшего смещения цветения тимьянов на более ранние сроки: *Th. vulgaris* – в среднем на 6 дней, *Th. mastichina* – до 11 дней (Рисунок 7.21.А).

По сценарию RCP4.5 в XXI веке в период цветения *Th. vulgaris* на ЮБК средние суточные температуры воздуха на высотах 200-400 м над уровнем моря для биосинтеза эфирного масла ожидаются в пределах оптимума, а для синтеза тимола –

близкими к оптимальным. В период цветения *Th. mastichina* вероятны температуры в среднем на 1,5-2 °С выше оптимальных значений, но не превышающие критических (Таблица 7.18).

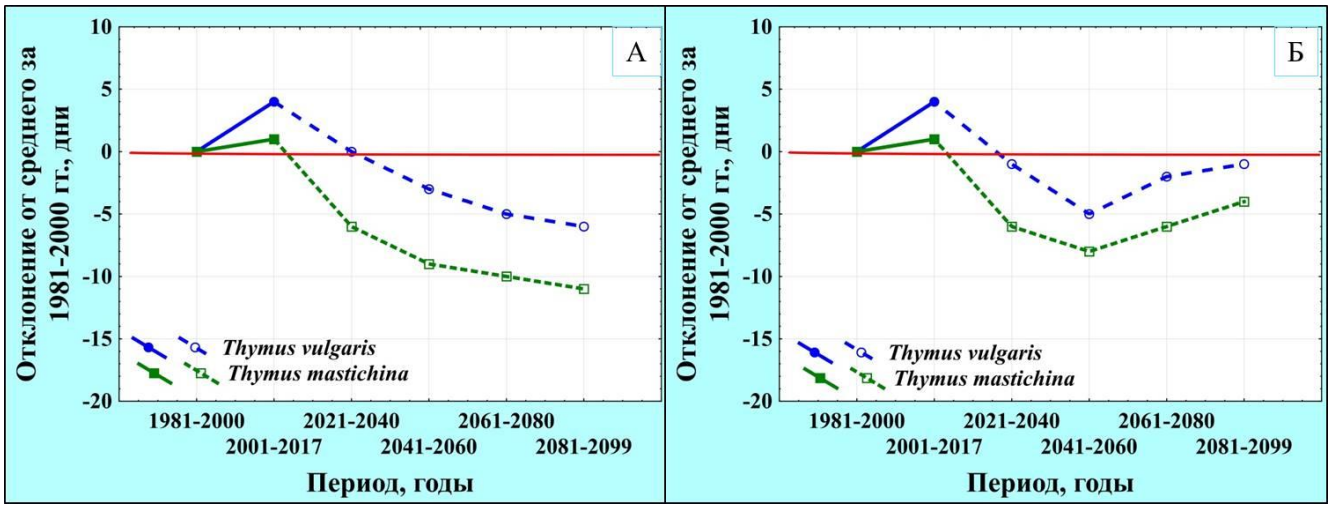


Рисунок 7.21 – Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые (пунктирные линии) аномалии дат массового зацветания *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* на Южном берегу Крыма при климатических сценариях RCP4.5 (А) и RCP8.5 (Б) по отношению к базовому периоду за 1981–2000 годы (базовый период: дата массового цветения *Th. vulgaris* – 21.05; *Th. mastichina* – 14.06)

При реализации жесткого сценария RCP8.5 у исследуемых видов тимьянов по результатам моделирования реакция на интенсивное повышение температур во второй половине XXI века проявится в смещении сроков цветения на более поздние сроки (Рисунок 7.21.Б).

В ближайший 20-летний период 2021–2040 гг. температуры воздуха на побережье в период цветения тимьяном на высотах 200-400 м над уровнем моря еще сохранятся в пределах оптимальных (для *Th. vulgaris*) и допустимых (для *Th. mastichina*) диапазонах для маслообразовательных процессов. К концу XXI века, в 2081–2099 гг. в период цветения *Th. vulgaris* условия для биосинтеза эфирного масла на высотах 200-400 м над уровнем моря ожидаются только на уровне удовлетворительных, а в период цветения *Th. mastichina* – превысят критические. Зоны оптимума предположительно сместятся на высоты 600-800 м над уровнем моря.

Таблица 7.18 – Перспективные оценки температурных условий в период цветения *Th. vulgaris* и *Th. mastichina* на Южном берегу Крыма при климатических сценариях RCP4.5 и RCP4.5

Высота над уровнем моря, м	Показатель	Периоды, сценарии			
		2021–2040 гг.		2081–2099 гг.	
		Виды *Thymus*			
		Th. vulgaris	*Th. mastichina*	*Th. vulgaris*	*Th. mastichina*
RCP4.5					
200	Дата цветения	21.05	8.06	15.05	3.06
200	Температура воздуха, °С	17,5 ± 0,7	20,0 ± 0,8	17,8 ± 0,7	20,5 ± 0,6
400	Дата цветения	22.05	10.06	17.05	5.06
400	Температура воздуха, °С	17,4 ± 0,6	19,5 ± 0,5	17,5 ± 0,6	19,8 ± 0,5
RCP8.5					
200	Дата цветения	20.05	8.06	20.05	10.06
200	Температура воздуха, °С	17,2 ± 0,7	19,8 ± 0,8	20,2 ± 0,8	23,4 ± 0,7
400	Дата цветения	21.05	10.06	22.05	12.06
400	Температура воздуха, °С	16,2 ± 0,6	18,8 ± 0,9	19,8 ± 0,6	22,5 ± 0,7

В результате проведенных исследований определены параметры и протестированы три фенологические модели применительно к эфиромасличным культурам на примере тимьянов. Для моделей М1 и М5 при расчете даты цветения RMSE колебался от 5,9 до 6,7 дней, что приемлемо для фенологических моделей и близко к предельной точности фенологических наблюдений, которые находятся в диапазоне от 3 до 8 дней.

Исходя из эффективности прогноза, лучшей для тимьянов была модель М5, позволяющая учитывать потребности эфиромасличных культур в определенном температурном режиме, необходимом для их развития и роста в осенне-зимне-весенний период. Данная модель может дополнительно использоваться для проецирования возможных в будущем сдвигов во времени сроков цветения растений вслед за изменениями климата, а также для дополнения отсутствующих данных в фенологических временных рядах или для их расширения.

Реакция тимьянов на ожидаемые изменения термических условий позволяет сделать заключение, что при реализации наиболее вероятного сценария RCP4.5, благодаря синхронным с климатическими изменениями сдвигам фенологии, в XXI

веке, на Южном берегу Крыма в период цветения *Th. vulgaris* условия для биосинтеза эфирного масла и его основного компонента тимола будут находиться в зоне, близкой к оптимальной. В период цветения *Th. mastichina* условия для маслообразовательного процесса вероятны в пределах допустимых значений. В случае реализации неблагоприятного климатического сценария RCP8.5, предполагающего значительный рост температур, в первой половине XXI века условия для биосинтеза эфирного масла тимьянов в период цветения будут только удовлетворительными. К концу XXI века вероятно смещение зон оптимума на высоты 600-800 м над уровнем моря.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Описаны методологические подходы экологического моделирования реакции аборигенных и интродуцированных видов растений на изменения климата на примере Южного берега Крыма. На основе созданных и апробированных математических моделей выявлена роль климата, как основного экологического фактора, воздействующего на состояние компонентов экосистем региона. Показана практическая значимость проведенных исследований для прогнозирования адаптивных реакций растений на изменения абиотических факторов среды. На основе анализа многолетних наблюдений на метеостанциях ЮБК выявлена пространственная однородность изменений температуры региона, что упрощает задачу изучения, моделирования, реконструкции недостающих данных, прогнозирования климатических изменений и их воздействий на природно-антропогенные комплексы.

1. Сопряжённый анализ многолетних метеорологических и фенологических данных с 1936 по 2017 гг., охватывающий периоды похолодания и потепления, позволил выявить закономерности экотопической изменчивости сроков наступления весенних фенофаз, являющихся наиболее уязвимыми для модельных видов растений, представленных различными жизненными формами и экологическими группами из естественной и интродуцированной флоры Южного берега Крыма. Установлена согласованность сроков развития большинства видов растений с наблюдаемой климатогенной динамикой, выявлены различия их адаптационных стратегий и степени уязвимости. Максимальные величины смещений фенофазы цветения выявлены у раноцветущих видов растений.

2. Установлено, что в результате глобального потепления, на ЮБК в начале XXI века произошел сдвиг весеннего и летнего климатических сезонов, в 2,5-3 раза увеличилось число аномально жарких дней. Выявлено увеличение количества осадков в зимний период и их снижение в весенне-летний на фоне роста летних температур, что указывает на аридизацию климата. При реализации наиболее вероятного сценария RCP4.5 в ближайшие 10-20 лет в начале весны значительного повышения температур на ЮБК не ожидается, что обусловливает сохранение риска повреждения вегетирующих

растений поздними весенними заморозками. Не предполагается в ближайшее время и сдвига на более ранние сроки наступления фенологического лета.

3. Установлено, что в результате роста температур в начале XXI столетия границы толерантности *Quercus pubescens* и *Sorbus domestica* по факторам термо- и омброрежима на высотах 100-200 м над уровнем моря находятся в зоне пессимума, оптимальные условия отмечены на высотах около 400 м над уровнем моря, на основании чего могут быть спрогнозированы сукцессионные изменения на высотах 100-200 м. К концу XXI столетия по среднему климатическому сценарию ожидается смещение климатических оптимумов произрастания *Quercus pubescens* с 200 до 600 м над уровнем моря, *Juniperus excelsa* – с 200-400 до 600 м, *Juniperus deltoides* – с 100-400 до 600 м, *Arbutus andrachne* – с 100-200 до 400 м, *Cornus mas* – с 400-600 до 800 м, *Carpinus orientalis* – с 200 до 400-600 м и *Sorbus domestica* – с 200-400 до 600 м. Таким образом, при сохранении тенденции роста температур, на ЮБК существует вероятность трансформации ландшафтов и сукцессионных перестроек на высотах около 100-200 и 600 м над уровнем моря.

4. Создана электронная база метеорологических и фенологических данных в среде Microsoft Excel. На примере простых и комбинированных фенологических моделей разработана доступная универсальная методика построения связей процессов живой природы с метеорологическими данными с использованием электронно-табличного моделирования и оптимизации. Из разработанных оригинальных 225 моделей выделено 19 моделей, позволяющих адекватно описать и спрогнозировать фенологический отклик модельных видов растений на изменения погодных условий, сделана перспективная оценка их ожидаемой реакции на климатические изменения по сценариям RCP4.5 и RCP8.5 на 2021–2099 гг. По результатам моделирования предполагается, что в 2021–2040 гг. значительных отклонений от средних показателей фенологического развития периода 2001–2017 гг. не ожидается, за исключением сроков поллинации *Juniperus excelsa* и цветения *Cornus mas*. Из-за недостаточных условий охлаждения на высотах 100-200 м над уровнем моря при реализации сценария RCP8.5 в последней четверти XXI столетия существует вероятность сдвига начальных фаз вегетации у некоторых древесно-кустарниковых видов растений на более поздние даты.

5. Установлено, что основными лимитирующими процесс опыления экологическими факторами на ЮБК для *Juniperus excelsa* являются температура воздуха и обилие осадков, у *Juniperus deltoides* – температура, влажность воздуха и обилие осадков. При любых сценариях развития климата после 2020 г. для *J. deltoides* увеличивается вероятность ухудшения условий для процесса опыления, связанных с низкой относительной влажностью воздуха, после 2060 г. при реализации жёсткого сценария RCP8.5 возможно более позднее массовое пыление, что усилит лимитирующее значение влажности воздуха. Для *J. excelsa* существует высокая вероятность прохождения фазы лёта пыльцы при низких зимних температурах и избыточном количестве осадков, что ухудшит условия для опыления и естественного возобновления. Эти данные могут быть использованы при разработке стратегии сохранения естественных сообществ с участием данных видов на Южном берегу Крыма.

6. На основании изучения адаптивной реакции фотосинтетического аппарата и водного обмена некоторых декоративных вечнозелёных интродуцентов ЮБК на действие абиотических факторов, их стратегии в поддержании оптимального, в соответствии с условиями среды, водного баланса определены кардинальные точки световой кривой, экологические оптимумы внешней среды, обеспечивающие максимум фотосинтетической активности. На примере *Nerium oleander* выбраны 13 наиболее информативных параметров и на их основе созданы базовые шкалы для эколого-физиологической паспортизации древесно-кустарниковых интродуцентов и потенциальной оценки перспектив их использования.

7. Разработаны методологические подходы с использованием численных методов моделирования, позволяющие объединить в один комплекс научные исследования по интродукции, селекции и их практическую реализацию на примере эфиромасличных культур рода *Thymus*. На основании анализа выявленных основных абиотических факторов среды, лимитирующих урожайность сырья, биосинтез эфирного масла и его основных компонентов, построена комплексная модель эколого-генетического контроля биосинтеза ценного компонента эфирного масла – тимола. Выявлены оптимальные условия культивирования видов рода *Thymus* при реализации двух климатических сценариев.

ПРАКТИЧЕСКИЕ РЕКОМЕНДАЦИИ

При анализе пригодности экотопа для произрастания некоторого вида, целесообразно определять участки территории, где данный вид произрастать не может. На таких участках интервал толерантности вида по одному из рассмотренных экотопических факторов не пересекается с величиной данного фактора. Аналогичным образом карты экотопических ограничений могут быть получены для любого вида.

Созданные на базе MS Excel с использованием инструмента «Поиск решения» шаблоны для расчета параметров различных моделей, сопряженных с метеопараметрами, можно использовать в прикладных областях биологии.

Простые фенологические модели можно использовать для прогнозирования фенодат в современных климатических условиях. Последовательные модели могут дополнительно использоваться для проецирования возможных в будущем сдвигов во времени периода вегетации вслед за изменениями климата, а также для дополнения отсутствующих данных в фенологических временных рядах или для их расширения.

Представленная методология прогнозирования на основе фенологических и метеорологических данных может быть применена для прогноза цветения аллергенов, развития вредителей и болезней, фенологии животных.

При исследовании световой зависимости фотосинтеза для сравнения между собой видов растений по отношению к световому фактору предпочтительно применять одну, наиболее подходящую для всех видов, функцию.

Полученные данные об экологических предпочтениях *Nerium oleander*, *Laurus nobilis* и *Aucuba japonica variegata* могут быть эффективно использованы как для селекции растений, так и для их коммерческого выращивания.

Одним из важнейших достоинств полученных моделей для тимьянов является возможность прогнозирования массовой доли эфирного масла и содержания в нём основных компонентов. Построенные регрессионные модели позволяют рассчитать количество тимола в эфирном масле за конкретный год с учетом погодных условий года и влагозапасов почвы.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

ЮБК – Южный берег Крыма

НБС–ННЦ – Никитский ботанический сад – Национальный научный центр

ООПТ – Особо охраняемая природная территория

СНГ – Содружество Независимых Государств

МГЭИК – Межправительственная группа экспертов по изменению климата

КГМСХИ – Консультативная Группа Международных сельскохозяйственных исследований

ВМО – Всемирная метеорологическая организация

РЧК – равновесная чувствительность климата

РТК – репрезентативная траектория концентрации

ПГ – парниковые газы

CO_2 – углекислый газ

ФАР – фотосинтетически активная радиация

ПЗВ – последний заморозок весной

ПЗО – последний заморозок осенью

в.н.у.м. – высота над уровнем моря

RCP – Representative Concentration Pathway

CMIP – Coupled Model Intercomparison Project

CIAT – International Centre for Tropical Agriculture

CCAFS – Climate Change, Agriculture and Food Security

AgMERRA – AgMIP climate forcing dataset based on the NASA Modern-Era Restrospective Analysis for Research and Applications (MERRA)

BCC – Beijing Climate Center

IPSL – Institute Pierre-Simon Laplace

NIES – National Institute for Environmental Studies

JAMSTEC – Japan Agency for Marine- Earth Science and Technology

MPI – Max Planck Institute

P_N – скорость видимого фотосинтеза

R_{total} – суммарное дыхание

R_D – темновое дыхание

R_{PR} – фотодыхание

E – транспирация

g_s – устьичная проводимость

P_N/E, *отн.ед.* – эффективность использования воды на транспирацию

R_{total}/Pg, % – доля дыхательных затрат от гроссфотосинтеза

φ, мкмольCO_2/мкмоль квантов – квантовый выход фотосинтеза

LCP, мкмоль/(м^2·с) – световой компенсационный пункт

НВ, % – наименьшая влагоёмкость почвы

г. – год

см – сантиметр

мм – миллиметр

% – проценты

мкмоль – микромоль

мкмоль/(м^2·с) – величина газообмена, ФАР

мг H_2O/(м^2·с) – величина транспирации

мм/с – величина устьичной проводимости

мкмольCO_2/(м^2·с) – скорость видимого фотосинтеза, дыхания

°С – градус Цельсия

$t_в$, °С – температура воздуха

f, % – относительная влажность воздуха

$t_л$, °С – температура листа

SWC, % от НВ – влажность почвы

Σt,°С >10 – суммы активных температур воздуха выше 10°С

Rc, pH почвы – кислотность почвы

tmVII, °С – термофактор – средняя температура июля

tm>10, °С – термофактор – суммы активных температур ваздуха выше 10 ºС

Om, мм – омброфактор – аридность-гумидность, мм

Cr – криофактор – средняя температура февраля, ºС

Kn – континентальность, %

Hd – увлажнение – индекс сухости Будыко

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Адаменко, Т. И. Перспективы украинского зернового рынка в контексте потепления климата / Т. И. Адаменко // Зерновой форум-2008 : VII международная конф. (Ялта, 26–27 мая 2008 г.). – Ялта : [б. и.], 2008. – С. 54–62.

2. Аненхонов, О. А. Климатогенная динамика растительного покрова: от популяций до регионов и ботанико-географических зон / О. А. Аненхонов // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии : матер. II Всеросс. конф. с междунар. участием (Иркутск, Кырен, 11–15 сентября 2017 г.). – Иркутск : Изд-во Ин-та географии им. В. Б. Сочавы СО РАН. – 2017. – С. 105–107.

3. Анисимов, О. А. Моделирование мощности сезонноталого слоя с учётом изменений климата и растительности: прогноз на середину XXI века и анализ неопределенностей / О. А. Анисимов, В. А. Кокорев // Криосфера Земли. – 2017. – Т. 21, № 2. – С. 3–10. DOI: 10.21782/KZ1560-7496-2017-2(3-10)

4. Анисимов, О. А. Об оптимальном выборе гидродинамических моделей для оценки влияния изменений климата на криосферу / О. А. Анисимов, В. А. Кокорев // Лед и Снег. – 2013. – Т. 53, № 1. – С. 83–92.

5. Анисимов, О. А. Об оценках изменений климата регионов России в XX в. и начале XXI в. по данным наблюдений / О. А. Анисимов, Е. Л. Жильцова // Метеорология и гидрология. – 2012. – № 6. – С. 95–107.

6. Анисимов, О. А. Пространственные и временные закономерности динамики температуры воздуха на территории России в XX – начале XI века / О. А. Анисимов, Е. Л. Жильцова, В. А. Кокорев // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2011. – Т. 24. – С. 83–98.

7. Антропогенные изменения климата / под ред. М. И. Будыко, Ю. А. Израэля. – Л. : Гидрометеоиздат, 1987. – 405 с.

8. Антюфеев, В. В. Агроклиматические, микроклиматические и почвенные условия в приморской полосе Южного берега Крыма. Теоретические основы и практические рекомендации для рационального размещения растений при реконструкции насаждений / В. В. Антюфеев, Р. Н. Казимирова, А. П. Евтушенко // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2014. – Т. 137. – С. 5–25.

9. Антюфеев, В. В. Агроклиматический потенциал субтропического садоводства в Крыму / В. В. Антюфеев // Известия Оренбургского государственного аграрного

университета. – 2015. – № 4 (54). – С. 185–188.

10. Антюфеев, В. В. Исторический обзор климатологических исследований Никитского сада в связи с интродукцией растений / В. В. Антюфеев // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2003. – Т. 121. – С. 118–126.

11. Афифи, А. Статистический анализ: Подход с использованием ЭВМ / А. Афифи, С. Эйзен. – М. : Мир, 1982. – 488 с.

12. Аэроландшафтно-индикационные методы при региональных инженерно-геологических исследованиях / Под ред. С. В. Викторова, А. В. Садова. – М. : Недра, 1981. – 203 с.

13. Базилевский, М. П. Методические и инструментальные средства построения некоторых типов регрессионных моделей / М. П. Базилевский, С. И. Носков // Системы. Методы. Технологии. – 2012. – № 1 (13). – С. 80–87.

14. Бакова, Н. Н. Особенности некоторых видов чабера при интродукции на Южный берег Крыма / Н. Н. Бакова, Л. А. Хлыпенко, Е. В. Кин, Т. И. Орёл // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях и дендропарках Евразии : материалы XII Международной научной конференции (Полтава, 1 сентября 2000 г.). – Полтава : издательство Terra, 2000. – С. 20–22.

15. Балаур, Н. С. Новая технология мониторинга CO_2-обмена у растений / Н.С. Балаур, В. А. Воронцов, Э. И. Клейман, Ю. Д. Тон // Физиология растений. – 2009. – Т. 56. – С. 466–470.

16. Балаур, Н. С. Особенности фотодыхания фотосинтетически активных органов у С3-растений / Н. С. Балаур, В. А. Воронцов, Л. Ф. Меренюк // Физиология растений. – 2013. – Т. 60, № 2. – С. 174–183.

17. Балинова, В. С. Статистика в вопросах и ответах: Учеб. Пособие / В. С. Балинова. – М.: ТК. Велби, изд-во Проспект, 2004. – 344 с.

18. Балковая, Е. Н. Физиолого-биохимическая характеристика эфирно-масличных растений / Е. Н. Балковая. – Днепропетровск : [б. и.], 1958. – 184 с.

19. Банаева, Ю. А. Исследование химического состава эфирного масла представителей рода *Thymus* L., произрастающих на Алтае / Ю. А. Банаева, Л. М. Покровский, А. В. Ткачев // Химия растительного сырья. – 1999. – № 3. – С. 41–48.

20. Баранов, А. И. Низкие температуры воздуха в Крыму / А. И. Баранов // Записки Государственного Никитского опытного ботанического сада – 1931. – Т. 17. – Вып. 3. – С. 39.

21. Башарин, Д. В. Вероятные изменения в поле температуры и осадков в Европе к концу текущего столетия / Д. В. Башарин, А. Б. Полонский, Г. Станкунавичус // Экологическая безопасность прибрежной и шельфовой зон моря. – 2013. – № 27. – С. 174–178.

22. Бейдеман, И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ / И. Н. Бейдеман. – Новосибирск : Изд-во Наука, 1974. – 156 с.

23. Боков, В. А. История изучения ландшафтно-экологических процессов в Крыму и их классификация / В. А. Боков // Трансформация ландшафтно-экологических условий в Крыму в XX веке – начале XXI века. – Симферополь : [б. и.], 2010а. – С. 23–35.

24. Боков, В. А. Природные предпосылки формирования ландшафтно-экологических процессов / В. А. Боков, А. И. Лычак // Трансформация ландшафтно-экологических условий в Крыму в XX веке – начале XXI века. – Симферополь : [б. и.], 2010б. – С. 36–66.

25. Боков, В. А. Экогеодинамика Крымского региона: концептуальные подходы / В. А. Боков // Геополитика и экогеодинамика регионов. – 2003. – Вып. 1. – С. 7–11.

26. Болондинский, В. К. Исследование дыхания ветвей и стволов карельской березы и березы повислой / В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен // Труды Карельского научного центра РАН. – 2015. – № 12. – С. 66–79. DOI: 10.17076/eb249

27. Болондинский, В. К. Исследование световой зависимости фотосинтеза у карельской березы и березы повислой в условиях разной обеспеченности элементами минерального питания / В. К. Болондинский, Л. М. Виликайнен // Труды Карельского научного центра РАН. – 2014. – № 5. – С. 207–213.

28. Бороевич, С. Принципы и методы селекции растений / С. Бороевич. – М. : Колос, 1984. – 344 с.

29. Булах, П. Е. Теория устойчивости в интродукции растений / П. Е Булах, Н. И. Шумик. – Киев: Наукова думка, 2013. – 151 с.

30. Булыгин, Н. Е. Биологические основы дендрофенологии / Н. Е. Булыгин. – Л. : ЛТА, 1982. – 80 с.

31. Булыгин, Н. Е. О фенологической тенденции и цикличности в вековых фенологических рядах на Северо-Западе России / Н. Е. Булыгин, З. Н. Довгулевич // Лесоводство, лесные культуры и почвоведение : межвуз. сб. науч. трудов. – Л. : [б. и.], 1974. – Вып. 3. – С. 25–32.

32. Булыгин, Н. Е. Фенологические особенности некоторых видов *Larix* Mill. в Санкт-Петербурге / Н. Е. Булыгин, Ю. Г. Калугин // Растительные ресурсы. – 2000. – Вып. 3. – С 39–47.

33. Буторина, Т. Н. Биоклиматическое районирование Красноярского края / Т. Н. Буторина. – Новосибирск : Наука, 1979 – 231 с.

34. Буюкли, М. Лаванда и ее культура в СССР / М. Буюкли. – Кишинев : Картя Молдовеняскэ, 1969. – 326 с.

35. Важов, В. И. Агроклиматическое районирование Крыма / В. И. Важов // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1977. – Т. 71. – С. 92–120.

36. Важов, В. И. Оценка микроклимата территории Никитского ботанического сада / В. И. Важов, В. В. Антюфеев // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1984. – Т. 93. – С. 118–127.

37. Васфилов, С. П. Влияние параметров фотосинтеза на продолжительность жизни листа / С. П. Васфилов // Журнал общей биологии. Экология, ботаника, физиология. – 2015. – Т. 76, № 3. – С. 225–243.

38. Ведюшкин, М. А. Климат и растительность суши: взгляд с позиций явления гистерезиса / М. А. Ведюшкин, П. А. Колосов, А. А. Минин, Р. Г. Хлебопрос // Лесоведение. – 1995. – № 1. – С. 3–14.

39. Волков И. В. Введение в экологию высокогорных растений / И. В. Волков. – Томск : Из-во ТГПУ, 2002. – 171 с.

40. Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации : техническое резюме. – М. : Росгидромет, 2014. – 94 с.

41. Гаджиева, Т. Г. Компонентный состав видов рода *Thymus* / Т. Г. Гаджиева, Ф. Ю. Касумов // Химия природных соединений. – 1987. – № 6. – С. 920.

42. Гаевский, Н. А. Сравнительная оценка фотосинтетической активности у ряда растений Южной Сибири (п. Жемчужный, республика Хакасия) / Н. А. Гаевский, Е. А. Иванова, М. А. Дубровская // Геоэкологические проблемы степных регионов : матер. VI междунар. симпозиума и VIII междунар. школы-семинара. – Оренбург: ИПК «Газпромпечать» ООО «Оренбурггазпромсервис», 2012. – С. 165–168.

43. Гаркуша, Л. Я. Разнообразие ландшафтов Крыма со средиземноморскими элементами флоры / Л. Я. Гаркуша, Л. А. Багрова, Е. А. Позаченюк // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского. Сер. География. – 2012. – Т. 25 (64), № 2. – С. 36–47.

44. Гармаш, Е. В. Митохондриальное дыхание фотосинтезирующей клетки / Е. В. Гармаш // Физиология растений. – 2016. – Т. 63, №1. – С. 17–30. DOI: 10.7868/S001533031506007X

45. Гейдеман, Т. С. О классификации лесных фитоценозов Молдавии / Т. С. Гейдеман // Дубравы Центральной Молдавии. – Кишинев : Картя Молдовеняскэ, 1968. – С. 5–14.

46. География Крыма / Под ред. П. Д. Городецкого и В. Б. Кудрявцевой. – Симферополь : Крымучпедгиз, 1995. – 224 с.

47. Главная геофизическая обсерватория им. А. И. Воейкова (ГГО). Раздел «Изменения климата в России в 21 веке (модели CMIP 5)» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://voeikovmgo.ru/ru/izmenenie-klimata-v-rossii-v-xxi-veke?id=613. (дата обращения 10.07.2018).

48. Говоркова, В. А. Оценка пригодности моделей общей циркуляции атмосферы и океана CMIP3 для расчетов будущих изменений климата России / В. А. Говоркова, В. М. Катцов, В. П. Мелешко, Т. В. Павлова, И. М. Школьник // Метеорология и гидрология. – 2008. – № 8. – С. 5–20.

49. Гогина, Е. Е. Изменчивость и формообразование в роде Тимьян / Е. Е. Гогина. – М. : Наука, 1990. – 208 с.

50. Головкин, Б. Н. Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ / Б. Н. Головкин. − Л. : Наука, 1973. − 264 с.

51. Головко, Т. К. Дыхание растений (физиологические аспекты) / Т. К. Головко. – СПб.: Наука, 1999. – 204 с.

52. Головко, Т. К. Мезоструктура и активность фотосинтетического аппарата трех видов растений сем. Crassulaceae в холодном климате / Т. К. Головко, И. В. Далькэ, Д. С. Бачаров // Физиология растений. – 2008. – Т. 55. – № 5. – С. 671–680.

53. Голубев, В. Н. Биологическая флора Крыма / В. Н. Голубев. – Ялта, 1996. – 86 с.

54. Голубев, В. Н. Методические рекомендации по геоботаническому изучению и классификации растительности Крыма / В. Н. Голубев, В. В. Корженевский. – Ялта, ГНБС, 1985. – 37 с.

55. Гордеев, А. В. Биоклиматический потенциал России: меры адаптации в условиях изменяющегося климата / А. В. Гордеев, А. Д. Клещенко, Б. А. Черняков, О. Д. Сиротенко, В. Н. Темников, И. Б. Усков, В. А. Романенков, Д. И. Рухович. – М. : [б. и.], 2008. – 206 с.

56. Гордеев, А. В. Биоклиматический потенциал России: теория и практика / А. В. Гордеев, А. Д. Клещенко, Б. А. Черняков, О. Д. Сиротенко ; под ред. А. В. Гордеева. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. – 512 с.

57. Горышина, Т. К. Экология растений / Т. К. Горышина. – М. : Высшая школа, 1979. – 368 с.

58. Горяев, М. Методы исследования эфирных масел / М. Горяев, И. Плива. – Алма-Ата : Изд-во АН КазССР, 1961. – 752 с.

59. Григоров, А. Н. Можжевельник высокий (*Juniperus excelsa* Bieb.) в Крыму (биоэкологические особенности, возобновление и охрана): автореф. дис. … канд. биол. наук: 03.00.05 / А. Н. Григоров. – Киев, 1983. – 22 с.

60. Григоров, А. Н. Семеношение и качество семян можжевельника высокого в Крыму / А.Н. Григоров // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1979. – Вып. 3 (40). – С. 10–13.

61. Григорьев, А. А. Классификация климатов СССР / А. А. Григорьев, М. И. Будыко // Известия АН СССР. – 1959. – № 3. – С. 13–19.

62. Григорьева, Е. А. Динамика временных границ вегетационного периода в южной части российского Дальнего Востока / Е. А. Григорьева // Региональные проблемы. – 2009. – № 12. – С. 29–34.

63. Грингоф, И. Г. Основы сельскохозяйственной метеорологии / И. Г. Грингоф, А. Д. Клещенко. – Обнинск : ФГБУ «ВНИИГМИ-МЦД», 2011. – Т. 1 : Потребность сельскохозяйственных культур в агрометеорологических условиях и опасные для сельскохозяйственного производства погодные условия – 808 с.

64. Груза, Г. В. Наблюдаемые и ожидаемые изменения климата России: температура воздуха / Г. В. Груза, Э. Я. Ранькова. – Обнинск : ФГБУ «ВНИИГМИ-МДЦ», 2012. – 194 с.

65. Губанова, Т. Б. Сравнительная характеристика устойчивости некоторых интродуцентов в коллекции Никитского (НБС-ННЦ) ботанического сада к погодным условиям зимы 2011-2012 года / Т. Б. Губанова, В. А. Браилко // Чорноморський ботанічний журнал. – 2013. – Т. 9, № 2 – С. 300–308.

66. Далькэ, И. В. Эффективность использования световой энергии тепличной культурой салата / И. В. Далькэ, А. В. Буткин, Г. Н. Табаленкова, Р. В. Малышев, Е. Е. Григорай, Т. К. Головко // Известия Тимирязевской сельскохозяйственной академии. – 2013. – Вып. 5. – С. 60–68.

67. Джамеев, В. Ю. Использование программы Microsoft Excel для проведения статистических расчетов в биологическом эксперименте. Пособие для практических занятий по спецкурсу «Основы научных исследований» / В. Ю. Джамеев. – Харьков : Курсор, 2013. – 72 с.

68. Дидух, Я. П. Растительный покров Горного Крыма / Я. П. Дидух. – Киев : Наукова думка, 1992. – 294 с.

69. Дидух, Я. П. Фітоіндикація екологічних факторів / Я. П. Дидух, П. Г. Плюта. – К.: Наук. думка, 1994. – 280 с.

70. Дмитриева, С. И. Опыт применения экологических шкал для сравнения условий произрастания растений / С. И. Дмитриева, И. В. Савченко // Биол. науки. – 1975. – № 10. – С. 70 –74.

71. Додонов, О. Г. Оптимізаційні моделі еволюційного програмування в Excel: розв'язання задачі комівояжера з обмеженнями all different / О. Г. Додонов, А. І. Кузьмичов // Реєстрація, зберігання і обробка даних. – 2011. – Т. 13, № 3. – С. 3–16.

72. Доклад о климатических рисках на территории Российской Федерации / [ред. В. М. Катцов]. – Спб. : Росгидромет, 2017. – 106 с.

73. Доклад об особенностях климата на территории Российской Федерации за 2016 год. – М. : Росгидромет, 2017. – 70 с.

74. Дорогова, Ю. А. Экологическая характеристика ценопопуляций липы сердцевидной в подзоне хвойно-широколиственных лесов / Ю. А. Дорогова, Л. А. Жукова // Вестник Казанского государственного аграрного университета. – Казань, 2009. – № 2 (12). – С. 155 –160.

75. Доспехов, Б. А. Методика полевого опыта (с основами статистической обработки результатов исследований). 5-е изд., доп. и перераб. / Б. А. Доспехов. – М. : Агропромиздат, 1985. – 351 с.

76. Драгавцев, В. А. Эколого-генетическая модель организации количественных признаков растений / В. А. Драгавцев // Сельскохозяйственная биология. – 1995. – № 5. – С.20–30.

77. Драгавцева, И. А. Анализ тенденций наступления природных стресс-факторов среды и преодоление их негативного воздействия на плодовые культуры юга России / И. А. Драгавцева, А. А. Кузьмина, С. Н. Артюх, В. С. Акопян. – Краснодар : СКЗНИИСиВ, 2011. – 48 с.

78. Драган, Н. А. Структура почвенного покрова ялтинского горно-лесного природного заповедника / Н. А. Драган // Ученые записки Таврического национального университета им. В. И. Вернадского Серия: География. – 2009. – Т. 22 (61). – № 2. – С.14–26.

79. Дроздов, С. Н. Возможности использования многофакторного эксперимента в исследовании эколого-физиологических характеристик растений / С. Н. Дроздов, Е. С. Холопцева // Ученые записки / Петр. ГУ. – 2013. – № 2 (131). – С. 11–15.

80. Дымников, В. П. Моделирование климата и его изменений: Современные проблемы / В. П. Дымников, В. Н. Лыкосов, Е. М. Володин // Вестник РАН. – 2012. – Т. 82, № 3. – С. 227–236.

81. Екофлора України / Под ред. Я. П. Дідуха. – Київ : Фітосоціоцентр, 2000. – Т. 1. – 284 с.

82. Ена, А. В. Природная флора Крымского полуострова / А. В. Ена. – Симферополь: Н.Оріанда, 2012. – 232 с.

83. Ена, А. В. Реликтовый земляничник / А. В. Ена // Природа. – 1990. – № 12. – С. 42–48.

84. Ефимов, В. В. Моделирование изменений климата в Черноморском регионе в XXI столетии / В. В. Ефимов, Е. М. Володин, А. Е. Анисимов // Морской гидрофизический журнал. – 2015. – № 2 (182). – С. 3–14.

85. Жмылёв, П. Ю. Влияние времени схода снега на начало активной вегетации растений с эндогенным и экзогенным покоем / П. Ю. Жмылёв, А. П. Жмылёва, Е. А. Карпухина, А. В. Титовец // Актуальные проблемы экологии и природопользования.– М. : Изд-во РУДН, 2006. – Вып. 8 (1). – С. 9–15.

86. Жмылёв, П. Ю. Фенологическая пластичность растений и возможные механизмы изменения феноритмотипа в связи с потеплением климата: обсуждение результатов многолетних и краткосрочных наблюдений / П. Ю. Жмылёв, А. П. Жмылёва, Е. А. Карпухина, Н. Г. Прилепский, А. Рибау, А. Шоттл // Труды Звенигородской биологической станции им. С.Н. Скадовского. – М. : Изд-во МГУ, 2005. – Т. 4. – С. 154–165.

87. Жмылёва, А. П. Влияние экологических факторов на время зацветания лесных растений средней полосы России : дис. ... канд. биол. наук : 03.00.16 / Жмылёва Александра Павловна. – М., 2009. – 196 с.

88. Жмылёва, А. П. Фенологическая реакция лесных растений на потепление климата: рано- и поздноцветущие виды / А. П. Жмылёва, Е. А. Карпухина, П. Ю. Жмылёв // Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2011. – № 2. – С. 5–15.

89. Жукова, Л. А. Оценка экологической валентности видов основных эколого-ценотических групп / Л. А. Жукова // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность: в 2 кн. – М.: Наука, 2004. – Кн. 1. – С. 256–270.

90. Жукова, Л. А. Экологические шкалы и методы анализа экологического разнообразия растений: монография / Л. А. Жукова, Ю. А. Дорогова, Н. В. Турмухаметова,

М. Н. Гаврилова, Т. А. Полянская; под общ. ред. проф. Л.А. Жуковой. – Мар. гос. ун-т. – Йошкар-Ола, 2010. – 368 с.

91. Зайцев, Г. Н. Методика биометрических расчетов / Г. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1973. – 256 с.

92. Зайцев, Г. Н. Оптимум и норма в интродукции растений / Г. Н. Зайцев. – М.: Наука, 1983. – 272 с.

93. Зайцев, Г. Н. Фенология древесных растений / Г. Н. Зайцев. – М. : Наука, 1981. – 120 с.

94. Заленский, О. В. Эколого-физиологические аспекты изучения фотосинтеза. (Тимирязевские чтения, XXXVII) / О. В. Заленский. – Л. : Наука, 1977. – 56 с.

95. Замолодчиков, Д. Влияние изменений климата на леса России: зафиксированные воздействия и прогнозные оценки / Д. Замолодчиков, Г. Краев // Устойчивое лесопользование. – 2016. – № 4 (48). – С. 23–31.

96. Затучный, В. Л. Биология и особенности агротехники лаванды в МССР / В. Л. Затучный, М. Х. Кигельман // Труды ВНИИМК. – 1972. – Вып. 2. – С. 24–39.

97. Зац, В. И. Гидротермический режим Южного берега Крыма / В. И. Зац, О. Я. Лукьяненко, Г. В. Яцевич. – Л.: Гидрометеоиздат, 1966. – 120 с.

98. Зац, Е. Н. Характеристика климатических условий в Никитском ботаническом саду / Е. Н. Зац // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1960. – Т. 32. – С.161–167.

99. Звалинский, В. И. Количественное описание морских экосистем. I. Общие подходы / В. И. Звалинский // Известия ТИНРО. – 2008. – Т. 152. – С. 132–153.

100. Звалинский, В. И. Формирование первичной продукции в море / В. И. Звалинский // Известия ТИНРО. – 2006. – Т. 147. – С. 277–304.

101. Земшан, А. Я. Адаптационные возможности сорта и учет экологических факторов при размещении виноградников / А. Я. Земшан // Почва, климат, виноград. – Кишинев : ИПФ «Центральная типография». – 2000. – С.20–50.

102. Злобин, Ю. А. Популяции редких видов растений: теоретические основы и методика изучения: монография / Ю. А. Злобин, В. Г. Скляр, А. А. Клименко. – Сумы : Университетская книга, 2013. – 439 с.

103. Злобин. Ю. А. Репродуктивный успех / Ю. А. Злобин // Эмбриология цветковых растений. – СПб. : Мир и семья, 2000. – Т. 3. Системы репродукции. – С. 251–258.

104. Иванов, В. Ф. Экология плодовых культур / В. Ф. Иванов, А. С. Иванова, Н. Е. Опанасенко, В. И. Важов, Н. П. Литвинов. – Киев : Аграрна наука, 1998. – 407 с.

105. Иванов, Е. А. Реакция устьиц растений яровой мягкой пшеницы разных сортов на уменьшение влажности воздуха как диагностический признак в селекции на засухоустойчивость / Е. А. Иванов, Р. Г. Фархутдинов, Д. С. Веселов, А. Л. Золотов, В. И. Никонов, В. К. Трапезников, Р. Г. Фаизов, Г. Р. Кудоярова // Сельскохозяйственная биология. – 2007. – № 1. – С. 72–78.

106. Иванов, Н. Н. Об определении величин испаряемости / Н. Н. Иванов // Известия Всесоюзного географического общества. – 1954. – Т. 86. – № 2. – С. 189–196.

107. Иванов, Н. Н. Пояса континентальности земного шара / Н. Н. Иванов // Известия Всесоюзного Географического общества. – 1959. – Т. 91, Вып. 5. – С. 410–423.

108. Иванченко, Н. Я. Влияние метеорологических факторов на сроки наступления фенофаз и урожай шалфея в первый год его вегетации / Н. Я. Иванченко // Труды ВНИИМЭК. – 1971. – Т. 3. – С. 88–90.

109. ИКАРДА. Загрузка прогностических метеорологических данных с сайтов EarthSystemGridFederation (ESGF) // ИКАРДА (Международный центр по сельскохозяйственным исследованиям в засушливых зонах). – 2015. – 24 с. [Электронный ресурс]. – Режим доступа: http://cac-program.org/files/Manual_on_CC_data_downloading_and_processing_ru.pdf (дата обращения: 10.07.2018).

110. Ильин, Ю. П. Гидрометеорологические условия морей Украины / Ю. П. Ильин, Л. Н. Репетин, В. Н. Белокопытов, Ю. Н. Горячкин, Н. Н. Дьяков, А. А. Кубряков, С. В. Станичный. – Севастополь, 2012. – Т. 2: Чёрное море. – 421 с.

111. Ильницкий, О. А. Взаимосвязь между некоторыми экофизиологическими характеристиками хурмы восточной (*Diospyros Kaki* L.) и условиями внешней среды / О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2016а. – Т. 142. – С. 84–101.

112. Ильницкий, О. А. Влияние «кислотных осадков» на растительный мир Южного берега Крыма / О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь // VI открытый съезд фитобиологов Причерноморья. Секция 2. «Флора и растительность, охрана растительного мира» : сборник докладов (Херсон-Лазурное, 19 мая 2015 г.). – Херсон : ХДУ, 2015б г. – С. 57–59.

113. Ильницкий, О. А. Динамика изменения оптимумов нетто-фотосинтеза, транспирации, температуры листа и факторов внешней среды в течение периода вегетации

Viburnum tinus L. в условиях ЮБК / О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, А. В. Паштецкий // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2018в. – Т. 147. – С. 117–118.

114. Ильницкий, О. А. Зависимость засухоустойчивости *Nerium oleander* L. от факторов внешней среды в условиях Южного берега Крыма / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова, М. С. Ковалев, А. В. Паштецкий // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2016б. – Т. 142. – С. 139–149.

115. Ильницкий, О. А. Зависимость интенсивности фотосинтеза *Nerium oleander* L. от факторов внешней среды (Тв, I-ФАР, Dвоз.), температуры листьев, транспирации и их изменение в ходе вегетации в условиях ЮБК / О. А. Ильницкий, А. В. Паштецкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова // Российская сельскохозяйственная наука. – 2018а. – №2. – С. 14–19.

116. Ильницкий, О. А. Исследование засухоустойчивости некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях арборетума Никитского ботанического сада / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, М. С. Ковалев, С. П. Корсакова // VI открытый съезд фитобиологов Причерноморья. Секция 4. «Интродукция растений» : сборник докладов (Херсон-Лазурное, 19 мая 2015 г.). – Херсон : ХДУ, 2015а. – С. 119–121.

117. Ильницкий, О. А. Методология, приборная база и практика проведения фитомониторинга / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова. – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2018г. – 236 с.

118. Ильницкий, О. А. Оптимальные и ограничивающие условия факторов внешней среды и их влияние на интенсивность видимого фотосинтеза *Prunus laurocerasus* L. в условиях ЮБК / О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, А. В. Паштецкий // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2018б. – Вып. 4(73). – С. 68–72. DOI : 10.21515/1999-1703-73-68-72

119. Ильницкий, О. А. Применение методологии и приборной базы фитомониторинга в научных исследованиях в заповедниках и национальных парках России / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова // Научные исследования в заповедниках и национальных парках России : Тезисы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Петрозаводск, 29 августа – 4 сентября 2016 г.). – Петрозаводск : Карельский научный центр РАН, 2016в. – С. 89–90.

120. Ильницкий, О. А. Проблема «кислотных осадков» на Южном берегу Крыма и их влияние на растительный мир / О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2014. – Вып. 111. – С. 7–21.

121. Ипатов, В. С. Некоторые методические аспекты построения экологических амплитуд видов / В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова, Ю. И. Самойлов // Экология. – 1974. – № 1. – С. 13–23.

122. Ипатов, В. С. Фитоценология / В. С. Ипатов, Л. А. Кирикова. – СПб.: Изд-во СПб. ун-та, 1997. – 316 с.

123. Исаев, А. С. Метамодельные подходы к описанию критических явлений в лесных экосистемах / А. С. Исаев, В. Г. Суходольский, Р. Г. Хлебопрос // Лесоведение. – 2010. – № 2. – С. 3–13.

124. Исиков, В. П., Интродукция и селекция ароматических и лекарственных растений (методологические и методические аспекты) / В. П. Исиков, В. Д. Работягов, Л. А. Хлыпенко, И. Е. Логвиненко, Л. А. Логвиненко, С. П. Кутько, Н. Н. Бакова, Н. В. Марко. – Ялта : [б. и.], 2009. – 110 с.

125. Казимирова, Р. Н. Принципы и методы агроэкологической оценки территории для зеленого строительства на Юге Украины / Р. Н. Казимирова, В. В. Антюфеев, А. П. Евтушенко. – Киев : Аграрна наука. – 2006. – 118 с.

126. Кайбеяйнен, Э. Л. Параметры световой кривой фотосинтеза у *Salix dasyclados* и их изменение в ходе вегетации / Э. Л. Кайбеяйнен // Физиология растений. – 2009. – Т. 56, № 4. – С. 490–499.

127. Кайбияйнен, Л. К. Эколого-физиологические исследования сосны и сосновых древостоев / Л. К. Кайбияйнен // Труды Карельского научного центра РАН.– Петрозаводск : КарНЦ РАН, 2003. – Вып. 5. – С. 65–73.

128. Калафат, Л. А. Егорова Семенная продуктивность видов рода *Juniperus* L. в Крыму / Л. А. Калафат, А .В. Николаева, А. В. Егорова // Промышленная ботаника. – 2013. – Вып. 13. – С. 163–168.

129. Карманов, И. И. Коричневые почвы / И. И. Карманов // Агрохимическая характеристика основных типов почв СССР / отв. Ред. А. В. Соколов, В. М. Фридланд. – М. : Наука, 1974. – С. 361–365.

130. Карпун, Ю. Н. Субтропическая декоративная дендрология / Ю. Н. Карпун. – СПб. : ВВМ, 2010. – 582 с.

131. Карпухина, Е. А. Зимний покой и весеннее распускание почек лесных растений / Е. А. Карпухина, П. Ю. Жмылёв, А. П. Жмылёва // Вестник РУДН. Серия Экология и безопасность жизнедеятельности. – 2007. – № 1. – С. 5–11.

132. Касумов, Ф. Ю. Химический состав эфирных масел *Thymus pastoralis* и *Thymus dagestanicus* / Ф. Ю. Касумов // Химия природных соединений. – 1985. – № 6. – С. 840–848.

133. Кельчевская, Л. С. Методы обработки наблюдений в агроклиматологии / Л. С. Кельчевская. – Л. : Гидрометеоиздат, 1971. – 216 с.

134. Кириллина, К. С. Оценка будущего климата республики Саха (Якутия) / К. С. Кириллина, В. А. Лобанов, Н. Е. Сердитова // Ученые записки Российского государственного гидрометеорологического университета. – 2015. – № 40. – С. 113–126.

135. Климат и опасные гидрометеорологические явления Крыма / под ред. К. Г. Логвинова, М. Б. Барабаш. – Л. : Гидрометеоиздат, 1982. – 318 с.

136. Климатический атлас Крыма. Приложение к научно-практическому дискуссионно-аналитическому сборнику «Вопросы развития Крыма» / под ред. И. В. Ведь. – Симферополь: Таврия-Плюс, 2000. – 120 с.

137. Климатический справочник СССР. – М.: Гидрометеоиздат, 1949. – Вып. 11. – 255 с.

138. Клименко, З. К. Секреты выращивания роз / З. К. Клименко. – М. : ЗАО «Фитон+», 2007. – 160 с.

139. Клименко, Н. И. Устойчивость к засухе декоративных древесных растений в культурфитоценозах восточного района Южного берега Крыма / Н. И. Клименко, И. Л. Потапенко, В. Ю. Летухова // Природничий альманах. – 2013. – Вып. 19. – С. 113–120.

140. Клоков, М. В. Род 1299. Тимьян – *Thymus* L. / М. В. Клоков // Флора СССР.– М.-Л. : Изд-во АН СССР. – 1954. – Т. 21. – С. 470–590.

141. Клоков, М. В. Чабрецы европейской части СССР / М. В. Клоков, Н. А. Шостенко // Ученые записки Харьковского гос. ун-та. – 1938. – Т. 3, № 14. – С. 107–154.

142. Коба, В. П. Климатические факторы и динамика пожаров в лесах Горного Крыма / В. П. Коба, Т. П. Жигалова // Лесоведение. – 2014. – № 2. – С. 52–58.

143. Коба, В. П. Состояние и дендрометрические характеристики молодых растений *Arbutus andrachne* L. заповедника «Мыс Мартьян» / В. П. Коба, В. В. Папельбу, Т. М. Сахно // Вестник НВГУ. – 2018. – № 3. – С. 42–46.

144. Кобак, К. И. Влияние изменений климата на природную зональность и экосистемы России / К. И. Кобак, Н. Ю. Кондрашева, И. Е. Турчинович // Изменения климата и их последствия : Материалы специальной сессии Ученого совета Центра международного сотрудничества по проблемам окружающей среды, посвященной 80-летию академика М. И. Будыко (19-20 мая 1999 г.) / Отв. ред. Г.В. Менжулин. – СПб. : Наука, 2002. – С. 205–210.

145. Кобышева Н. В., Наровлянский Г. Я. Климатологическая обработка метеорологической информации / Н. В. Кобышева, Г. Я. Наровлянский. – Л.: Гидрометеоиздат, 1978. – 296 с.

146. Кокорев, В. А. О метеорологических данных для изучения современных и будущих изменений климата на территории России / В. А. Кокорев, А. Б. Шестюков // Арктика XXI век. Естественные науки. – 2015. № 2 (3). – С.5–23.

147. Коломыц, Э. Г. Региональная модель глобальных изменений природной среды / Э. Г. Коломыц. – М. : Наука, 2003. – 371 с.

148. Кононова, Н. К. Классификация циркуляционных механизмов Северного полушария по Б. Л. Дзердзеевскому / Н. К. Кононова. – М. : Воентехиниздат, 2009. – 372 с.

149. Константинов, А. Р. Погода, почва и урожай озимой пшеницы / А. Р. Константинов. – Л.: Гидрометеоиздат, 1978. – 264 с.

150. Константинов, А. Р. Применение сплайнов и метода остаточных отклонений в гидрометеорологии / А. Р. Константинов, Н. М. Химин. – Л. : Гидрометеоиздат, 1983. – 184 с.

151. Корженевский, В. В. Крымские леса *Pinus nigra* subsp. *pallasiana* (Lamb.) Holmboe на градиентах факторов среды / В. В. Корженевский, Ю. В. Плугатарь // Природа, нация, туризм и ООПТ. Материалы международной юбилейной научной конференции, посвященной 20-летию Рицинского реликтового национального парка (15-19 октября 2016 г., Гудаута) – Гудаута: Рицинский реликтовый национальный парк, 2016. – С. 113–119.

152. Корженевский, В. В. Методические рекомендации по фитоиндикации современных экзогенных процессов / В. В. Корженевский, А. А. Клюкин. – Ялта : Изд-во Никитского ботанического сада, 1987. – 41 с.

153. Корженевский, В. В. Новый способ графического выражения зависимости видового богатства и комплексных градиентов среды / В. В. Корженевский // Экология. – 1999. – № 3. – С. 216–219.

154. Корженевский, В. В. Об одном простом способе интерпретации экологических шкал / В. В. Корженевский // Экология. – 1990. – № 6. – С. 60–63.

155. Королюк, А. Ю. Использование зоологических шкал в геоботанических исследованиях / А. Ю. Королюк // Актуальные проблемы геоботаники. III Всероссийская школа-конференция: лекции. – Петрозаводск, 2007. – С. 176–197.

156. Королюк, Е. А. Химический состав эфирного масла представителей рода *Galatella* Cass. (Asteraceae Dumort.) из Западной Сибири / Е. А. Королюк, Л. М. Покровский, А. В. Ткачев // Химия растительного сырья. – 2002. – № 1. – С 5–18.

157. Корсакова, С. П. Агроклиматические ресурсы участка № 32 Никитского ботанического сада / С. П. Корсакова // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2015. – Вып. 6. – С. 6–19.

158. Корсакова, С. П. Анализ временной изменчивости характеристик термического режима на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2018г. – Вып.128. – С. 100–111. DOI: 10.25684/NBG.boolt.128.2018.13

159. Корсакова, С. П. Анатомия и локализация эфиромасличных железок у *Thymus* L. / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов, Д. И. Фурса // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2002. – Вып. 84. – С. 23–25.

160. Корсакова, С. П. Биологический минимум температур воздуха в период формирования генеративных органов *Th. vulgaris* L. и *Th. camphoratus* Hoff. et Link / С. П. Корсакова // Современные научные исследования в садоводстве. Часть. 3. : материалы VIII Международной конференции по садоводству (Ялта 11-13 сентября 2000 г.). – Ялта : [б. и.], 2000г. – С. 30–35.

161. Корсакова, С. П. Влияние агрометеорологических условий Южного берега Крыма на развитие *Thymus camphoratus* / С. П. Корсакова, Д. И. Фурса, В. Д. Работягов // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2003. – Вып. 87. – С. 60–62.

162. Корсакова, С. П. Влияние генетических и климатических факторов на биосинтез тимола в эфирном масле *Thymus* L. / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов // Интродукция и селекция ароматических и лекарственных растений : тезисы Международной научно-практической конференции (Ялта 8-12 июня 2009 г.). – Ялта : [б. и.], 2009. – С. 85–86.

163. Корсакова, С. П. Влияние гидротермических факторов на урожай сырья чабреца / С. П. Корсакова, Д. И. Фурса, В. Д. Работягов // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1998б. – Вып. 80. – С. 175–179.

164. Корсакова, С. П. Влияние экологических факторов на биологию цветения чабреца / С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1997а. – Вып. 78. – С. 50–54.

165. Корсакова, С. П. Внутривидовая изменчивость состава эфирного масла чабреца при семенном размножении / С. П. Корсакова // Физиология и биохимия культурных растений. – 2001а. – Т. 33, № 5. – С. 398–403.

166. Корсакова, С. П. Динамика временных границ климатических сезонов на Южном берегу Крыма в условиях изменения климата / С П. Корсакова, П. Б. Корсаков //

Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2018о. – Вып. 127. – С. 107–115. DOI: 10.25684/NBG.boolt.127.2018.15

167. Корсакова, С. П. Зависимость интенсивности накопления тимола в эфирном масле *Thymus* L. от температуры воздуха и влагозапасов почвы в период цветения / С. П. Корсакова // Обмен опытом гидрометеорологического обеспечения сельскохозяйственного производства Украины в современных условиях : материалы совещания-семинара (Ялта, 15–20 октября 2001 г.) – Киев : [б. и.], 2001б. – С.90–91.

168. Корсакова, С. П. Зависимость фотосинтеза *Juniperus excelsa* M.Bieb от факторов среды в оптимальных условиях увлажнения и в условиях почвенной засухи / С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий, А. В. Паштецкий // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2018р. – Вып. 4(73). – С. 118–122. DOI: 10.21515/1999-1703-73-118-122

169. Корсакова, С. П. Зависимость фотосинтеза у *Aucuba japonica variegata* Thunb. от факторов среды в норме и в условиях почвенной засухи / С. П. Корсакова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017а. – Вып. 4(67). – С. 102–106. DOI: 10.21515/1999-1703-67-102-106

170. Корсакова, С. П. Изучение биологии прорастания семян рода Чабрец при интродукции на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов, Д. И. Фурса, Л А. Хлыпенко // Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства, виноградарства и виноделия : материалы IV Международной конференции (Ялта, 14–16 октября 1996 г.). – Ялта : [б. и.], 1996б. – Т. 1. – С. 94–96.

171. Корсакова, С. П. Изучение компонентного состава эфирного масла некоторых видов чабреца, интродуцированных в ГНБС / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов, Д. И. Фурса, Б. А. Виноградов // Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства, виноградарства и виноделия : материалы IV Международной конференции (Ялта, 14–16 октября 1996 г.). – Ялта : [б. и.], 1996а. – Т. 1. – С. 90–93.

172. Корсакова, С. П. Изучение морфологических особенностей межвидовых гибридов *Thymus* L. / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях и дендропарках Евразии : материалы XII Международной научной конференции (Полтава, 1 сентября 2000 г.). – Полтава : издательство Terra, 2000б. – С. 168–170.

173. Корсакова, С. П. Изучение эколого-биологических особенностей *Thymus* L. на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов // Тезисы VII Международной

конференции ботаникой в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 15-19 мая 2000 г.). – Санкт-Петербург, 2000в. – С. 231.

174. Корсакова, С. П. Интродукция и селекция видов рода *Thymus* L. (биология, экология, биохимия): монография / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов, М. И. Федорчук, В. Г. Федорчук. – Херсон : Айлант, 2012. – 244 с.

175. Корсакова, С. П. Интродукция новых видов рода *Thymus* L. / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов, Д. И. Фурса // Нетрадиционное растениеводство, экология и здоровье: материалы 6 Международной научно-практической конференции. – Симферополь : [б. и.], 1997г. – Гл. 6-8. – С. 558.

176. Корсакова, С. П. Критерии оценки параметров эколого-физиологического паспорта растений / С. П. Корсакова // Таврический вестник аграрной науки. – 2018м. – № 4(16). – С. 57–65. DOI: 10.25637/TVAN2018.04.06.

177. Корсакова, С. П. Модель эколого-генетического контроля биосинтеза тимола в эфирном масле *Thymus* L. / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов, Б. А. Виноградов // Черноморский ботанический журнал. – Т. 2, № 1. – 2006. – С. 50–59.

178. Корсакова, С. П. Морфобиологическая характеристика и компонентный состав эфирного масла видов рода *Thymus* L. / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов, У. И. Канцаева // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017б. – Вып. 4(67). – С. 107-110. DOI: 10.21515/1999-1703-67-107-110

179. Корсакова, С. П. Наследование массовой доли и компонентного состава эфирного масла при межвидовой гибридизации рода *Thymus* L. / С. П. Корсакова // Интродукция растений. – 2000а. – № 1. – С. 154–156.

180. Корсакова, С. П. Новые перспективные лекарственные растения: Информационный листок / С. П. Корсакова, В. Д. Работягов. – Симферополь: Крым ЦНТЭИ, 1998а. – №2-98. – 4 с.

181. Корсакова, С. П. О влиянии погодных условий на накопление эфирного масла у чабреца в период активной вегетации / С. П. Корсакова // Проблемы дендрологии, цветоводства, плодоводства. Часть II, Цветоводство : материалы V Международной конференции (Ялта, 6-10 октября, 1997 г.). – Ялта : [б. и.], 1997в. – С. 44–48.

182. Корсакова, С. П. О перспективах интродукции новых видов чабреца / С. П. Корсакова, Д. И. Фурса, В. Д. Работягов // Современные проблемы научных исследований и развития садоводства, субтропического растениеводства и цветоводства : тезисы докладов Международной конференции молодых учёных (Сочи, 21-25 сентября

1999 г.). – Сочи: Всероссийский научно-исследовательский институт цветоводства и субтропических культур РАСХН, 1999. – С. 17–18.

183. Корсакова, С. П. Обзор стихийных гидрометеорологических явлений в районе Никитского ботанического сада / С. П. Корсакова // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2014. – Т. 139. – С. 79–93.

184. Корсакова, С. П. Особенности водного обмена *Nerium oleander* L. в условиях прогрессирующей почвенной засухи / С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, Э. И. Клейман // Юг России: экология, развитие. – 2018н. – Т. 13, № 1. – С. 101–115. DOI: 10.18470/1992-1098-2018-1-101-115

185. Корсакова, С. П. Особенности онтогенеза чабреца камфорного в условиях Южного берега Крыма / С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1997б. – Вып. 78. – С. 55–58.

186. Корсакова, С. П. Особенности фенологических реакций древесных растений Южного берега Крыма на изменения климата / С. П. Корсакова, П. Б. Корсаков // Экология и география растений и растительных сообществ : материалы IV Международной научной конференции (Екатеринбург, 16-19 апреля 2018 г.). – Екатеринбург : Издательство Уральского университета ; Гуманитарный университет, 2018и. – С. 476–479.

187. Корсакова, С. П. Особенности формирования индивидуального режима фитоклимата внутри кроны *Quercus pubescens* Willd. и *Juniperus excelsa* M.Bieb. / С. П. Корсакова, А. В. Паштецкий, О. А. Ильницкий // Биоразнообразие: подходы к изучению и сохранению : материалы Международной научной конференции (Тверь, 8-11 ноября 2017 г.). – Тверь: Тверской государственный университет, 2017г. – С. 179–183.

188. Корсакова, С. П. Оценка биологической эффективности климата на территории заповедника «Мыс Мартьян» в условиях глобального потепления / С. П. Корсакова // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2018к. – № 9. – С. 58–60.

189. Корсакова, С. П. Оценка будущих изменений климата на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова // Экосистемы. – 2018а. – Вып. 15 (45). – С. 151–165.

190. Корсакова, С. П. Оценка экологического режима местообитаний растений в условиях изменения климата / С. П. Корсакова, В. В. Корженевский // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2018т. – Вып. 4 (8). – С. 26–33.

191. Корсакова, С. П. Применение фитомониторных систем для оптимизации интродукционных исследований / С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь,

А. В. Паштецкий // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2018с. – Т. 147. – С. 80–82.

192. Корсакова, С. П. Прогнозные оценки тепловых ресурсов для адаптации растениеводства и лесного хозяйства к изменениям климата / С. П. Корсакова // АгроЭкоИнфо. – 2018б, № 3. – http://agroecoinfo.narod.ru/journal/STATYI/2018/3/st_359.doc.

193. Корсакова, С. П. Реакция многолетних эфиромасличных культур на изменения климата в условиях Южного берега Крыма / С. П. Корсакова // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2018е. – Т. 146. – С. 61–71. DOI: 10.25684/NBG.scbook.146.2018.10

194. Корсакова, С. П. Реакция растений-феноиндикаторов умеренных широт на изменение климата в сухих субтропиках: моделирование и прогноз / С. П. Корсакова // Ученые записки Крымского федерального университета имени В.И. Вернадского. Биологи. Химия. – 2018д. – Т. 4(70), № 3. – С. 109–124.

195. Корсакова, С. П. Сравнение моделей световых кривых фотосинтеза на примере вечнозеленых видов растений / С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий, Ю. В. Плугатарь // Наука юга России. – 2018п. – Т. 14, № 3. – С. 88–100. DOI: 10.7868/S25000640180310

196. Корсакова, С. П. Сравнительная оценка фотосинтетической активности вечнозеленых декоративных растений на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова, О. А Ильницкий, Ю. В. Плугатарь // Биотехнология как инструмент сохранения биоразнообразия растительного мира (физиолого-биохимические, эмбриологические, генетические и правовые аспекты) : материалы VII Международной научно-практической конференции (Ялта, 25 сентября – 1 октября, 2016). – Симферополь : ИТ «АРИАЛ». – 2016. – С. 172–173.

197. Корсакова, С. П. Сравнительная характеристика устойчивости *Nerium oleander* L., *Laurus nobilis* L. и *Aucuba japonica variegata* Thunb. к почвенной засухе / С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий // Современные технологии в изучении биоразнообразия и интродукции растений : материалы Международной научной конференции (Ростов-на-Дону, 17-21 октября 2017 г.). – Таганрог : Издательство Южного федерального университета, 2017в. – С. 149–151.

198. Корсакова, С. П. Суточные колебания массовой доли эфирного масла некоторых представителей рода *Thymus* L. в период массового цветения на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2011. – Т. 133. – С. 90–104.

199. Корсакова, С. П. Фенологическая реакция *Quercus pubescens* Willd. на климатические изменения в условиях сухих субтропиков / С. П. Корсакова // Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН. – 2018в. – Вып. 2 (6). – С. 30–46.

200. Корсакова, С. П. Фенологические модели сроков зацветания *Thymus vulgaris* L. и *Thymus mastichina* L. на Южном берегу Крыма / С. П. Корсакова // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2018ж. – Вып. 4(73). – С. 112–118. DOI : 10.21515/1999-1703-73-112-118

201. Корсакова, С. П. Эколого-биологические особенности и эфирномасличность видов рода *Thymus* L. на Южном берегу Крыма : автореф. дис. … канд. биол. наук : 03.00.05 / Корсакова Светлана Павловна. – Ялта, 1998в. – 22 с.

202. Корсакова, С. П. Экспериментальная проверка моделей световых кривых при оценке фотосинтетической активности на примере декоративных растений / С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий // Российская сельскохозяйственная наука, 2018л. – № 6. – С. 25–32. DOI 10.31857/S250026270001827-4

203. Корсакова, С. П., Особенности водного обмена *Laurus nobilis* L. и *Aucuba japonica variegata* Thunb. в условиях прогрессирующей почвенной засухи / С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий // Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры : материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Симферополь, 25-28 сентября 2017 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017д. – С. 215–219.

204. Костенко, И. В. Атлас почв Горного Крыма / И. В. Костенко. – 2014. – Киев : «Аграрная наука». – 184 с.

205. Котова, Н. П. Гидротермический режим содержания интродуцентов / Н. П. Котова, В. Б. Любимов. – Брянск : Изд-во БГУ, 2012. – 140 с.

206. Кочкин, М. А. Почвы заповедника «Мыс Мартьян» / М. А. Кочкин, Р. Н. Казимирова, Е. Ф. Молчанов // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1976. – Т. 70. – С. 26–44.

207. Кочкин, М. А. Почвы, леса и климат горного Крыма и пути их рационального использования / М. А. Кочкин // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1967. – Т. 38. – 368 с.

208. Кравкина, И. В. Влияние загрязнителей атмосферы на структуру листа / И. В. Кравкина // Ботанический журнал. – 1991. – № 1. – С. 3–9.

209. Крайнюк, Е. С. История и итоги 37-летнего изучения растительного покрова природного заповедника «Мыс Мартьян» / Е. С. Крайнюк // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2010. – Т. 45. – Вып. 1. – С. 44–60.

210. Красная книга Республики Крым. Растения, водоросли и грибы / Отв. ред. д. б. н., проф. А. В. Ена и к. б. н. А. В. Фатерыга. – Симферополь : ООО «ИТ «АРИАЛ», 2015. – 480 с.

211. Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) / Министерство природных ресурсов и экологии РФ; Федеральная служба по надзору в сфере природопользования; РАН; Российское ботаническое общество; МГУ им. М. В. Ломоносова; Гл. редколл.: Ю. П. Трутнев [и др.]; Сост. Р. В. Камелин [и др.]. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2008. – 855 с.

212. Кузьмичов, А. І. Таблична реалізація генетичного алгоритму пошуку рішень для нелінійних задач оптимізації / А. І. Кузьмичов // Наук. вісник АМУ. Серія «Техніка». Автоматизація такомп'ютерно-інтегровані технології управління. – К. : АМУ, 2008. – С. 125–135.

213. Куликов, Г. В. К биоэкологической характеристике земляничника мелкоплодного в Крыму / Г. В. Куликов // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1970. – Вып. 3. – С. 17–20.

214. Культиасов, И. М. Экология растений / И. М. Культиасов. – М. : изд-во Московского университета, 1982. – 384 с.

215. Кутровская, М. Н. О влиянии метеорологических факторов на фенологическое развитие древесных пионов (*Paeonia suffruticosa* Andr.) на Южном берегу Крыма / М. Н. Кутровская, С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2006. – Вып. 93. – С. 28–34.

216. Лапин, П. И. Сезонный ритм развития древесных растений и его значение для интродукции / П. И. Лапин // Бюллетень Главного ботанического сада. – 1967. – Вып. 65. – С. 13–18.

217. Ларина, Т. Г. Флора и растительность заповедника «Мыс Мартьян» / Т. Г. Ларина // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1976. – Т. 70. – С. 45–62.

218. Лархер, В. Экология растений / В. Лархер. – М.: Мир,1978. – 384 с.

219. Либусь, О. К. Исцеляющие масла / О. К. Либусь, Е. П. Иванова. – М. : Педиатрия, 1997. – 80 с.

220. Лиепа, И. Я. Математическая модель физиологического нуля в отношении температуры для прогнозирования результатов интродукции растений / И. Я. Лиепа,

Д. А. Мауриня, Д. Е. Поспелова // Моделирование и прогнозирование в ботанике. Учёные записки Латвийского государственного университета имени Петра Стучки. – 1971. – Т. 153. – С. 41–51.

221. Лобанов, В. А. Методика оценки будущих региональных температурных условий (на примере Костромской области) / В. А. Лобанов, Г. Г. Тощакова // Географический вестник / Пермский ГНИУ. – 2016. – Т. 1 (36). – С. 58–69.

222. Лобанов, В. В Влияние биоценотических факторов на содержание и состав пихтового масла / В. В. Лобанов, Р. А. Степень // Химическая технология переработки. Хвойные бореальные зоны. – 2004. – Вып. 2. – С. 148–155.

223. Любимов, В. Б. Экологический метод интродукции деревьев и кустарников, дифференцированно природным условиям района исследований / В. Б. Любимов // Живые и биокосные системы. – 2013. – № 3; URL : http://www.jbks.ru/archive/Issue-3/article-6.

224. Малеев, В. П. Растительность южного Крыма / В. П. Малеев // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1948. – Т. 25. – Вып. 1-2. – С. 3–48.

225. Малеева, О. Ф. Никитский сад при Стевене (1812-1824 гг.) / О. Ф. Малеева // Записки Никитского ботанического сада. – 1931. – Т. 17. – №1. – С. 25–28.

226. Малинин, В. Н. Статистические методы анализа гидрометеорологической информации : учебник / В. Н. Малинин. – СПб. : Изд-во РГГМУ, 2008. – 408 с.

227. Мао, Ц. Водный обмен листа березы и лиственницы и их устойчивость к кратковременной и длительной почвенной засухе / Ц. Мао, Х. Дзьян, Ю. Ванг, Ю. Цзу, П. Ю. Воронин Ц. // Физиология растений. – 2004. – Т. 51, № 5. – С. 773–777.

228. Марко, Н. В. Виды растений с высоким содержанием тимола из коллекции Никитского ботанического сада / Н. В. Марко, В. Д. Работягов, С. П. Корсакова, О. М. Шевчук, С. А. Феськов, Т. И. Орёл, Н. Н. Бакова // Таврический вестник аграрной науки . – 2017. – № 3(11). – С. 17–30.

229. Мастицкий, С. Э. Методическое пособие по использованию программы STAT1STICA при обработке данных биологических исследований / С. Э. Мастицкий. – Минск : РУП «Институт рыбного хозяйства», 2009. – 76 с.

230. Машанов, В. И. Новые эфирномасличные культуры / В. И. Машанов, Н. Ф. Андреева, Н. С. Машанова, И. Е. Логвиненко. – Симферополь : Таврия, 1988. – 160 с.

231. Методические указания по оценке погодных и климатических условий применительно к возделыванию эфиромасличных культур / ВНИИЭМК, отд. раст. и селекции. – М. : [б. и.], 1982. – 64 с.

232. Методы биохимического исследования растений / А. И. Ермаков, В. В. Арасимович, Н. П. Ярош, Ю. В. Перуанский, Г. А. Луковникова, М. И. Иконникова; под ред. А. И. Ермакова. – 3 изд. перераб и доп. – Л.: Агропромиздат. Ленинградское отделение, 1987. – 430 с.

233. Методы климатологической обработки метеорологических наблюдений / под ред. О. А. Дроздова. Л. : Гидрометеоиздат, 1957. 492 с.

234. Мешкова, В. Л. Сезонное развитие хвоелистогрызущих насекомых / В. Л. Мешкова. – Харьков : Планета-принт, 2008. – 396 с.

235. Минин, А. А. Фенология русской равнины : материалы и обобщения / А. А. Минин. – М. : Изд-во ABF/АБФ, 2000. – 160 с.

236. Минин, А. А. Гомеостатические реакции растений на современные изменения климата: пространственно-фенологические аспекты / А. А. Минин, А. В. Воскова // Онтогенез. – 2014. – Т. 45, № 3. – С. 162–169.

237. Минин, А. А. Феноиндикация изменений климата за период 1976-2015 гг. в центральной части Европейской территории России: береза бородавчатая (повислая) (*Betulaverrucosa* Ehrh. (*B.Pendula* Roth.)) / А. А. Минин, Э. Я. Ранькова, Е. Г. Рыбина, Ю. А. Буйволов, И. И. Сапельникова, Т. Д. Филатова // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. – 2016. – Т. 27, № 2. – С. 17–28.

238. Миркин, Б. М. Краткий энциклопедический словарь науки о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : АН РБ, Гилем, 2014. – 288 с.

239. Миркин, Б. М. Словарь понятий и терминов современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг, Л. Г. Наумова. – М.: Наука, 1989. – 223 с.

240. Миркин, Б. М. Современная наука о растительности: учеб. / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова, А. И. Соломещ. – М.: Логос, 2001. – 264 с.

241. Миркин, Б. М. Современное состояние основных концепций науки о растительности / Б. М. Миркин, Л. Г. Наумова. – Уфа : АН РБ, Гилем, 2012. – 488 с.

242. Миркин, Б. М. Фитоценология: принципы и методы / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – М.: Наука, 1978. – 212 с.

243. Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. Вып. 11. Агрометеорологические наблюдения на станциях и постах. Ч. 1. Основные агрометеорологические наблюдения: [Утв. Гос. ком. по гидрометеорологии и контролю природ. среды 24.07.84]. – Л. : Гидрометеоиздат, 1985. – 316 с.

244. Наставление гидрометеорологическим станциями постам. Изменение № 2 [Текст] : РД 52.33.217-99: утв. Росгидрометом 10.03.2015: ОРН-037. Вып. 11 :

Агрометеорологические наблюдения на станциях и постах. Ч. 1 : Основные агрометеорологические наблюдения. Кн. 1 и 2. – Введ. с 2015-10-01. – Обнинск : ВНИИГМИ-МЦД, 2015. – 88 с.

245. Ненашева, Г. И. Феноиндикаторы геосистемы Северо-Восточного Алтая / Г. И. Ненашева, Н. С. Малыгина, Е. Ю. Митрофанова, О. В. Ловцкая, Н. А. Рябчинская, А. В. Соколов, С. В. Чухонцева, М. Б. Сахневич, Е. Ф. Королева // Известия АлтГУ. – 2014. – Т. 2, № 3 (83). – С. 129–133.

246. Никитина, Н. Н. Водный режим луговых сообществ Приишимья. Результаты научных исследований / Н. Н. Никитина. – Ишим: Изд-во ИГПИ им. П.П. Ершова, 1998. – 36 с.

247. Николаева, С. А. Фенологическая изменчивость деревьев и кустарников г. Томска [Электронный ресурс] / С. А. Николаева // Научный журнал КубГАУ. – 2015. – № 112 (08). – С. 1–10. – Режим доступа : http://ej.kubagro.ru/2015/08/pdf/98.pdf

248. Нилов, В. И. Материалы по исследованию эфирных масел крымских растений / В. И. Нилов, В. В. Вильямс // Записки Никитского ботанического сада. – 1926. – Т. 9, вып. 1. – С. 3–48.

249. Овчинникова, Т. М. Анализ изменений сроков сезонных явлений у древесных растений заповедника Столбы в связи с климатическими факторами / Т. М. Овчинникова, В. А. Фомина, Е. Б. Андреева, Н. П. Должковая, В. Г. Суховольский // Хвойные бореальной зоны. – 2011. – Т. 28. – № 1-2. – С. 54–59.

250. Одинцова, В. А. Прогнозирование дат выхода из биологического покоя и начала цветения черешни / В. А. Одинцова // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2017. – Т. 144. – Часть I. – С. 214–218.

251. Одум, Ю. Экология: в 2 т. / Ю. Одум ; пер. с англ. – М.: Мир, 1986. –Т. 2. – 376 с.

252. Опанасенко Н. Е. Почвы парков Никитского ботанического сада / Н. Е. Опанасенко, Ю. В. Плугатарь, Р. Н. Казимирова, А. П. Евтушенко. Симферополь : ИТ «АРИАЛ», 2018. 256 с.

253. Опанасенко, Н. Е. О плодородии и пригодности агрокоричневых террасированных почв Крыма под миндаль (*Amygdalus communis* L.) / Н. Е. Опанасенко, И. Г. Чернобай, А. П. Евтушенко, А. П. Новицкая, М. Л. Новицкий // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2016. – Вып. 142. – С. 156–167.

254. Опанасенко, Н. Е. Скелетные почвы Крыма и плодовые культуры / Н. Е. Опанасенко. – Херсон, 2014. – 336 с.

255. Определитель высших растений Крыма / Под ред. Н. И. Рубцова. – Л. : Наука, 1972. – 550 с.

256. Орёл, Т. И. Влияние капельного орошения на свойства южного чернозёма и коричневой почвы Крыма : автореф. дисс. … канд. с.-х. наук / Орёл Таисия Ивановна. – Киев : УкрНИИГиМ, 1990. – 24 с.

257. Оцінка кліматичних змін на галузь економіки України / Под ред. С. М. Степаненка, А. М. Польового. – Одеса: Екология, 2011. – 696 с.

258. Парфенова, Е. И. Агро- и лесохозяйственный потенциал средней Сибири в условиях изменения климата в XXI веке / Е. И. Парфенова, Н. М. Чебакова, Е. Г. Швецов // Математическое моделирование в экологии : материалы Пятой Национальной научной конференции с международным участием (Пущино, 16-20 октября 2017 г.). – Пущино : ФГБУН Институт физико-химических и биологических проблем почвоведения РАН, 2017. – С. 149–151.

259. Паштецкий, А. В. Взаимосвязь между засухоустойчивостью *Laurus nobilis* L. и факторами внешней среды в условиях Южного берега Крыма / А. В. Паштецкий, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова // Российская сельскохозяйственная наука. – 2018. – №1. – С. 13–17.

260. Паштецкий, А. В. Зависимость интенсивности фотосинтеза *Laurus nobilis* L. от факторов внешней среды (ТВ, I-ФАР, DBOЗ.), температуры листьев, транспирации и их изменение в ходе вегетации в условиях ЮБК / А. В. Паштецкий, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, М. С. Ковалев, А. Т. Гиль // Труды Кубанского государственного аграрного университета. – 2017а. – Вып. 4(67). – С. 166–173. DOI: 10.21515/1999-1703-67-166-173

261. Паштецкий, А. В. Зависимость фотосинтеза у *Laurus nobilis* L. от факторов среды в норме и в условиях почвенной засухи / А. В. Паштецкий, С. П. Корсакова, Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий // Проблемы и перспективы развития современной ландшафтной архитектуры : материалы Всероссийской научно-практической конференции с международным участием (Симферополь, 25-28 сентября 2017 г.). – Симферополь: ИТ «АРИАЛ», 2017б. – С. 231–235.

262. Пенюгалов, А. В. Некоторые особенности микроклимата Южного берега Крыма / А. В. Пенюгалов // Известия Крымского педагогического института им. М.В.Фрунзе. – 1939. – Т. 7. – С.70–117.

263. Переведенцев, Ю. П. Изменение основных климатических показателей на территории Ульяновской области / Ю. П. Переведенцев, Р. Б. Шарипова // Вестник Удмуртского университета. – 2012. – Вып. 1. – С. 136–144.

264. Переведенцев, Ю. П. Современные изменения климата Казани и их прикладное значение / Ю. П. Переведенцев, Р. Х. Салахова, Н. В. Исмагилов, Э. П. Наумов, К. М. Шанталинский // Ученые записки Казанского государственного университета. – 2007. – Т. 149, кн. 1. – С. 158–179.

265. Переведенцев, Ю. П. Пространственно-временные изменения атмосферного давления на территории Приволжского федерального округа за последние десятилетия / Ю. П. Переведенцев, Т. Р. Аухадеев // Вестник Удмуртского университета. Биология. Науки о земле. 2013. – Вып. 4. – С. 112–122.

266. Плохинский, Н. А. Биометрия / Н. А. Плохинский. – М. : Издательство МГУ, 1970. – 367 с.

267. Плугатарь, Ю. В. Динамическая модель водного режима некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях фитоклимата парков ЮБК / Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, М. С. Ковалев, С. П. Корсакова // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2014. – Т. 139. – С. 15–31.

268. Плугатарь, Ю. В. Леса Крыма: Монография / Ю. В. Плугатарь. – Симферополь : ИТ «АРИАЛ», 2015а. – 385 с.

269. Плугатарь, Ю. В. Организация долгосрочного мониторинга на Главной гряде Крымских гор. I. Растительный покров / Ю. В. Плугатарь, В. В. Корженевский // Научные записки природного заповедника «Мыс Мартьян». – 2017. – Вып. 8. – С. 26–60.

270. Плугатарь, Ю. В. Особенности светового режима в подкроновом пространстве древесных растений на примере арборетума Никитского ботанического сада / Ю. В. Плугатарь, М. С. Ковалев, О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, А. В. Паштецкий // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015д. – Вып. 116. – С. 7–18.

271. Плугатарь, Ю. В. Световой режим в подкроновом пространстве древесных растений парка Никитского ботанического сада / Ю. В. Плугатарь, М. С. Ковалев, О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова // Роль ботанических садов в сохранении и мониторинге биоразнообразия. Секция №5. Экологический мониторинг состояния почв и экосистем : материалы Международной научной конференции, посвященной 100-летию Южного федерального университета (Ростов-на-Дону, 27-30 мая 2015 г.). Ростов-на-Дону : Южный федеральный университет, 2015е. – С. 640–641.

272. Плугатарь, Ю. В. Экологический мониторинг Южного берега Крыма / Ю. В. Плугатарь, С. П. Корсакова, О. А. Ильницкий. – Симферополь : ИТ «АРИАЛ», 2015б. – 164 с.

273. Плугатарь, Ю. В. Экологический фитомониторинг – исторический ракурс, состояние и перспективы / Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, С. П. Корсакова, А. В. Паштецкий // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015в. – Вып. 114. – С. 7–13.

274. Плугатарь, Ю. В. Экофизиологические характеристики некоторых видов кустарников нижнего яруса в условиях микроклимата парков ЮБК / Ю. В. Плугатарь, О. А. Ильницкий, М. С. Ковалев, С. П. Корсакова // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015г. – Вып. 115. – С. 7–17.

275. Погода в 243 странах мира [Электронный ресурс]. – Режим доступа : https://rp5.ru. (дата обращения: 14.02.2018).

276. Полякова, Л. В. Изменчивость фенольных соединений у некоторых травянистых и древесных растений от межпопуляционного до внутрииндивидуального (эндогенного) уровня / Л. В. Полякова, Э. А. Ершова // Химия растительного сырья. – 2000. – №1. – С.121–129.

277. Прокопьев, Е. Н. Экология растений (особи, виды, экогруппы, жизненные формы) / Е. Н. Прокопьев. – Томск: Томский гос. ун-т, 2001. – 340 с.

278. Проскуряков, М. А. Проблема хронобиологической цикличности движения свойств лесных экосистем / М. А. Проскуряков // Сибирский лесной журнал. – 2015. – № 2. – С. 71–84.

279. Проскуряков, М. А. Хронобиологический анализ растений при изменении климата / М. А. Проскуряков. – Алматы : LEM, 2012. – 228 с.

280. Пшибытко, Н. Л. Состояние фотосинтетического аппарата в процессе фузариозного увядания томата / Н. Л. Пшибытко, Л. А. Зеневич, Л. Ф. Кабашникова // Физиология растений. – 2006. – № 1. – С. 31–37.

281. Пьянков, В. И. Основные тенденции изменения растительности земли в связи с глобальным потеплением климата / В. И. Пьянков, А. Т. Мокроносов // Физиология растений. – 1993. – Т. 40. – № 4. – С. 515–531.

282. Пьянков, В. И. Структура биомассы у растений бореальной зоны с разными типами экологических стратегий / В. И. Пьянков, Л. А. Иванов // Экология. – 2000. – № 1. – С. 3–10.

283. Работнов, Т. А. Еще раз об экологических шкалах Г. Элленберга / Т. А. Работнов // Бюлл. МОИП. Отделение биологии. – 1994. – Т. 99, вып. 6. – С. 129 – 130.

284. Работнов, Т. А. История фитоценологии: Учебное пособие / Т. А. Работнов. М.: Ар1ус, 1995. – 158 с.

285. Работягов, В. Д. Биология и биохимия интродуцированных видов рода *Achillea* L. в условиях Южного берега Крыма / В. Д. Работягов, Л. Б. Черногород. – Симферополь : ИТ «Ариал», 2016. – 140 с.

286. Работягов, В. Д. Изучение биохимических особенностей *Thymus* L. / В. Д. Работягов, С. П. Корсакова, // Изучение онтогенеза растений природных и культурных флор в ботанических учреждениях и дендропарках Евразии : материалы XII Международной научной конференции (Полтава, 1 сентября 2000 г.). – Полтава : издательство Terra, 2000. – С. 266–268.

287. Работягов, В. Д. Математическая модель продуктивности лаванды / В. Д. Работягов // Физиология и биохимия культурных растений. – 1983. – Т.15, № 6. – С. 566–571.

288. Работягов, В. Д. Методические рекомендации по возделыванию и переработке чабреца камфорного / В. Д. Работягов, Д. И. Фурса, С. П. Корсакова. – Ялта: ГНБС, 1997. – 15 с.

289. Работягов, В. Д. Морфологическая характеристика перспективных форм *Thymus mastichina* L. / В. Д. Работягов, С. П. Корсакова, Ю. С. Хохлов, У. И. Канцаева // Бюлл. ГНБС. – 2017. – Вып.124. – С. 77–81.

290. Раменский, Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова / Л. Г. Раменский. – Л.: Наука. Ленинградское отделение, 1971. – 333 с.

291. Раменский, Л. Г. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову / Л. Г. Раменский, И. А. Цаценкин, О. Н. Чижиков, Н. А. Антипин. – М.: Сельхозгиз, 1956. – 472 с.

292. Рахманкулова, З. Ф. Альтернативные пути дыхания и вторичный метаболизм у растений с разными типами адаптивных «стратегий» при дефиците элементов минерального питания / З. Ф. Рахманкулова, З. Ф. Федяев, О. А. Подашевка // Физиология растений. – 2003. – Т. 50. – № 2. – С.231–237.

293. Рахманкулова, З. Ф. Морфофизиологические параметры проростков пшеницы устойчивых и высокопродуктивных сортов в норме и при стрессе / З. Ф. Рахманкулова, И. Ю. Усманов // Физиология растений. –2000. – Т. 47. – С. 608–613.

294. Рахманкулова, З. Ф. Уровни регуляции энергетического обмена в растении / З. Ф. Рахманкулова // Вестник Башкирского университета. – 2009. – Т. 14, №3(I). – С. 1141–1154.

295. Розенберг, Г. С. Введение в теоретическую экологию. Издание 2-е, исправленное и дополненное. – Том. 1 / Г. С. Розенберг. – Тольятти : Кассандра, 2013. – 565 с.

296. Розенберг, Г. С. Общая и прикладная экология / Г. С. Розенберг, Ф. Н. Рянский, Н. В. Лазарева, С. В. Саксонов, Ю. В. Симонов, Г. Р. Хасаев. – Самара: Самарский государственный экономический университет, 2016. – 452 с.

297. Ругузов, И. А. Закономерности опыления растений порядка Coniferalis / И. А. Ругузов, Г. С. Захаренко, Л. У. Склонная // Цитолого-эмбриологические и генетико-биохимические основы опыления и оплодотворения растений. – К. : Наук. думка, 1982. – С. 257–259.

298. Ругузов, И. А. Цитоэмбриологические основы сохранения редких видов рода *Juniperus* L. в Крыму / И. А. Ругузов, Л. У. Склонная, В. П. Костина // Український ботанічний журнал. – 1994. – Т. 51, № 2/3. – С. 211–217.

299. Ругузова, А. И. Биологические особенности можжевельника красного (*Juniperus oxycedrus* L.) в Крыму в связи с его охраной : дисс. … канд. биол. наук: 03.00.05 / Ругузова Анна Игоревна. – Ялта, 2006. – 163 с.

300. Рындин, А. В. Влияние длины дня и интенсивности освещения на цветение хризантемы (*Chrysanthemum* x *Morifolium* Ramat.) / А. В. Рындин, В. М. Лях // Субтропическое и декоративное садоводство. – 2017. – № 63. – С. 127–148.

301. Савчук, Л. П. Климат предгорья Крыма и эфироносы / Л. П. Савчук. – Симферополь: Эльниньо, 2006. – 76 с.

302. Сазонова, Т. А. Влияние водного дефицита листа на фотосинтез березы повислой / Т. А. Сазонова, В. К. Болондинский, В. Б. Придача, Е. В. Новичонок // Международный журнал прикладных и фундаментальных исследований. – 2016. – № 10-4. – С. 595–597.

303. Селедец, В. П. Метод экологических шкал в ботанических исследованиях на Дальнем Востоке России / В.П. Селедец. – Владивосток: Тихоокеанский институт географии ДВО РАН, 2000. – 245 с.

304. Селекция эфиромасличных культур / Методические указания. – Симферополь : [б. и.], 1977. – 150 с.

305. Семихатова, О. А. Роль исследований дыхания в развитии теории фотосинтетической продуктивности растений / О. А. Семихатова // Ботанический журнал. – 1982. – Т. 67. – № 8. – С. 1025–1035.

306. Семихатова, О. А. Физиология дыхания растений / О. А. Семихатова, Т. В. Чиркова. – СПб.: ун-т. СПб, 2001. – 224 с.

307. Синельникова, Н. В. Сезонная жизнь природы Верхней Колымы / Н. В. Синельникова, М. Н. Пахомов. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2015. – 329 с.

308. Синицина, Н. И. Агроклиматология / Н. И. Синицина, И. А. Гольцберг, Э. А. Струнников. – Л.: Гидрометеоиздат, 1973. – 344 с.

309. Сиротенко, О. Д. Мониторинг изменений климата и оценка последствий глобального потепления для сельского хозяйства / О. Д. Сиротенко, А. Д. Клещенко, В. Н. Павлова, Е. В. Абашина, А. К. Семендяев // Агрофизика. – 2011. – №3. – С. 31–39.

310. Склонная, Л. У. Процессы семенообразования и качество семян у *Juniperus excelsa* Bieb. и *Cedrus deodara* (D. Don)G. Don в Крыму : дисс. ... канд. биол. наук: 03.00.05 / Склонная, Любовь Устиновна. – Ялта, 1984. – 142 с.

311. Слемнев, Н. Н. Особенности фотосинтетической деятельности растений Монголии: эволюционные, экологические и фитоценотические аспекты / Н. Н. Слемнев // Физиология растений. – 1996. – Т. 43. – С. 418–436.

312. Смиряев, А. В. Биометрические методы в селекции растений / А. В. Смиряев, М. В. Гохман. – М. : Агропромиздат, 1985. – 216 с.

313. Современные ландшафты Крыма и сопредельных акваторий : монография / под ред. Е. А. Позаченюк. – Симферополь : Бизнес-Информ, 2009. – 672 с.

314. Соколов, Л. В. Климат в жизни растений и животных / Л. В. Соколов. – СПб. : ТЕССА, 2010. – 344 с.

315. Соловьев, А. Н. Биота и климат в XX столетии. Региональная фенология / А. Н. Соловьев. – М. : Пасьва, 2005. – 288 с.

316. Спотарь, Е. Н. Особенности омолаживающей обрезки сортов олеандра на Южном берегу Крыма / Е. Н. Спотарь // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 2015. – Вып. 116. – С. 58–66.

317. Справочник по климату Чёрного моря. – М.: Гидрометеоиздат, 1974. – 405 с.

318. Стоноженко, Л. В. Применение MS Excel и Statistica for Windows для лесотаксационных вычислений и обработки экспериментальных данных методами

математической статистики : учеб. пособие / Л. В. Стоноженко, А. Н. Югов, В.Н. Карминов, Н. Г. Иванов. – М. : ФГБОУ ВПО МГУЛ, 2012. – 88 с.

319. Стратегия сохранения биоразнообразия для региона Европы и средней Азии [Электронный ресурс] // Всемирный банк Управление устойчивого экологического и социального развития регион Европы и Средней Азии. – 17.06.2003. – 139 с. – Режим доступа: http://documents.worldbank.org/curated/en/973521468771288382/pdf/303380RUSSIAN0ECA0Biodiversity0Strategy.pdf (дата обращения 10.08.2018).

320. Стукач, О. В. Программный комплекс Statistica в решении задач управления качеством: учебное пособие / О. В. Стукач. – Томск : Из-во Томского политехнического университета, 2011. – 163 с.

321. Судакевич, Ю. Е. Влияние климатических условий на зимнее развитие плодовых культур / Ю. Е. Судакевич // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 1962. – Т. 36. – С. 47–64.

322. Судакевич, Ю. Е. Микроклиматическая характеристика морозоопасности территории Никитского ботанического сада / Ю. Е. Судакевич // Труды Украинского научно-исследовательского гидрометеорологического института. – 1958. – Вып. 14. – С. 99–110.

323. Сур, С. В. Состав эфирных масел лекарственных растений / С. В. Сур // Растительные ресурсы. – 1993. – Т. 29, вып. 1. – С. 107–108.

324. Суховольский, В. Г. Моделирование фенодинамики листопадных древесных пород / В. Г. Суховольский, Ю. Д. Иванова, Т. М. Овчинникова, И. Ю. Ботвич // Лесоведение. – 2017. – № 4. – С. 293-302. DOI : 10.7868/S0024114817040052

325. Танасиенко, Ф. С. Эволюция представлений об изменении содержания и состава эфирных масел в растениях / С. Ф. Танасиенко, Н. Н. Касимовская, В. А. Шляпников, А. П. Шляпникова // Физиология и биохимия культурных растений. – 1995. – Т.27, № 3. – С. 124–129.

326. Таран, Г.С. Разнообразие водных и прибрежно-водных сообществ поймы Оби в подзоне средней тайги / Г. С. Таран // Гидроботаника 2000 : тезисы V Всероссийской конференции по водным растениям (Борок, 10-13 октября 2000 г.). – Борок, 2006. – С. 221.

327. Удра, И. Ф. Расселение растений и вопросы палео- и биогеографии / И. Ф. Удра. – Киев : Наукова думка, 1988. – 200 с.

328. Усманов, И. Ю. Экологическая физиология растений / И. Ю. Усманов, З. Ф. Раманкулова, А. Ю. Кулагин. – М.: Логос, 2001. – 224 с.

329. Федеральное государственное бюджетное учреждение «Государственная комиссия Российской Федерации по испытанию и охране селекционных достижений» [Электронный ресурс]. – Режим доступа: https://reestr.gossort.com/reestr/culture/155. (дата обращения 10.10.2018).

330. Федорчук, В. Н. О связи производительности древостоев с оценками лесных сообществ по экологическим шкалам / В. Н. Федорчук // Бюлл. МОИП. Отд. биол. – 1987. – Т. 92, вып. 2. – С. 80 –87.

331. Федяев, В. В. Соотношение дыхательных путей у растений с разной устойчивостью к дефициту элементов минерального питания: дисс. … канд. биол. наук / Вадим Валентинович Федяев. – Уфа, 2002. – 144 с.

332. Фирсов, Г. А. Уровни адаптированности древесных видов растений красной книги России, интродуцированных в Санкт-Петербурге, в условиях изменения климата / Г. А. Фирсов, А. В. Волчанская, И. В. Фадеева // Вестник Волгоградского гос. ун-та. Сер. 11, Естеств. науки. – 2012. – № 2 (4). – С. 16–27.

333. Фурса, Д. И. Агроклиматические ресурсы Южного берега Крыма в районе большой Ялты и их оценка применительно к винограду / Д. И. Фурса, С. П. Корсакова, В. П. Фурса, В. И. Иванченко. – Ялта : ВННИИВиВ «Магарач», 2006б. – 60 с.

334. Фурса, Д. И. Агроклиматическая характеристика морозоопасности территории Никитского ботанического сада по данным агрометеостанции Никитский сад за 1930-2000 гг. / Д. И. Фурса, С. П. Корсакова, В. П. Фурса // Труды Государственного Никитского ботанического сада. – 2004. – Т. 124. – С. 113–121.

335. Фурса, Д. И. Погода, орошение и продуктивность винограда / Д. И. Фурса. – Л. : Гидрометеоиздат, 1986. – 200 с.

336. Фурса, Д. И. Радиационный и гидротермический режим Южного берега Крыма по данным агрометеостанции «Никитский сад» за 1930-2004 гг. и его учет в практике виноградарства / Д. И. Фурса, С. П. Корсакова, А. Г. Амирджанов, В. П. Фурса. – Ялта : ВННИИВиВ «Магарач», 2006а. – 54 с.

337. Хорт, Т. П. Содержание эфирного масла в тимьяне Дзевановского в зависимости от условий обитания / Т. П. Хорт // Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада. – 1968. – Вып. 1. – С. 3–6.

338. Хотин, А. А. Накопление эфирного масла у мяты перечной под влиянием условий внешней среды / А. А. Хотин // Доклады АН СССР. – 1950. – Т. 72, № 5. – С. 965–968.

339. Хотин, А. А. Роль внешних факторов в накоплении эфирных масел / А. А. Хотин // Труды ВНИИЭМК. – 1968. – Вып. 1. – С. 35–43.

340. Цыганов, Д. Н. Фитоиндикация экологических режимов в подзоне хвойношироколиственных лесов / Д. Н. Цыганов. – М. : Наука, 1983. – 198 с.

341. Шадрина, Н. И. Решение задач оптимизации в Microsoft Excel 2010 : учеб. Пособие / Н. И. Шадрина, Н. Д. Берман. – Хабаровск : Изд-во Тихоокеан. гос. ун-та, 2016. – 101 с.

342. Шарапов, Н. И. Климат и качество урожая / Н. И. Шарапов, В. А. Смирнов. – Л. : Гидрометеоиздат, 1966. – 127 с.

343. Шахнович, А. В. Микроклиматические особенности Южного берега Крыма / А. В. Шахнович // Труды УкрНИГМИ. – 1957. – Вып. 8. – С. 175–210.

344. Шевченко С. В. Репродуктивная биология ряда ценных субтропических плодовых и декоративных растений Крыма : автореф. дисс. … докт. биол. наук: 03.00.05 / Шевченко Светлана Васильевна. – Ялта, 2001. – 33 с.

345. Шеляг-Сосонко Ю. Р. Оценка угроз биоразнообразию Крыма / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, В. Г. Ена, В. С. Тарасенко // Природа. – 1998. – № 1–2. – С. 4–6.

346. Шеляг-Сосонко, Ю. Р. Государственный заповедник «Мыс Мартьян» / Ю. Р. Шеляг-Сосонко, Я. П. Дидух, Е. Ф. Молчанов. – Киев : Наукова думка, 1985. – 256 с.

347. Широких, П. С. Использование экологических шкал для оценки условий местообитаний лесных сообществ Южно-Уральского региона / П. С. Широких, В. Б. Мартыненко // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века: материалы всероссийской конференции (Петрозаводск, 22-27 сентября 2008 г.). Ч. 5. Геоботаника. – Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2008. – С. 346 –349.

348. Шульц, Г. Э. Общая фенология / Г. Э. Шульц. – Л. : Наука, 1981. – 188 с.

349. Шумик, Н. И. Сезонная ритмика интродуцированных растений как критерий их устойчивости и адаптации / Н. И. Шумик, Н. В. Заименко, В. М. Остапюк // Бюллетень Ботанического сада-института. – 2016. – Вып. 15. – С. 96–98.

350. Экология Крыма. Справочное пособие / Под ред. Н. В. Багрова и В. А. Бокова. – Симферополь : Крымское учебно-педагогическое государственное издательство, 2003. – 360 с.

351. Ackerly, D. D. The Evolution of Plant Ecophysiological Traits: Recent Advances and Future Directions / D. D. Ackerly, S. A. Dudley, S. E. Sultan, J. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, A. S. Evans, T. E. Dawson, M. J. Lechowich // BioScience. – 2000. – Vol. 50, № 11. – P 979–995.

352. Adams, R. P. Morphological comparison and key to *Juniperus deltoides* and *J. oxycedrus* / R. P. Adams // Phytologia. – 2014. – Vol. 96. – Issue. 2 – P. 58–62.

353. Adams, R. P. Junipers of the World: The genus *Juniperus* / R. P. Adams. – Bloomington : Trafford Publishing Co., 2011. – 426 p.

354. Agius, S. C. The internal rotenone-insensitivae NADPH dehydrogenase contributes to malate oxidation by potato tuber and pea leaf mitochondria / S. C. Agius, N. V. Bykova, A. U. Igamberdiev, I. M. Moller // Physiologia Plantarum. – 1998. – Vol. 104, Issue 3. – P. 329–336.

355. Ahas, R. Long-term phyto-, omitho- and ichtyophenological time-series analysis in Estonia / R. Ahas // International Journal of Biometeorology. – 1999. – Vol. 42, N 3. – P. 119–123.

356. Ahas, R. The effects of climate change on the phenology of selected Estonian plant, bird and fish populations / R. Ahas, A. Aasa // International Journal of Biometeorology. – 2006. – Vol. 51, N 1. – P. 17–26.

357. Ali, M. S. Responses of different phytoelements to habitat light level and their dynamic convergence towards crown development of *Aucuba japonica* Thunb. var. japonica / M. S. Ali and K. Kikuzawa / J. Ecol. Field Biol. – 2012. – Vol. 35, Issue 3. – P. 177–188. DOI: 10.5141/JEFB.2012.021

358. Amano, T. Links between plant species' spatial and temporal responses to a warming climate / T. Amano, R. P. Freckleton, S. A. Queenborough, S. W. Doxford, R. J. Smithers, T. H. Sparks, W. J. Sutherland // Proceedings of the Royal Society B. Biological Sciences. – 2014. – Vol. 281, Issue 1779. – P. 2013–3017. DOI: 10.1098/rspb.2013.3017

359. Andersen, P. C. Light Intensity Influences Growth and Leaf Physiology of *Aucuba japonica* 'Variegata' / P. C. Andersen, G. W. Knox, J. G. Norcini // HortScience. – 1991. – Vol. 26, N 12. – P. 1485–1488.

360. Araújo, M. B. Ensemble forecasting of species distributions / M. B. Araújo, M. New // Trends in Ecology and Evolution. – 2007. – Vol. 22, Issue 1. – P. 42–47. DOI: https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.09.010

361. Atmospheric Model Intercomparison Project [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://pcmdi.llnl.gov/?projects/amip/index.php

362. Austin, M. P. Evaluation of statistical models used for predicting plant species distributions: Role of artificial data and theory / M. P. Austin, L. Belbin, J. A. Meyers, M. D. Doherty, M. Luoto // Ecological Modelling. – 2006. – Vol. 199. – P. 197–216.

363. Bansal, S. Climate-related genetic variation in drought-resistance of Douglas-fir (Pseudotsuga menziesii) / S. Bansal, C. A. Harrington, P. J. Gould, J. B. St. Clair // Global Change Biology. – 2015a. – Vol. 21, Issue 2. – P. 947–958. DOI: 10.1111/gcb.12719

364. Bansal, S. Impact of climate change on cold hardiness of Douglas-fir (*Pseudotsuga menziesii*): environmental and genetic considerations / S. Bansal, J. B. St Clair, C. A. Harrington, P. J. Gould // Global Change Biology. – 2015b. – Vol. 21, Issue 10. – P. 3814–3826. DOI: 10.1111/gcb.12958

365. Basler, D. Evaluating phenological models for the prediction of leaf-out dates in six temperate tree species across central Europe / D. Basler // Agricultural and Forest Meteorology. – 2016. – Vol. 217. – P. 10–21.

366. Begum, S. Regulation of cambial activity in relation to environmental conditions: understanding the role of temperature in wood formation of trees / S. Begum, S. Nakaba, Y. Yamagishi, Y. Oribe, R. Funada // Physiologia Plantarum. – 2013. – Vol. 147, Issue 1. – P. 46–54. DOI: 10.1111/j.1399-3054.2012.01663.x

367. Betti, M. Manipulating photorespiration to increase plant productivity: recent advances and perspectives for crop improvement / M. Betti, H. Bauwe, F. Busch, A. Fernie, O. Keech, M. Levey, D. Ort, M. Parry, R. Sage, S. Timm, B. Walker, A. Weber // Journal of Experimental Botany. – 2016. –V. 67, N 10. – P. 2977–2988. DOI: 10.1093/jxb/erw076

368. Blümel, K. Shortcomings of classical phenological forcing models and a way to overcome them / K. Blümel, F. M. Chmielewski // Agricultural and Forest Meteorology. – 2012. – Vol. 164. – P. 10–19. DOI: 10.1016/j.agrformet.2012.05.001

369. Campbell, R. K. Phenology of bud burst in Douglas-fir related to provenance, photoperiod, chilling, and flushing temperature / R. K. Campbell, A. I. Sugano // Botanical Gazette. – 1975. – Vol. 136, N 3. – P. 290–298.

370. Cannell, M. G. R. Analysis of risks of frost damage to forest trees in Britain / M. G. R. Cannell // Crop Physiology of Forest Trees / eds. P. M. A. Tigerstedt, P. Puttonen, V. Koski. – Helsinki : Helsinki University Press, 1985. – P. 153–166.

371. Cannell, M. G. R. Climatic warming, spring budburst and frost damage on trees / M. G. R. Cannell, R. I. Smith // Journal of Applied Ecology. – 1986. – Vol. 23, Issue 1. – P. 177–191.

372. Cannell, M. G. R. Thermal Time, Chill Days and Prediction of Budburst in *Picea sitchensis* / M. G. R. Cannell, R. I. Smith // Journal of Applied Ecology. – 1983. – Vol. 20, N 3. – P. 951–963. DOI: 10.2307/2403139 http://www.jstor.org/stable/2403139

373. Caplat, P. Modelling invasibility in endogenously oscillating tree populations: timing of invasion matters / P. Caplat , M. Anand, C. Bauch // Biological Invasions. – 2010. – Vol. 12, Issue 1. – P. 219–231.

374. Chang, X. Variation in the Essential Oils in Different Leaves of Basil (*Ocimum basilicum* L.) at Day Time / X. Chang, P. G. Alderson, Ch. J. Wright // The Open Horticulture Journal. – 2009. – Vol. 2. – P. 13–16.

375. Chaves, M. M. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanism from whole plant to cell / M. M. Chaves, J. Flexas, C. Pinheiro // Annals of Botany – 2009. – Vol. 103. – P. 551–560. DOI: 10.1093/aob/mcn125

376. Chen, X. Delayed response of spring phenology to global warming in subtropics and tropics / X. Chen, L. Wanga, D. Inouye // Agricultural and Forest Meteorology. – 2017. – Vol. 234–235. – P. 222–235.

377. Chesson, P. The roles of harsh and fluctuating conditions in the dynamics of ecological communities / P. Chesson, N. Huntly // The American Naturalist. – 1997. – Vol. 150, N 5. – P. 519–553. DOI: 10.1086/286080

378. Chmielewski, F.-M. Climate change and possible shifts of dormancy release for deciduous fruit crops in Germany / F.-M. Chmielewski, K. Blümel, I. Pálešová // Climate Research. – 2012. – Vol. 54, N 3. – P. 209–219. DOI: 10.3354/cr01115

379. Chmielewski, F.-M. Response of tree phenology to climate change across Europe / F.-M. Chmielewski, T. Rötzer // Agricultural and Forest Meteorology. – 2001. – Vol. 108. – P. 101–112.

380. Chuine, I. A unified model for budburst of trees / I. Chuine // Journal of Theoretical Biology. – 2000. – Vol. 207, Issue 3. – P. 337–347. https://doi.org/10.1006/jtbi.2000.2178 Pub Med

381. Chuine, I. Can phenological models predict tree phenology accurately in the future? The unrevealed hurdle of endodormancy break / I. Chuine, M. Bonhomme, J. M. Legave, I. García de Cortázar-Atauri, G. Charrier, A. Lacointe, N. Améglio // Global Change Biology. – 2016. – Vol. 22, Issue 10. – P. 3444–3460. DOI: 10.1111/gcb.13383

382. Chuine, I. Climate change might increase the invasion potential of the alien C4 grass *Setaria parviflora* (Poaceae) in the Mediterranean Basin / I. Chuine, X. Morin, L. Sonié, C. Collin, J. Fabreguettes, D. Degueldre, J. .L Salager, J. Roy // Diversity and Distributions. – 2012. – Vol. 18, Issue 3. – P. 661–672.

383. Chuine, I. Plant development models / I. Chuine, K. Kramer, H. Hänninen // Phenology: an integrative environmental science ; eds. M. D. Schwartz. – Milwaukee : Kluwer Press, 2003. – P. 217–235. DOI: 10.1007/978-94-007-0632-3_14

384. Chuine, I. Selecting models to predict the timing of flowering of temperate trees: implications for tree phenology modelling / I. Chuine, P. Cour, D. D. Rousseau // Plant, Cell and Environment. – 1999. – Vol. 22, Issue 1. – P. 1–13. DOI: 10.1007/978-94-007-0632-3_14

385. Chuine, I. Warming, photoperiods, and tree phenology / I. Chuine, X. Morin, H. Bugmann // Science. – 2010a. – Vol. 329, Issue 5989. – P. 277–278. DOI: 10.1126/science.329.5989.277-e

386. Chuine, I. Why does phenology drive species distribution? / I. Chuine // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. – 2010b. – Vol. 365(1555). – P. 3149–3160. DOI: 10.1098/rstb.2010.0142

387. Clark, R. M. Predicting the impact of global warming on the timing of spring flowering / R. M. Clark, R. Thompson // Int. J. Climatol. – 2010. – Vol. 30. – P. 1599–1613.

388. Cleland, E. E. Phenological tracking enables positive species responses to climate change / E. E. Cleland, J. M. Allen, T. M. Crimmins, J. A. Dunne, S. Pau, S. E. Travers, E. S. Zavaleta, E. M. Wolkovich // Ecology. – 2012. – Vol. 93. – P. 1765–1771. [PubMed]

389. Cleland, E. E. Shifting plant phenology in response to global change / E. E. Cleland, I. Chuine, A. Menzel, H. A. Mooney, M. D. Schwartz // Trends in Ecology and Evolution. – 2007. – Vol. 22, N. 7. – P. 357–365. DOI: 10.1016/j.tree.2007.04.003

390. Clements, F. E. The phytometer method in ecology; the plant and community as instruments / F. E. Clements, G. W. Goldsmith. – Washington: DC, 1924. – 365 p.

391. CMIP5 [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://cmip.llnl.gov/cmip5/index.html?submenuheader=0

392. Cook, B. I. Divergent responses to spring and winter warming drive community level flowering trends / B. I. Cook, E. M. Wolkovich, C. Parmesan // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. – 2012. – Vol. 109, N 23. – P. 9000–9005. DOI: 10.1073/pnas.1118364109

393. Cosentino, S. Antimicrobial activity and chemical composition of essential oils from Sardinia / S. Cosentino, C. I. G.Tuberoso, M. E. Fadda, B. Pisano, M. Satta, V. Mascia, F. Palmas // Igiene Moderna. – 1999. – Vol. 112, N 4. – P. 1411–1421.

394. Coupled Model Intercomparison Project [Электронный ресурс]. Режим доступа: https://cmip.llnl.gov

395. Cutillas, A.-B. *Thymus mastichina* L. essential oils from Murcia (Spain): Composition and antioxidant, antienzymatic and antimicrobial bioactivities / A.-B. Cutillas, A. Carrasco, R. Martinez-Gutierrez, V. Tomas, J. Tudela // PLoS ONE. – 2018. – Vol. 13, N 1 : e0190790. Режим доступа: https://doi.org/10.1371/journal. pone.0190790

396. Davis, M. A. Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invisibility / M. A. Davis, J. P. Grime, K. Thompson // Journal of Ecology. – 2000. – Vol. 88. – P. 528–534.

397. De Vasconcelos Silva, M. G. Chemical variation during daytime of constituents of the essential oil of *Ocimum gratissimum* leaves / M. G. De Vasconcelos Silva, A. A. Craveiro, F. J. A. Matos, M. I. L. Machado, J. W. Alencar // Fitoterapia. – 1999. – Vol. 70, Issue 1. – P. 32–34.

398. Dee, D. P. The ERA-Interim reanalysis: configuration and performance of the data assimilation system / D. P. Dee, S. M. Uppala, A. J. Simmons, P. Berrisford, P. Poli, S. Kobayashi, U. Andrae, M. A. Balmaseda, G. Balsamo , P. Bauer, P. Bechtold, A. C. M. Beljaars, L. van de Berg, J. Bidlot, N. Bormann, C. Delsol, R. Dragani, M. Fuentes, A. J. Geer, L. Haimberger, S. B. Healy, H. Hersbach, E. V. Hólm, L. Isaksen, P. Kållberg, M. Köhler, M. Matricardi, A. P. McNally, B. M. Monge-Sanz, J.-J. Morcrette, B.-K. Park, C. Peubey, P. de Rosnay, C. Tavolato, J.-N. Thépaut, F. Vitart // Quarterly Journal of the Royal Meteorological Society. – 2011. – Vol. 137, Issue 656. – P. 553–597. DOI: 10.1002/qj.828

399. Defila, C. Phytophenological trends in Switzerland / C. Defila, B. Clot // Int. J. Biomet. – 2001. – Vol. 45. – P. 203–207.

400. Delzon, S. Field evidence of colonisation by Holm Oak, at the Northern Margin of its distribution range, during the anthropocene period / S. Delzon, M. Urli, J. C. Samalens, J. B. Lamy, H. Lischke, F. Sin, N. E. Zimmermann, A. J. Porté // PLoS ONE. – 2013. – Vol. 8, N 11 : e80443. DOI: 10.1371/journal.pone.0080443. eCollection 2013.

401. Didukh, Ya. P. The ecological scales for the species of Ukrainian flora and their use in synphytoindication / Ya. P. Didukh. – Kyiv : Phytosociocentre, 2011. – 176 p.

402. Diekmann, M. Acidification and eutrophicationof deciduous forests in northwestern Germany demonstrated by indicator species analysis / M. Diekmann, C. Dupre` // Journal of Vegetation Science. – 1997, – Vol. 8. – P. 855–864.

403. Dobreva, A. Daily dynamics of the essential oils of *Rosa damascena* Mill. and *Rosa alba* L. / A. Dobreva, N. Kovacheva // Agricultural science and technology. – 2010. – Vol. 2, N 2. – P. 71–74.

404. Drake, J. M. Demographic stochasticity, environmental variability, and windows of invasion risk for *Bythotrephes longimanus* in North America / J. M. Drake, K. L. S. Drury,

D. M. Lodge, A. Blukacz, N. D. Yan, G. Dwyer // Biological Invasions. – 2006. – Vol. 8, Issue 4. – P. 843–861.

405. Dudareva, N. Biochemistry of plant volatiles / N. Dudareva, E. Pyrchesky, J. Gershenzon // Plant Physiology. – 2004. – Vol. 135, Issue 4. – P. 1893–1902. DOI: 10.1104/pp.104.049981

406. Dufresne, J.-L. Climate change projections using the IPSL-CM5 Earth System Model: From CMIP3 to CMIP5 / J.-L. Dufresne, M.-A. Foujols, S. Denvil, A. Caubel, O. Marti, O. Aumont, Y. Balkanski, S. Bekki, H. Bellenger, R. Benshila, S. Bony, L. Bopp, P. Braconnot, P. Brockmann, P. Cadule, F. Cheruy, F. Codron, A. Cozic, D. Cugnet, N. de Noblet, J.-P. Duvel, C. Ethé, L. Fairhead, T. Fichefet, S. Flavoni, P. Friedlingstein, J.-Y. Grandpeix, L. Guez, E. Guilyardi, D. Hauglustaine, F. Hourdin, A. Idelkadi, J. Ghattas, S. Joussaume, M. Kageyama, G. Krinner, S. Labetoulle, A. Lahellec, M.-P. Lefebvre, F. Lefevre, C. Levy, Z. X. Li, J. Lloyd, F. Lott, G. Madec, M. Mancip, M. Marchand, S. Masson, Y. Meurdesoif, J. Mignot, I. Musat, S. Parouty, J. Polcher, C. Rio, M. Schulz, D. Swingedouw, S. Szopa, C. Talandier, P. Terray, N. Viovy, N. Vuichard // Climate Dynamics. – 2013. – Vol. 40, Issue 9–10. – P. 2123–2165. DOI: 10.1007/s00382-012-1636-1

407. Duputié, A. Phenological plasticity will not help all species adapt to climate change / A. Duputié, A. Rutschmann, O. Ronce, I. Chuine // Global Change Biology. – 2015. – Vol. 21, Issue 8. – P. 3062–3073. https://doi.org/10.1111/gcb.12914

408. Edwards, N. T. Temperature-independent diel variations of respiration rates in *Quercus alba* and *Liriodendron tulipifera* / N. T. Edwards, S. B. McLaughlin // Oikos. – 1978. – Vol. 31, N 2. – P. 200–206.

409. Ellenberg, H. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa [Indicator values of plants in Central Europe] / H. Ellenberg, H. E. Weber, R. Dull, V. Wirth, W. Werner, D. Paulißen // Scripta Geobotanics. – Vol. 18. – Verlag Erich Goltze KG, Gottingen, 1991. – 248 p.

410. Eyring, V. Overview of the Coupled Model Intercomparison Project Phase 6 (CMIP6) experimental design and organization / V. Eyring, S. Bony, G. A. Meehl, C. Senior, B. Stevens, R. Stouffer, K. E. Taylor // Geosci. Model Dev. Discuss. – 2015. – Vol. 8, Issue 12. – P. 10539–10583. DOI: 10.5194/gmdd-8-10539-2015.

411. Fahlén, A. Effects of light-temperature regimes on plant growth and essential oil yield of selected aromatic herbs. / A. Fahlén, M. Welander, R. Wennersten // J. Sci. Food Agric. – 1997. – Vol. 73, Issue 1. – P. 111–119.

412. Falkowski, P. G. Aquatic Photosynthesis / P. G. Falkowski, J. A. Raven. – 2d eds. – Princeton : Princeton University Press, 2007. – 488 p.

413. Figueiredo, A. C. Portuguese Thymbra and *Thymus* species volatiles: chemical composition and biological activities / A. C. Figueiredo, J. G. Barroso, L. G. Pedro, L. Salgueiro, M. G. Miguel, M. L. Faleiro // Current Pharmaceutical Design. – 2008. – Vol. 14, N 29. – P. 3120–3140.

414. Fitter, A. H. Rapid Changes in Flowering Time in British Plants / A. H. Fitter, R. S. R. Fitter // Sci. – 2002. – Vol. 296, Issue 5573. – P. 1689–1691. DOI: 10.1126/science.1071617

415. Flato, G. Evaluation of Climate Models / G. Flato, J. Marotzke, B. Abiodun, P. Braconnot, S. C. Chou, W. J. Collins, P. Cox, F. Driouech, S. Emori, V. Eyring, C. Forest, P. Gleckler, E. Guilyardi, C. Jakob, V. Kattsov, C. Reason, M. Rummukainen // Climate Change 2013 : The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / eds. T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner [et al.]. – Cambridge, UK and NY, USA : Cambridge University Press, 2013. – Vol. 5, chapter 9. – P. 741–866. DOI: 10.1017/CB09781107415324.020

416. Forrest, J. Toward a synthetic understanding of the role of phenology in ecology and evolution / J. Forrest, A. J. Miller-Rushing // Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences. – 2010. – Vol. 365, Issue 1555. – P. 3101–3112. DOI: 10.1098/rstb.2010.0145

417. Franks, S. J. Evolutionary and plastic responses to climate change in terrestrial plant populations / S. J. Franks, J. J. Weber, S. N. Aitken // Evol. Appl. – 2014. – Vol. 7. – 123–139.

418. Franz, C. M. In Volatile oil crops: their biology, biochemistry and production / C. Franz // Genetics ; eds. R. K. M. Hay, P. G. Waterman. – Harlow : Longman Scientific and Technical, 1993. – P. 63–96.

419. Fridley, J. D. Extended leaf phenology and the autumn niche in deciduous forest invasions / J. D. Fridley // Nature. – 2012. – Vol. 485, Issue 7398. – P. 359–362. DOI: 10.1038/nature11056 [PubMed]

420. Fu, Y. H. Declining global warming effects on the phenology of spring leaf unfolding/ Y. H. Fu, H. Zhao, S. Piao, M. Peaucelle, S. Peng, G. Zhou, P. Ciais, M. Huang, A. Menzel, J. Peñuelas, Y. Song, Y. Vitasse, Z. Zeng, I. A. Janssens // Nature. – 2015b. – Vol. 526, Issue 7571. – P. 104–107. DOI: 10.1038/nature15402

421. Fu, Y. H. Increased heat requirement for leaf flushing in temperate woody species over 1980-2012: effects of chilling, precipitation and insolation / Y. H. Fu, S. Piao, Y. Vitasse, H. Zhao, H. J. De Boeck, Q. Liu, H. Yang, U. Weber, H. Hänninen, I. A. Janssens // Global Change Biology. – 2015a. – Vol. 21, Issue 7. – P. 2687–2697. DOI: 10.1111/gcb.12863

422. Fu, Y. S. H. Variation in leaf flushing date influences autumnal senescence and next year's flushing date in two temperate tree species / Y. H. Fu, M. Campioli, Y. Vitasse, H. J. De Boeck, J. Van den Berge, H. AbdElgawad, H. Asard, S. Piao, G. Deckmyn, I. A. Janssens // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2014. – Vol. 111, Issue 20. – P. 7355–7360.

423. Fylstra, D. Design and Use of the Microsoft Excel Solver / D. Fylstra, L. Lasdon. – Interfaces. – 1998. – Vol. 28, N 5. – P. 29–55.

424. Gallinat, A. S. Autumn, the neglected season in climate change research / A. S. Gallinat, R. B. Primack, D. L. Wagner // Trends in Ecology and Evolution. – 2015. – Vol. 30, Issue 3. – P. 169–176. DOI: 10.1016/j.tree.2015.01.004

425. Garcia, D. Annual Variability in Reproduction of *Juniperus communis* L. in a Mediterranean Mountain: Relationship to Seed Prediation and Weather / D. Garcia, R. Zamora, J. M. Gomez, J. A. Hodar // Ecoscience. – 2002. – Vol. 9 (2). – P. 251–255.

426. Gauzere, J. Integrating interactive effects of chilling and photoperiod in phenological process-based models. A case study with two European tree species: *Fagus sylvatica* and *Quercus petraea* / J. Gauzere, S. Delzon, H. Davi, M. Bonhomme, I. Garcia de Cortazar-Atauri, I. Chuine // Agricultural and Forest Meteorology. – 2017. – Vol. 244–245. – P. 9–20. DOI: 10.1016/j.agrformet.2017.05.011

427. Giorgetta, M. A. Climate and carbon cycle changes from 1850 to 2100 in MPI-ESM simulations for the Coupled Model intercomparison project phase 5 / M. A. Giorgetta, J. Jungclaus, C. H. Reick, S. Legutke, J. Bader, M. Böttinger, V. Brovkin, T. Crueger, M. Esch, K. Fieg, K. Glushak, V. Gayler, H. Haak, H.-D. Hollweg, T. Ilyina, S. Kinne, L. Kornblueh, D. Matei, T. Mauritsen, U. Mikolajewicz, W. Mueller, D. Notz, F. Pithan, T. Raddatz, S. Rast, R. Redler, E. Roeckner, H. Schmidt, R. Schnur, J. Segschneider, K. D. Six, M. Stockhause, C. Timmreck, J. Wegner, H. Widmann, K.-H. Wieners, M. Claussen, J. Marotzke, B. Stevens // Journal of Advances in Modeling Earth Systems. – 2014. – Vol. 5, Issue 3. – P. 572–597. DOI: 10.1002/jame.20038

428. Godoy, O. Different flowering phenology of alien invasive species in Spain: evidence for the use of an empty temporal niche? / O. Godoy, P. Castro-Diez, F. Valladares,

M. Costa-Tenorio // Plant Biology. – 2009. – Vol. 11, Issue 6. – P. 803–811. DOI: 10.1111/j.1438-8677.2008.00185.x [PubMed]

429. Gotelli, N. J. The temporal niche / N. J. Gotelli, G. R. Graves // Null models in ecology; eds. N. J. Gotelli, G. R. Graves. – Washington, D. C. : Smithsonian Institution Press, 1996. – P. 95–111.

430. Gouyon, P. H. Polymorphism and environment: the adaptive value of the oil polymorphism in *Thymus vulgaris* L. / P. H. Gouyon, Ph. Vernet, J. L. Guillerm, G. Valdeyron // Heredity. – 1986. – Vol. 57, part 1. – P. 59–66.

431. Grander, R. Types chimiques (Chemotypes) de l'espece *Thymus vulgaris* L. / R. Grander, J. Passet // C.r. Acad. Sci. D. – 1971. – Vol. 273, N 23. – P. 2350–2353.

432. Greer, D. H. Modelling photosynthetic responses to temperature of grapevine (*Vitis vinifera* cv. Semillon) leaves on vines grown in a hot climate / D. H. Greer, M. M. Weedon // Plant, Cell and Environment. – 2012. – Vol. 35, Issue 6. – P. 1050–1064. DOI: 10.1111/j.1365-3040.2011.02471.x

433. Guisan, H. A. Predictive habitat distribution models in ecology / H. A. Guisan, N. E. Zimmermann // Ecological Modelling. – 2000. – Vol. 135. – P. 147–186.

434. Hänninen, H. A framework for modelling the annual cycle of trees in boreal and temperate regions / H. Hänninen, K. Kramer // Silva Fennica. – 2007. – Vol. 41. – P. 167–205.

435. Hänninen, H. Boreal and Temperate Trees in a Changing Climate: Modeling the Ecophysiology of Seasonality / H. Hänninen. – Dordrecht : Springer Science+Business Media, 2016. – 342 p. https://doi.org/10.1007/978-94-017-7549-6

436. Hänninen, H. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions / H. Hänninen // Acta Forestalia Fennica. – 1990. – N. 213. – P. 1–47.

437. Harrington, C. A. Modeling the effects of winter environment on dormancy release of Douglas-fir / C. A. Harrington, P. J. Gould, J.B. St. Clair // Forest Ecology and Management. – 2010. – Vol. 259, Issue 4. – P. 798–808. DOI: 10.1016/j.foreco.2009.06.018

438. Hawkes, K. Hadza women's time allocation, offspring provisioning and the evolution of long postmenopausal life spans / K. Hawkes, J. F. O'Connell, N. G. Blurton Jones // Curr Anthropol. 1997. – Vol. 38. – P. 551–578.

439. Hay, R. K. M. Botany / R. K. M. Hay, K. P. Svoboda // Volatile Oil Crops: Their Biology, Biochemistry and Production ; eds. R. K. M. Hay, P. G. Waterman. – Harlow : Longman Scientific and Technical, 1993. – P. 5–22.

440. Heide, O. M. Daylength and thermal time responses of budburst during dormancy release in some northern deciduous trees / O. M. Heide // Physiol. Plant. – 1993. – V. 88, N 4. – P. 531–540. DOI: 10.1111/j.1399-3054.1993.tb01368.x

441. Henley, W. J. Measurement and interpretation of photosynthetic light-response curves in algae in the context of photoinhibition and diel changes / W. J. Henley // J. Phycology. – 1993. – Vol. 29, Issue 6. – P. 729–739.

442. Herms, D. A. Using degree-days and plant phenology to predict pest activity / D. A. Herms // IPM (Integrated Pest Management) of Midwest Landscapes ; eds. V. Krischik, J. Davidson. – Minnesota Agricultural Experiment Station Publication SB-07645, 2004. – P. 49–59.

443. Hudaib, M. GC/MS evaluation of thyme (*Thymus vulgaris* L.) oil composition and variations during the vegetative cycle / M. Hudaib, E. Speroni, A. M. Di Pietra, V. Cavrini // J. Pharm. Biomed. Anal. – 2002. – Vol. 29, N 4. – P. 691–700.

444. Hunter, A. F. Predicting the timing of budburst in temperate trees / A. F. Hunter, M. J. Lechowicz // Journal of Applied Ecology. – 1992. – Vol. 29, N 3. – P. 597–604.

445. Hurry, V. Respiration in Photosynthetic Cells: Gas Exchange Components, Interactions with Photorespiration and the Operation of Mitochondria in the Light / V. Hurry, A. U. Igamberdiev, O. Keerberg, T. Pärnik, O. K. Atkin, J. Zaragoza-Castells, P. Gardeström // Plant Respiration : From Cell to Ecosystem ; eds. H. Lambers and M. Ribas-Carbo. – Dordrecht : Springer, 2005. – P. 43–61.

446. Hurst, H. E. Long-term storage capacity of reservoirs / H. E. Hurst // Transactions of the American Society of Civil Engineers. – 1951. – Vol. 116, Issue 1. – P. 770–799.

447. Hutchinson, G. E. Concluding remarks. Cold Spring Harbour symposium on quantitative biology / G. E. Hutchinson // Quanttitative Biology. – 1957. – N 22. – P.415–427.

448. Igolen, G. Propos sur les lavandes et les lavandins / G. Igolen // Parfums, Cosmétiques, Savons de France. – 1976. – Vol. 1, N. 10. – P. 5111–5125.

449. Iler, A. M. Nonlinear flowering responses to climate: are species approaching their limits of phenological change? / A. M. Iler, T. T. Høye, D. W. Inouye, N. M. Schmidt // Philosophical Transactions of the Royal Society B Biological Sciences. – 2013. – Vol. 368, Issue 1624. – 20120489. DOI: 10.1098/rstb.2012.0489

450. Ilnitsky, O. A. Dependency of a Photosynthesis Rate in *Nerium oleander* L. on Environmental Factors, Leaf Temperature, Transpiration, and Their Change During Vegetation in Subtropics / O. A. Ilnitsky, A. V. Pashtetsky, Yu. V. Plugatar, S. P. Korsakova // Russian Agricultural Sciences. – 2018. – Vol. 44, N 3. – P. 224–228. DOI: 10.3103/S106836741803006

451. Inouye DW. Effects of climate change on phenology, frost damage, and floral abundance of montane wildflowers / D. W. Inouye // Ecology. – 2008. – Vol. 89, Issue 2. – P. 353–362. [PubMed]

452. IPCC 2007 : Climate Change 2007 : The Physical Science Basis : Frequently Asked Questions and Selected Technical Summary Boxes : Contribution of Working Group I to the Fourth Assessment. Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / eds. S. Solomon, D. Qin, M. Manning [et al.]. – Cambridge, UK and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2007. – 996 p.

453. IPCC 2013 : Climate Change 2013 : The Physical Science Basis : Summary for Policymakers, Technical Summary and Frequently Asked Questions : Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change / eds. T. F. Stocker, D. Qin, G.-K. Plattner [et al.]. – Cambridge, UK and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2013. – 1535 p. DOI:10.1017/CBO9781107415324

454. Jakobsen, H. B. Influence of climatic factors on emission of flower volatiles in situ / H. B. Jakobsen, C. E. Olsen // Planta. – 1994. – Vol. 192, N 3. – P. 365–371.

455. Jalas, J. Notes on *Thymus* L. (Labiatae) in Europe. 2. Comments on species and subspecies / J. Jalas // Bot. J. Linn. Soc. – 1971. – Vol. 64, N 3. – P. 247–275.

456. Jalas, J. *Thymus* L. / J. Jalas // Flora Europaea. – 1972. – Vol. 3. – P.172–182.

457. Jassby, A. D. Mathematical formulation of the relationship between photosynthesis and light for phytoplankton / A. D. Jassby, T. Platt // Limnology and Oceanography. – 1976. – Vol. 21, Issue 4. – P. 540–547.

458. Jennings, W. Qualitative Analysis of Flavor and Fragrance Volatiles by Glass Capillary Gas Chromatography / W. Jennings, T. Shibamoto. – New York, London, Sydney, Toronto, San Francisco : Academic Press, 1980. – 472 p.

459. Jones, H. G. Radiation measurement for plant ecophysiology / H. G. Jones, N. Archer, E. Rotenberg, R. Casa // Journal of Experimental Botany. –2003. – Vol. 54, N 384. – P. 879–889. DOI: 10.1093/jxb/erg116

460. Julve, Ph. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France / Ph Julve. Version [date de la version utilisée]. Programme Catminat. 1998 ff. – Режим доступа: http://www.tela-botanica.org/papyrus.php?site=2&menu=88&id_projet=18&act=documents&id_repertoire=98 (дата обращения: 8.10.2018).

461. Kaiser, W. M. Effects of Water Deficit on Photosynthetic Capacity / W. M. Kaiser // Physiol. Plant. – 1987. – V. 71. – P. 142–149.

462. Keenan, T. F. The timing of autumn senescence is affected by the timing of spring phenology: implications for predictive models / T. F. Keenan, A. D. Richardson // Global Change Biology. – 2015. – Vol. 21, Issue 7. – P. 2634–2641. DOI: 10.1111/gcb.12890

463. Khanduri, V. P. The effects of climate change on plant phenology / V. P. Khanduri, C. M. Sharma, S. P. Singh // Environmentalist. – 2008. – Vol. 28. – P. 143–147.

464. Knutti, R. Robustness and uncertainties in the new CMIP5 climate model projections / R. Knutti, J. Sedláček // Nature Climate Change. – 2013. – Vol. 3. – P. 369–373.

465. Körner, C. Phenology under global warming / C. Körner, D. Basler // Science. – 2010. – Vol. 327, Issue 5972. – P. 1461–1462. DOI: 10.1126/science.1186473

466. Korsakova, S. Impact of climate change on the grape productivity in the Southern coast of the Crimea // Challenges and opportunities in agrometeorology ; eds. S. D. Attri, L. S. Rathore, M. V. K. Sivakumar, S. K. Dash. – Berlin, Heidelberg: Springer-Verlag Berlin Heidelberg, 2011. – P. 385–396. DOI 10.1007/978-3-642-19360-6_29

467. Korsakova, S. Major interaction between climate change and biological diversity / S. Korsakova S. // CagM Report № 91, WMO/TD № 1166. – Geneva, Switzerland, September 2003a. – P. 3–26.

468. Korsakova, S. Sustainable agricultural practices directly or indirectly contributing to the conservation of biological diversity / S. Korsakova // CagM Report № 91, WMO/TD № 1166. – Geneva, Switzerland, September 2003b. – P. 79–92.

469. Kramer, K. A modeling analysis of the effects of climatic warming on the probability of spring frost damage to tree species in the Netherlands and Germany / K. Kramer // Plant Cell and Environment. – 1994. – Vol. 17, Issue 4. – P. 367–377.

470. Krause, E. L. Bioavailability of the antioxidative thyme compounds thymol and p-cymene-2, 3-diol in eggs / E. L. Krause, W. Ternes // European Food Research and Technology. – 1999. – Vol. 209, N 2. – P. 140–144.

471. Ladányi, M. From phenology models to risk indicator analysis/ M. Ladányi, S. Persely, J. Nyéki, Z. Szabó // Agricultural Informatics. – 2010. – Vol. 1, N 2. – P. 8–16.

472. Landolt, E. Okologische Zeigerwerts zur Sweizer Flora / E. Landolt // Veroff. Geobot. Inst. ETH. Zurich. – 1977. – H. 64. – S. 1 –208.

473. Laube, J. Chilling outweighs photoperiod in preventing precocious spring development / J. Laube, T. H. Sparks, N. Estrella, J. Höfler, D. P Ankerst., A. Menzel // Global Change Biology. – 2014. – Vol. 20, Issue 1. – P. 170–182. DOI: 10.1111/gcb.12360

474. Lehikoinen, E. Arrival and departure dates / E. Lehikoinen, T. H. Sparks, M. Zalakevicius // Advances in Ecological Research. – Amsterdam : Elsevier, 2006. – Vol. 35, part Birds and Climate Change ; eds. A. H. Møller, W. Fiedler, P. Berthold. – P. 1–31.

475. Leinonen, I. A simulation model for the annual frost hardiness and freeze damage of Scots pine / I. Leinonen // Annals of Botany. –1996. – Vol. 78, Issue 6. – P. 687–693. DOI: 10.1006/anbo.1996.0178

476. Lenzi, A. Response to water stress of some oleander cultivars suitable for pot plant production / A. Lenzi, L. Pittas, T. Martinelli, P. Lombardi, R. Tesi // Scientia Horticulturae. – 2009. – V. 122, N 3. – P. 426–431. DOI: 10.1016/j.scienta.2009.05.022

477. Li, J. Using Co-Expression Analysis and Stress-Based Screens to Uncover Arabidopsis Peroxisomal Proteins Involved in Drought Response / J. Li, J. Hu // PLoS One. – 2015. – Vol. 10, N 9 : e0137762. DOI: 10.1371/journal.pone.0137762 URL: http://journals.plos.org/plosone/article/file?id=10.1371/journal.pone.0137762&type=printable (дата обращения: 20.06.2017).

478. Linkosalo, T. Models of the spring phenology of boreal and temperate trees: is there something missing? / T. Linkosalo, R. Häkkinen, H. Hänninen // Tree Physiology. – 2006. – Vol. 26, N 9. – P. 1165–1172. DOI: 10.1093/treephys/26.9.1165

479. Lobo, F. A. Erratum to: Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models / F. A. Lobo, M. P. de Barros, H. J. Dalmagro, Â. C. Dalmonin, W. E. Pereira, É. C. de Souza, G. L. Vourlitis, C. E. Rodríguez Ortíz // Photosynthetica. – 2014. – Vol. 52, Issue 3. – P. 479–480. DOI: 10.1007/s11099-014-0045-6

480. Lobo, F. A. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel – a critical look at the models / F. A. Lobo, M. P. de Barros, H. J. Dalmagro, Â. C. Dalmolin, W. E. Pereira, É.C. de Souza, G.L. Vourlitis, C.E. Rodríguez Ortíz // Photosynthetica. – 2013. – Vol. 51, Issue 3. – P. 445–456. DOI: 10.1007/s11099-013-0045-y

481. Loustau, D. Impacts of climate change on temperate forests and interaction with management / D. Loustau, J. Ogée, E. Dufrêne, M. Déqué, J.-L. Dupouey, V. Badeau, N. Viovy, P. Ciais, M.-L. Desprez-Loustau, A. Roques, I. Chuine, F. Mouillot // Forestry and Climate Change : eds. P. H. Freer-Smith, M. S. J. Broadmeadow, J. M. Lynch. – Wallingford, UK : CAB International, 2007. – P. 143–150.

482. Lyon, B. E. A matter of timing / B. E. Lyon, Chaine, A. S. D. W. Winkler // Science. – 2008. – Vol. 321, Issue 5892. – P. 1051–1052. DOI: 10.1126/science.1159822

483. Malyshev, A. V. Temporal photoperiod sensitivity and forcing requirements for budburst in temperate tree seedlings / A. V. Malyshev, H. A. L. Henry, A. Bolte, M. A. S. Arfin Khan, J. Kreyling // Agricultural and Forest Meteorology. – 2018. – Vol. 248. – P. 82–90. DOI: 10.1016/j.agrformet.2017.09.011

484. Marhuenda, E. Composition of essential oil of *Thymus carnosus* and its variation / E. Marhuenda, C. Alarcón // Fitoterapia. – 1986. – Vol. 57, N 6. – P. 448–450.

485. Marko, N. Phenological response to the climate change of oil-bearing rose under subtropical conditions of the Southern coast of the Crimea / N. Marko, S. Korsakova // 30TH International horticultural congress, ISHS-2018 Symposium 16 International Symposium on Tropical and Subtropical Vegetable Production : Tackling Present and Future Global Biotic and Abiotic Stressors, (Istanbul, Turkey, August 12-16, 2018). – Istanbul, 2018. – P. 29.

486. Marmion, M. Evaluation of consensus methods in predictive species distribution modelling / M. Marmion, M. Parviainen, M. Luoto, R. K. Heikkinen, W. Thuiller // Diversity and Distributions. – 2009. – Vol. 15, Issue 1. – P. 59–69. DOI: 10.1111/j.1472-442.2008.00491.x

487. Masui, T. An emission pathway for stabilization at 6 Wm^{-2} radiative forcing / T. Masui, K. Matsumoto, Y. Hijioka, T. Kinoshita,T. Nozawa, S. Ishiwatari, E. Kato, P. R. Shukla, Y. Yamagata, M. Kainuma // Climatic Change. – 2011. – Vol. 109, Issue 1–2. – P. 59–76.

488. McEwan, R. W. Leaf phenology and freeze tolerance of the invasive shrub Amur honeysuckle and potential native competitors / R. W. McEwan, M. K. Birchfield, A. Schoergendorfer, M. A. Arthur // Journal of the Torrey Botanical Society. – 2009. – Vol. 136, N. 2. – P. 212–220. DOI: 10.3159/08-RA-109.1

489. Meletiou-Christou, M. S. Leaf functional traits of four evergreen species growing in Mediterranean environmental conditions / M. S. Meletiou-Christou, S. Rhizopoulou // Acta Physiol. Plantarum. – 2017. – Vol. 39, N 1. – P. 34–46. DOI: 10.1007/s11738-016-2330-4

490. Melia, N. Reproductive biology studies towards the conservation of two rare species of Colchic flora, *Arbutus andrachne* and *Osmanthus decorus* / N. Melia, L. Gabedava, T. Barblishvili, L. Jgenti // Turk. J. Bot. – 2012. – Vol. 36. – P. 55–62. DOI :10.3906/bot-1008-42

491. Memmott, J. Global warming and the disruption of plant – pollinator interactions / J. Memmott, P. G. Craze, N. M. Waser, M. V. Price // Ecology Letters. –2007. – Vol. 10, Issue 8. – P. 710–717. DOI: 10.1111/j.1461-0248.2007.01061.x

492. Menzel, A. European phenological response to climate change matches the warming pattern / A. Menzel, T. H. Sparks, N. Estrella, E. Koch, A. Aasa, R. Ahas, K. Alm-Kübler, P. Bissolli, O. Braslavská, A. Briede, F. M. Chmielewski, Z. Crepinsek, Y. Curnel, Å. Dahl, C. Defila, A. Donnelly, Y. Filella, K. Jatczak, F. Måge, A. Mestre, Ø. Nordli, J. Peñuelas, P. Pirinen, V. Remišová, H. Scheifinger, M. Striz, A. Susnik, A. J. H. van Vliet, F.-E. Wielgolaski, S. Zach, A. Zust // Global Change Biol. – 2006. – Vol. 12, Issue 10. – P. 1969–1976. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2006.01193.x

493. Meusel, H. Vergleichende Chorologie der Zentraleuropäischen Flora / H. Meusel, E. Jäger, E. Weinert. – Jena : Fischer Verl. – 1965. – Vol. 1. – P. 557–583.

494. Migliavacca, M. On the uncertainty of phenological responses to climate change, and implications for a terrestrial biosphere model / M. Migliavacca, O. Sonnentag, T. F. Keenan, A. Cescatti, J. O′Keefe, A. D. Richardson // Biogeosciences. – 2012. – Vol. 9. – P. 2063–2083. DOI: /10.5194/ bg-9-2063-2012

495. Miguel, M. G. Chemical composition of the essential oils from *Thymus mastichina* “over a day period”/ M. G. Miguel, F. Duarte, F. Venâncio, R. Tavares // Acta Horticul. (ISHS) : World Conference on Medicinal and Aromatic Plants. Possibilities and limitations of medicinal and aromatic plants production towards the 21st century, 8-11 July, Budapest, Hungry, 2001. – 2002. – Vol. 576. – P. 87–90. DOI: 10.17660/ActaHortic.2002.576.15

496. Miller-Rushing, A. J. Global warming and flowering times in Thoreau’s concord : a community perspective / A. J. Miller-Rushing, R. B. Primack // Ecology. – 2008. – V. 89, Issue 2. – P. 332–341.

497. Miyazawa, S.-I. Slow development of leaf photosynthesis in an evergreen broad-leaved tree, *Castanopsis sieboldii*: relationships between leaf anatomical characteristics and photosynthetic rate / S.-I. Miyazawa, I. Terashima // Plant, Cell and Environment. – 2001. – Vol. 24, Issue 3. – P. 279–291. DOI: 10.1046/j.1365-3040.2001.00682.x

498. Molisch, H. The longevity of plants (Die Lebensdauer der Pflanze). / H. Molisch ; etd. E. H. Fulling. – Pennsylvania, USA : The Science Press Printing Company. Lancaster, 1938. – 226 p.

499. Morales, R. El género *Thymus* L. en la región mediterránea occidental (Lamiaceae) / R. Morales // Biocosme Mésogéen. – 1989. – Vol. 6, N 4. – P. 205–211.

500. Morgan, R. K. Chemotypic characteristics of *Thymus vulgaris* L. in Central Otago, New Zealand / R. K. Morgan // J. Biogeogr. – 1989. – Vol. 16, N 5. – P. 483–491. DOI: 10.2307/2845110

501. Morin, X. Leaf phenology in 22 North American tree species during the 21st century / X. Morin, M. J. Lechowicz, C. Augspurger, J. O'Keefe, D. Viner, I. Chuine // Global Change Biol. – 2009. – Vol. 15, Issue 4. – P. 961–975. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2008.01735.x

502. Morin, X. Tree species range shifts at a continental scale: new predictive insights from a process-based model / X. Morin, D. Viner, I. Chuine // Journal of Ecology. – 2008. – Vol. 96, Issue 4. – P. 784–794. DOI: 10.1111/j.1365-2745.2008.01369.x

503. Morin, X. Will tree species experience increased frost damage due to climate change because of changes in leaf phenology? / X. Morin, I. Chuine // Canadian Journal of Forest Research. – 2014. – Vol. 44, N 12. – P. 1555–1565. DOI: 10.1139/cjfr-2014-0282

504. Mouradov, A. Control of flowering time: interacting pathways as a basis for diversity / A. Mouradov, F. Cremer, G. Coupland // Plant Cell. – 2002. – Vol. 14 (Suppl). – S. 111–130. DOI: 10.1105/tpc.001362

505. Murray, M. B. Effects of elevated CO_2, nutrition and climatic warming on bud phenology in Sitka spruce (*Picea sitchensis*) and their impact on the risk of frost damage / M. B. Murray, R. I. Smith, I. D. Leith, D. Fowler, H. S. J. Lee, A. D. Friend, P. G. Jarvis // Tree Physiology. – 1994. – Vol. 14, Issue 7-8-9. – P. 691–706. DOI: 10.1093/treephys/14.7-8-9.691

506. Murray, M. Date of budburst of fifteen tree species in britain following climatic warming / M. Murray, M. G. R. Cannell, R. Smith // Journal of Applied Ecology. – 1989. – Vol. 26. – P. 693–700. http://www.jstor.org/stable/2404093

507. Nazarenko, L. Future climate change under RCP emission scenarios with GISS ModelE2 / L. Nazarenko, G. A. Schmidt, R. L. Miller, N. Tausnev, M. Kelley, R. Ruedy, G. L. Russell, I. Aleinov, M. Bauer, S. Bauer, R. Bleck, V. Canuto, Y. Cheng, T. L. Clune, A. D. Del Genio, G. Faluvegi, J. E. Hansen, R. J. Healy, N. Y. Kiang, D. Koch, A. A. Lacis, A. N. LeGrande, J. Lerner, K. K. Lo, S. Menon, V. Oinas, J. Perlwitz, M. J. Puma, D. Rind, A. Romanou, M. Sato, D. T. Shindell, S. Sun, K. Tsigaridis, N. Unger, A. Voulgarakis, M.-S. Yao, J. Zhang // Journal of Advances in Modeling Earth Systems. – 2015. – Vol. 7, Issue 1. – P. 244–267. DOI: 10.1002/2014MS000403

508. Nejad Ebrahimi, S. Essential oil composition and antibacterial activity of *Thymus caramanicus* at different phenological stages / S. Nejad Ebrahimi, J. Hadian, M. H. Mirjalili, A. Sonboli, M. Yousefzad // Food Chemistry. – 2008. – Vol. 110, N 4. – P. 927–931. DOI: 10.1016/j.foodchem.2008.02.083

509. Nobel, P. S. Achievable productivities of certain CAM plants: basis for high values compared with C3 and C4 plants / P. S. Nobel // – New Phytol. – 1991. – Vol. 119. – P. 183–205.

510. Olsson, C. Trends and uncertainties in budburst projections of Norway spruce in Northern Europe / C. Olsson, S. Olin, J. Lindström, A. M. Jönsso. – Ecology and Evolution. – 2017. – Vol. 7. – P. 9954–9969. DOI : 10.1002/ece3.3476

511. Özgüven, M. Drug Yield and Essential Oil of *Thymus vulgaris* L. as in Influenced by Ecological and Ontogenetical Variation / M. Özgüven, S. Tansi // Tr. J. of Agriculture and Forestry. – 1998. – Vol. 22. – P. 537–542.

512. Paquette, A. Norway maple displays greater seasonal growth and phenotypic plasticity to light than native sugar maple / A. Paquette, B. Fontaine, F. Berninger, K. Dubois, M. J. Lechowicz, C. Messier, J. M. Posada, F. Valladares, J. Brisson // Tree Physiology. – 2012. – Vol. 32, Issue 11. – P. 1339–1347. DOI:10.1093/treephys/tps092 [PubMed]

513. Parmesan, C. Influences of species, latitudes and methodologies on estimates of phenological response to global warming / C. Parmesan // Global Change Biology. – 2007. – Vol. 13, Issue 9. – P. 1860–1872. DOI: 10.1111/j.1365-2486.2007.01404.x

514. Pashtetsky A. V. Relationship between Drought Tolerance of *Laurus nobilis* L. and Environmental Factors in Conditions of the Southern Coast of Crimea / A. V. Pashtetsky, Yu. V. Plugatar, O. A. Ilnitsky, S. P. Korsakova // Russian Agricultural Sciences. – 2018a. – Vol. 44, N 2. – P. 124–129. DOI: 10.3103/S1068367418020131

515. Pashtetsky, A. Using of phytomonitoring data for eco-physiological evaluation of the environmental factors limiting development of ornamental plants / A. Pashtetsky, Yu. Plugatar, O. Ilnitsky, S. Korsakova // 30TH International horticultural congress, ISHS-2018, Symposium 15. Ornamental Horticulture: Color Your World, (Istanbul, Turkey, August 12-16, 2018). – Istanbul, 2018b. – P. 6.

516. Pearson, D. E. Darwin's naturalization hypothesis up-close: intermountain grassland invaders differ morphologically and phenologically from native community dominants / D. E. Pearson, Y. K. Ortega, S. J. Sears // Biological Invasions. – 2012. – Vol. 14, N 4. – P. 901–913. DOI: 10.1007/s10530-011-0126-4

517. Percival, G. C. Identification of drought-tolerant woody perennials using chlorophyll fluorescence / G. C. Percival, C. N. Sheriffs // Journal of Arboriculture. – 2002. – Vol. 28, N 5. – P. 215–223.

518. Piccaglia, R. Characterization of several aromatic plants grown in northern Italy / R. Piccaglia, M. Marotti // Flavour and Fragance J. – 1993. – Vol. 8, N 2. – P. 115–122.

519. Platt, T. Modeling the productivity of phytoplankton / T. Platt, K. L. Denman, A. D. Jassby // The sea: ideas and observations of progress in the study of the seas. – New York : John Wiley and Sons, 1977. – Vol. 6. – P. 807–856.

520. Polgar, C. A. Leaf out phenology of temperate woody plants: from trees to ecosystems / C. A. Polgar, R. B. Primak // New Phytologist. – 2011. – Vol. 191, N 4. – P. 926–941. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2011.03803.x

521. Pope, K. S. Detecting nonlinear response of spring phenology to climate change by Bayesian analysis / K. S. Pope, V. Dose, D. Da Silva, P. H. Brown, C. A. Leslie, T. M. Dejong // Global Change Biology. – 2013. – Vol. 19, Issue 5. – P. 1518–1525. DOI: 10.1111/gcb.12130

522. Powell, S. The Art of Modeling with Spreadsheets: Management Science, Spreadsheet Engineering and Modeling Craft / S. Powell, K. Baker. – John Wiley and Sons, 2004. – 400 p.

523. Primack, R. B. Spatial and interspecific variability in phenological responses to warming temperatures / R. B. Primack, I. Ibáñez, H. Higuchi, S. D. Lee, A. J. Miller-Rushing, A. M. Wilson, J. A. Silander Jr. // Biological Conservation. – 2009. – Vol. 142. – P. 2569–2577. DOI: 10.1016/j.biocon.2009.06.003

524. Radford, I. J. Fluctuating resources, disturbance and plant strategies: diverse mechanisms underlying plant invasions / I. J. Radford // J. Arid Land. – 2013. – Vol. 5, Issue 3. – P. 284–297. https://doi.org/10.1007/s40333-013-0164-0

525. Ramirez, J. Downscaling Global Circulation Model Outputs: The Delta Method Decision and Policy Analysis Working Paper No 1 / J. Ramirez, A. Jarvis / International Center for Tropical Agriculture (CIAT). – Cali, Colombia : CO, 2010. – 18 p.

526. Ramirez, J. High resolution statistically downscaled future climate surfaces [electronic resource] / J. Ramirez, A. Jarvis // International Center for Tropical Agriculture (CIAT); CGIAR Research Program on Climate Change, Agriculture and Food Security (CCAFS) – 2008. Режим доступа: http://ccafs-climate.org/data/ (дата обращения: 7.02.2018, 4.07.2018).

527. Riahi, K. RCP 8.5-A scenario of comparatively high greenhouse gas emissions / K. Riahi, S. Rao, V. Krey, C. Cho, V. Chirkov, G. Fischer, G. Kindermann, N. Nakicenovic, P. Rafaj // Climatic Change. – 2011 – Vol. 109, Issue 1–2. – P. 33–57.

528. Rich, P. M. Phenology of mixed woody-herbaceous ecosystems following extreme events: net and differential responses / P. M. Rich, D. D. Breshears, A. B. White // Ecology. – 2008. – Vol. 89, Issue 2. – P. 342–352.

529. Richardson, A. D. Climate change, phenology, and phenological control of vegetation feedbacks to the climate system / A. D. Richardson, T. F. Keenan, M. Migliavacca,

Y. Ryu, O. Sonnentag, M. Toomey // Agricultural and Forest Meteorology. –2013. – Vol. 169. – P. 156–173. DOI: 10.1016/j.agrformet.2012.09.012

530. Rodrigues, R. A. F. Study of the variation of the composition of the essential oil of leaves and flowers of Achyrocline alata (DC) along a period of the day / R. A. F. Rodrigues, C. L. Queiroga, M. V. N. Rodrigues, M. A. Foglio, A. Sartoratto, I. Montanari // J. Essent. Oil Res. – 2002. – Vol. 14. – P. 280–281.

531. Rohloff, J. Essential oil composition of Norwegian peppermint (*Mentha x piperita* L.) and sachalin mint (*Mentha sachalinensis* (Briq) Kudô) / J. Rohloff, E. B. Skagen, A. H. Steen, T. Beisvåg, T. H. Iversen // Acta Agr. Scand. Sect. B. – Vol. 50. – 2000a. – P. 161–168.

532. Rohloff, J. Essential Oil Drugs – Terpene Composition of Aromatic Herbs / J. Rohloff // Production Practices and Quality Assessment of Food Crops ; eds. R. Dris, S. M. Jain. – Dordrecht, The Netherlands : Kluwer Academic Publishers, 2002. – Vol. 3: Quality Handling and Evaluation. – P. 73–128.

533. Rohloff, J. Monoterpene composition of essential oil from peppermint (*Mentha x piperita* L.) with regard to leaf position using solid-phase micro-extraction and gas chromatography / mass spectrometry analysis / J. Rohloff // J. Agric. Food Chem. – 1999. – Vol. 47, Issue 9. – P. 3782–3786. DOI: 10.1021/jf981310s

534. Romberger, J. A. Meristems, growth and development in woody plants / J. A. Romberger / USDA Forest Service // Technical Bulletin. – 1963. – N 1293. – 214 p.

535. Root, T. L. Fingerprints of global warming on wild animals and plants / T. L. Root, J. T. Price, K. R. Hall, S. H. Schneider, C. Rosenzweig, J. A. Pounds // Nature. – 2003. – V. 421, Issue 6918. – P. 57–60. DOI: 10.1038/nature01333

536. Rossi, E. R. A predictive model of the yield of aromatic species in relation to climatic variables / E. R. Rossi, D. Solbes, C. Boldrini, Ad. Olsen // Application of biotechnology and molecular biology and breeding, general breeding, breeding and evaluation of temperate zone fruits for the tropics and subtropics : Proceedings of the XXV Int. Hort. Cong. Part 12. – Brussels, Belgium, 1998. – N 522. – P. 43–48.

537. Ruane, A. C. Climate forcing datasets for agricultural modeling: Merged products for gap-filling and historical climate series estimation / A. C. Ruane, R. Goldberg, J. Chryssanthacopoulos // Agricultural and Forest Meteorology. – 2015. – Vol. 200. – P. 233–248. DOI: 10.1016/j.agrformet.2014.09.016

538. Ruguzova A. I. Seed productivity *Juniperus hemispaerica* C. PRESL. *Juniperus sabina* L. and their preservation in the Crimea / A. I. Ruguzova // Науковий вісник

Національного університету біоресурсів і природокористування України. Сер. : Лісівництво та декоративне садівництво. – 2012. – Вип. 171(1). – С. 294–299.

539. Ruml, M. Importance of phenological observations and predictions in agriculture / M. Ruml, T. Vulić // Journal of Agricultural Sciences. – 2005. – Vol. 50, N 2. – P. 217–225. DOI: 10.2298/JAS0502217R

540. Rustaiyan, A. Volatile constituents of three Thymus species grown wild in Iran / A. Rustaiyan, Sh. Masoudi, A. Monfared, M. Kamalinejad, T. Lajevardi, S. Sedaghat, M. Yari // Planta Med. – 2000. – Vol. 66, Issue 2. – P. 197–198. DOI: 10.1055/s-0029-1243136

541. Sagae, M. Effect of Temperature on the floral scent emission and endogenous volatile profile of Petunia axillaris / M. Sagae, N. Oyama-Okubo, T. Ando, E. Marchesi, M. Nakayama // Bioscience, Biotechnology, Biochemistry. – 2008. – Vol. 72, Issue 1. – P 110-115. DOI: 10.1271/bbb.70490

542. Sanchez-Azofeifa, A. Tropical dry climates / A. Sanchez-Azofeifa, M. E. Kalacska, M. Quesada, K. E. Stoner, J. A. Lobo, P. Arroyo-Mora // Phenology: An Integrative Environmental Science ; eds. M. D. Schwartz. – Dordrecht: Springer Netherlands, 2013. – Ch. 9. – P. 157–171.

543. Sangwan, N. S. Regulation of essential oil production in plants/ N. S. Sangwan, A. H. A. Farooqi, F. Shabih, R. S. Sangwan // Plant Growth Regulation. – 2001. – Vol. 34, Issue 1. – P. 3–21.

544. Sarvas, R. Investigations on the annual cycle of development of forest trees. II. Autumn dormancy and winter dormancy / R. Sarvas // Metsäntutkimuslaitoksen julkaisuja / Communicationes Instituti Forestalis Fenniae. – 1974. – Vol. 84, N 1. – P. 1–101.

545. Savolainen, O. Gene Flow and Local Adaptation in Trees / O. Savolainen, T. Pyhäjärvi, T. Knürr // Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics. – 2007. – Vol. 38. – P. 595–619. DOI:10.1146/annurev.ecolsys.38.091206.095646

546. Saxe, H. Tree and forest functioning in response to global warming / H. Saxe, M. G. R. Cannell, Ø. Johnsen, M. G. Ryan, G. Vourlitis // New Phytologist. – 2001. – Vol. 149, Issue 3. – P. 369–399. DOI: 10.1046/j.1469-8137.2001.00057.x

547. Schwartz, M. D. Changes in North American spring / M. D. Schwartz, B. E. Reiter // International Journal Climatology. – 2000. – Vol. 20, Issue 8. – P. 929–932.

548. Settele, J. Terrestrial and inland water systems / J. Settele, R. Scholes, R. Betts, S. Bunn, P. Leadley, D. Nepstad, J. T. Overpeck, M. A. Taboada, R. Adrian, C. Allen, W. Anderegg, C. Bellard, P. Brando, L. H. Chini, F. Courchamp, W. Foden, D. Gerten, S. Goetz,

N. Golding, P. Gonzalez, E. Hawkins, T. Hickler, G. Hurtt, C. Koven, J. Lawler, H. Lischke, G. M. Mace, V. McGeoch, C. Parmesan, R. Pearson, B. Rodriguez-Labajos, C. Rondinini, R. Shaw, S. Sitch, K. Tockner, P. Visconti, M. Winter // Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change ; eds. C. B. Field, V. R. Barros, D. J. Dokken, K. J. Mach, M. D. Mastrandrea, T. E. Bilir, M. Chatterjee, K. L. Ebi, Y. O. Estrada, R. C. Genova, B. Girma, E. S. Kissel, A. N. Levy – Cambridge, UK and New York, NY, USA : Cambridge University Press, 2014. – P. 271–359.

549. Shalit, M. Volatile ester formation in Roses. Identification on an Acetyl-Coenzyme A. Geraniol/Citronellol Acetyltransferase in Developing Rose petals / M. Shalit, I. Guterman, H. Volpin, E. Bar, T. Tamari, N. Menda, Z. Adam, D. Zamir, A. Vainstein, D. Weiss, E. Pichersky, T. Lewinsohn // Plant Physiology. – 2003. – Vol. 131, Issue 4. – P. 1–9. DOI: 10.1104/pp.102.018572

550. Shelford, V. E. The reactions of certain animals to gradients of evaporating power and air / V. E. Shelford // Biol. Bull. – 1913. – Vol. 25. – P. 79–120.

551. Sherry, R. A. Divergence of reproductive phenology under climate warming / R. A. Sherry, X. Zhou, S. Gu, J. A. Arnone, D. S. Schimel, P. S. Verburg, Y. Luo // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. – 2007. – Vol. 104, N 1. – P. 198–202. DOI: 10.1073/pnas.0605642104

552. Shevchenko, S. Reproduction and propagation of some rare species of the Crimean flora / S. Shevchenko // Agriculture and Forestry. – 2017. – Vol. 63. – Issue 4. – P. 99–106. DOI : 10.17707/AgricultForest.63.4.11

553. Siljamo, P. Representativeness of point-wise phenological *Betula* data collected in different parts of Europe / P. Siljamo, M. Sofiev, H. Ranta, T. Linkosalo, E. Kubin, R. Ahas, E. Genikhovich, K. Jatczak, V. Jato, J. Nekovář, A. Minin, E. Severova, V. Shalaboda // Global Ecology and Biogeography. – 2008. – Vol. 17, Issue 4. – P. 489–502. – DOI:10.1111/j.1466-8238.2008.00383.x

554. Singsaas, E. L. Variation in Measured Values of Photosynthetic Quantum Yield in Ecophysiological Studies / E. L. Singsaas, D. R. Ort, E. H. DeLucia // Oecologia. – 2001. – Vol. 128, N 1. – P. 15–23. DOI 10.1007/s004420000624

555. Sparks, T. H. Phenological changes and reduced seasonal synchrony in western Poland / T. H. Sparks, M. Górska-Zajączkowska, W. Wójtowicz, P. Tryjanowski // Int. J. Biometeorol. – 2011. – Vol. 55, Issue 3. – P. 447–453. DOI 10.1007/s00484-010-0355-8

556. Staykov, V. Dynamics of the essential oil in the blossoms of the Kazanlak oil-bearing rose (*R. damascena* Mill.) / V. Staykov, G. Zolotovich // Research on plant growing of the institutes of MA. – 1956. – Vol. 10. – P. 155–170.

557. Steudle, E. How does water get through roots / E. Steudle, C. A. Peterson // Journal of Experimental Botany. – 1998. – Vol. 49. – P. 775–788.

558. Supuka, J. Assessment of chosen woody plants introduction through growth and physiology characteristics / J. Supuka, M. I. S. Alkurdi, P. Uhrin, D. Halajová // Thaiszia – J. Bot. – 2017. – Vol. 27 (1) – P. 1–15.

559. Taherian, A. A. Antinociceptive effects of hydroalcoholic extract of *Thymus vulgaris* / A. A. Taherian, M. Babaei, A. A. Vafaei, M. Jarrahi, M. Jadidi, H. Sadeghi // Pak. J. Pharm. Sci. – 2009. – Vol. 22, N 1. – P. 83–89.

560. Talling, J. F. Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation / J. F. Talling // New Phytologist. – 1957. – Vol. 56, Issue 1. – P. 29–50. DOI: 10.1111/j.1469-8137.1957.tb07447.x

561. Taylor, K. E. An overviev of CMIP5 and the experiment design / K. E. Taylor, R. J. Stouffer, G. A. Meehl // Bulletin of the American Meteorological Sosiety. – 2012. – Vol. 93. – Issue. 4. – P. 485–498.

562. Tchebakova, N. M. The 21st century climate change effects on the forests and primary conifers in central Siberia / N. M. Tchebakova, E. I. Parfenova // Bosque. – 2012. – Vol. 33. – N 3. – P. 253–259. DOI: 10.4067/S0717-92002012000300004

563. The Plant List [Электронный ресурс]. Режим доступа: http://www.theplantlist.org/

564. Thomson, A. M. RCP4.5 : A pathway for stabilization of radiative forcing by 2100 / A. M. Thomson, K. V. Calvin, S. J. Smith, G. P. Kyle, A. Volke, P. Patel, S. Delgado-Arias, B. Bond-Lamberty, M. A. Wise, L. E. Clarke, J. A. Edmonds // Climatic Change. – 2011. – Vol. 109, Issue 1-2. – P. 77–94.

565. Thornley, J. H. M. Mathematical models in plant physiology : a quantitative approach to problems in plant and crop physiology / J. H. M. Thornley. – London, New York : Academic Press, 1976. – 318 p.

566. Throop, H. L. Response of dominant grass and shrub species to water manipulation: an ecophysiological basis for shrub invasion in a Chihuahuan Desert Grassland / H. L. Throop, L. G. Reichmann, O. E. Sala, S. R. Archer // Oecologia. – 2012. – Vol. 169, N 2. – P. 373–383. DOI: 10.1007/s00442-011-2217-4 [PubMed]

567. Tobias, D. J. Leaf Senescence Patterns and Photosynthesis in Four Leaf Flushes of Two Deciduous Oak (*Quercus*) Species / D. J. Tobias, A. Ikemoto, T. Nishimura // Photosynthetica. – 1995. – Vol. 31. – P. 231–239.

568. Tonger, O. Changes in Essential Oil Composition of Oregano (*Origanum onites* L.) due to Diurnal Variations at Different Development Stages / O. Tonger, S. Karaman, S. Kizil, E. Diraz // Not. Bot. Hort. Agrobot. Cluj. – 2009. – Vol. 37, N 2. – P. 177–181. DOI: 10.15835/nbha3723188

569. Tryjanowski, P. 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 / P. Tryjanowski, T. H. Sparks // Int. J. Biometeorol. – 2001. – Vol. 45, N 4. – P. 217–219.

570. Van Buskirk, J. Variable shifts in spring and autumn migration phenology in North American songbirds associated with climate change / J. Van Buskirk, R. S. Mulvihill, R. C. Leberman // Global Change Biol. – 2009. – Vol. 15, Issue 3. – P. 760–771.

571. Van Vuuren, D. P. RCP2.6: Exploring the possibility to keep global mean temperature increase below 2°C / D. P. van Vuuren, E. Stehfest, M. G. J. den Elzen, T. Kram, J. van Vliet, S. Deetman, M. Isaac, K. K. Goldewijk, A. Hof, A. V. Beltran, R. Oostenrijk, B. van Rijven // Climatic Change. – 2011. – Vol. 109, Issue 1-2. – P. 95–116.

572. Van Vuuren, D. P. The representative concentration pathways: an overview / D. P. van Vuuren, J.Edmonds, M. Kainuma, K. Riahi, A. Thomson, K. Hibbard, G. C. Hurtt, T. Kram, V. Krey, J-F. Lamarque, T. Masui, M. Meinshausen, N. Nakicenovic, S. J. Smith, S. K. Rose // Climatic Change. – 2011. – Vol. 109, Issue 1-2. – P. 5–31. https://doi.org/10.1007/s10584-011-0148-z

573. Vegis, A. Dormancy in higher plants / A. Vegis // Annual Review of Plant Physiology. –1964. – Vol. 15. – P. 185– 224.

574. Vitasse, Y. Assessing the effects of climate change on the phenology of European temperate trees / Y. Vitasse, C. François, N. Delpierre, E. Dufrêne, A. Kremer, I. Chuine, S. Delzon // Agricultural and Forest Meteorology. – 2011. – Vol. 151. – P. 969–980.

575. Vitasse, Y. What role for photoperiod in the bud burst phenology of European beech / Y. Vitasse, D. Basler // Europe Journal Forest Recourses. – 2013. – Vol. 132, N 1. – P. 1–8. DOI: 10.1007/s10342-012-0661-2

576. Wainwright, C. E. Seasonal priority effects: implications for invasion and restoration in a semi-arid system / C. E. Wainwright, E. M. Wolkovich, E E. Cleland // Journal of Applied Ecology. – 2012. –. Vol. 49, Issue 1. – P. 234–241.

577. Wamelink, G.W.W. Validity of Ellenberg indicator values judged from physico-chemical field measurements / G.W.W. Wamelink, V. Joosten, H. F. van Dobben, F. Berendse // Journal of Vegetation Science. – 2002. – Vol. 13. – P. 269–278.

578. Watanabe, M. Convective control of ENSO simulated in MIROC / M. Watanabe, M. Chikira, Y. Imada, M. Kimoto // Journal of Climate. – 2011. – Vol. 24, Issue 2. – P. 543–562.

579. Wertin, T. M. Close coupling of whole-plant respiration to net photosynthesis and carbohydrates / T. M. Wertin, R. O. Teskey // Tree Physiol. – 2008. – Vol. 28. – P. 1831–1840.

580. Widen, K.-G. *Thymus serpyllum* L. x *vulgaris* L. morphology, chromosome number and chemical composition / K.-G. Widen, P. Alanko, M. Uotila // Ann. Bot. Fennici. – 1977. – Vol. 14, N 1. – P. 29–34.

581. Wielgolaski, F. E. Phenological modifications in plants by various edaphic factors / F. E. Wielgolaski // Int. J. Biometeorol. – 2001. – Vol. 45, Issue 4. – P. 196–202. DOI: 10.1007/s004840100100

582. Wilczek, A. M. Genetic and physiological bases for phenological responses to current and predicted climates / A. M. Wilczek, L. T. Burghardt, A. R. Cobb, M. D. Cooper, S. M. Welch, J. Schmitt // Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci. – 2010. – Vol. 365, Issue 1355. – P. 3129–3147. DOI: 10.1098/rstb.2010.0128

583. Willis, C. G. Favorable climate change response explains non-native species' success in Thoreau's woods / C. G. Willis, B. R. Ruhfel, R. B. Primack, A. J. Miller-Rushing, J. B. Losos, C. C. Davis // PLoS ONE. – 2010. – Vol. 5, N 1 : e8878. DOI: 10.1371/journal.pone.0008878 [PMC free article] [PubMed]

584. Wilsey, B. J. Biodiversity, phenology and temporal niche differences between native- and novel exotic-dominated grasslands / B. J. Wilsey, P. P. Daneshgar, H. W. Polley // Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics. – 2011. – Vol. 13. – P. 265–276.

585. Winston, W. L. Practical Management Science, 6E, geared entirely to Excel 2016 / W. L. Winston, S. CH. Albright. – Cengage Learning, 2018. – 50 p.

586. Wolkovich, E. M. Phenological niches and the future of invaded ecosystems with climate change / E. M. Wolkovich, E. E. Cleland // AoB Plants. – 2014. – Vol. 6 : plu013. DOI:10.1093/aobpla/plu013

587. Wolkovich, E. M. The phenology of plant invasions: a community ecology perspective / E. M. Wolkovich, E. E. Cleland // Frontiers in Ecology and the Environment. – 2011. – Vol. 9, Issue 5. – P. 287–294. DOI: 10.1890/100033

588. Wolkovich, E. M. Warming experiments under predict plant phenological responses to climate change / E. M. Wolkovich, B. I. Cook, J. M. Allen, T. M. Crimmins, J. L. Betancourt, S. E. Travers, S. Pau, J. Regetz, T. J. Davies, N. J. Kraft, T. R. Ault, K. Bolmren, S. J. Mazer, G. J. McCabe, B. J. McGill, C. Parmesan, N. Salamin, M. D. Schwartz, E. E. Cleland // Nature. – 2012. – Vol. 485, Issue 7399. – P. 494–497. DOI: 10.1038/nature11014

589. Wu, T. An Overview of BCC Climate System Model Development and Application for Climate Change Studies / T. Wu, L. Song, W. Li, Z. Wang, H. Zhang, X. Xin, Y. Zhang, L. Zhang, J. Li, F. Wu, Yi. Liu, F. Zhang, X. Shi, M. Chu, J. Zhang, Y. Fang, F. Wang, Yi. Lu, X. Liu, M. Wei, Q. Liu, W. Zou, M. Dong, Q. Zhao, J. Ji, L. Li, M. Zhou // Journal of meteorological research. – 2014. – Vol. 28, Issue 1. – P. 34–56. DOI: 10.1007/s13351-014-3041-7

590. Xin, X. Climate change projections over East Asia with BCC_CSM1.1 climate model under RCP scenarios / X. Xin, L. Zhang, J. Zhang, T. Wu, Y. Fang // Journal of the Meteorological Society of Japan. – 2013. – Vol. 91, Issue 4. – P. 413–429. DOI: 10.2151/jmsj.2013-401

591. Yaldiz, G. Seasonal and diurnal variability of essential oil and its components in *Origanum onites* L. grown in the ecological conditions of Çukurova/ G. Yaldiz, N. Şekeroglu, M. Özgüven, M. Kirpik // Grasas y Aceites. – 2005. – Vol. 56, Issue 4. – P. 254–258.

592. Ye, Z.-P. A new model for relationship between irradiance and the rate of photosynthesis in *Oryza sativa* / Z.-P. Ye // Photosynthetica. – 2007. – Vol. 45, Issue 4. – P. 637–640.

593. Yu, H. Winter and spring warming result in delayed spring phenology on the Tibetan Plateau / H. Yu, E. Luedeling, J. Xu // Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America. – 2010. – Vol. 107, Issue 51. – P. 22151–22156. DOI: 10.1073/pnas.1012490107

594. Zafra-Polo, M. C. Volatile constituents of Thymus Webbianus [Lamiaceae, terpenoids] / M. C. Zafra-Polo, M. A. Blázquez, A. Willar // Plantes Médicinales et Phytothérapie (France). – 1988. – Vol. 22, N 3. – P. 184–188.

595. Zohner, C. M. Perception of photoperiod in individual buds of mature trees regulates leaf-out / C. M. Zohner, S. S. Renner // New Phytologist. – 2015. – Vol. 208, Issue 4. – P. 1023–1030. DOI: 10.1111/nph.13510.

Федеральное государственное учреждение науки
«Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН»

На правах рукописи

КОРСАКОВА СВЕТЛАНА ПАВЛОВНА

МЕТОДОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЭКОЛОГИЧЕСКОГО МОДЕЛИРОВАНИЯ И ПРОГНОЗИРОВАНИЯ РЕАКЦИИ РАСТЕНИЙ НА ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА

Том 2

03.02.08 – экология

Диссертация на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Научный консультант
доктор сельскохозяйственных наук,
чл.-корр. РАН Плугатарь Юрий Владимирович

Ялта – 2019

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРИЛОЖЕНИЕ А Агроклиматические ресурсы Южного берега Крыма в районе Большой Ялты…… .4
ПРИЛОЖЕНИЕ Б Изменения по периодам границ климатических сезонов и осадков на Южном берегу Крыма ……..…….. .12
ПРИЛОЖЕНИЕ В Сценарные оценки изменения норм температур на метеостанциях ЮБК……... .15
ПРИЛОЖЕНИЕ Г Описание мониторинговых профилей на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор……. .18
ПРИЛОЖЕНИЕ Д Фактические значения и перспективная оценка экологических факторов местообитаний аборигенных видов растений на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор…… .20
ПРИЛОЖЕНИЕ Е Графические модели экологического диапазона некоторых аборигенных видов растений ЮБК по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов……... .24
ПРИЛОЖЕНИЕ Ж Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Syringa vulgaris*…….. .41
ПРИЛОЖЕНИЕ И Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Rosa canina*……. .42
ПРИЛОЖЕНИЕ К Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Tilia cordata*…… .43
ПРИЛОЖЕНИЕ Л Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Quercus pubescens*……. .44
ПРИЛОЖЕНИЕ М Экологические условия и продолжительность периода лёта пыльцы и цветения у некоторых вечнозелёных автохтонных видов растений ЮБК…… .45
ПРИЛОЖЕНИЕ Н Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового лёта пыльцы *Juniperus excelsa*…… .47

ПРИЛОЖЕНИЕ П Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового лёта пыльцы *Juniperus deltoides*…….. .48
ПРИЛОЖЕНИЕ Р Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового цветения *Arbutus andrachne*……. .49
ПРИЛОЖЕНИЕ С Параметры моделей для прогнозов весенней фенологии некоторых видов растений из состава лесных фитоценозов ЮБК…… .50
ПРИЛОЖЕНИЕ Т Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Carpinus orientalis*……. .53
ПРИЛОЖЕНИЕ У Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Sorbus domestica*…… .54
ПРИЛОЖЕНИЕ Ф Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Cornus mas*……. .55
ПРИЛОЖЕНИЕ Х Урожай сырья *Thymus vulgaris* и гидротермические показатели в периоды отрастания побегов…….. .56
ПРИЛОЖЕНИЕ Ц Связь массовой доли эфирного масла *Thymus* с экологическими факторами среды и его суточная динамика……. .58
ПРИЛОЖЕНИЕ Ш Акты внедрения……. .61

ПРИЛОЖЕНИЕ А

Агроклиматические ресурсы Южного берега Крыма в районе Большой Ялты

Таблица А.1 – Географическая характеристика станций Южного берега Крыма

№ МС	Станция	Координаты			Расстояние от моря, м	Форма рельефа	ЭС
		Широта	Долгота	Высота н.у.м., м			
1	Симеиз, курорт	44° 24'	34° 01'	30	150	склоновая терраса	Ю
2	Алупка-Сара	44° 25'	34° 04'	25	10	склоновая терраса	Ю
3	Ай-Петри	44° 28'	34°05'	1180	5000	плато Ай-Петри	–
4	Мисхор	44° 26'	34° 05'	45	1000	средняя часть склона	ЮЗ
5	Тюзлер	44° 28'	34° 06'	707	5000	верхняя часть склона[x)]	ЮВ
6	Ай-Тодор, маяк	44° 25'	34° 07'	82	–	берег	–
7	Эриклик	44° 28'	34° 08'	458	4000	терраса на склоне	Ю
8	Ливадия	44° 28'	34° 09'	121	600	верхняя часть склона	Ю
9	Ялта, табачная	44° 30'	34° 10'	220	1600	вершина отрога	Ю
10	Ялта, порт	44° 30'	34°10'	4	40	берег	–
11	Никитская дача	44° 32'	34°11'	366	5000	нижняя часть склона	ЮЗ
12	Долоссы	44° 32'	34° 11'	453	5000	верховье долины терраса	Ю
13	Магдус	44° 32'	34° 12'	750	6000	средняя часть склона[xx)]	Ю
14	Магарач	44°30'	34° 13'	45	200	средняя часть склона	ЮВ
15	Никитский сад	44°31'	34° 14'	92	400	терраса	Ю
16	А Никитский сад (Мартьян)	44°31'	34° 15'	208	750	терраса на склоне	ЮЮВ
17	Крымгосзаповедник	44°40'	34° 17'	685	6000	котловина на склоне[xxx)]	С
18	Гурзуф	44°33'	34° 17'	36	50	терраса в котловине	Ю

Примечания
1 МС – метеостанция
2 ЭС – экспозиция склона
3 х) – Ай-Петринская яйла
5хх) - Никитския яйла
6 ххх) - Бабуган-яйла

Таблица А.2 – Разности средних многолетних значений температуры воздуха ($_{\Delta}$t °C) и отношения осадков (Kn) на метеостанциях Южного берега Крыма в сравнении с данными агрометеостанции Никитский сад за годы параллельных наблюдений

Станция	Показатель	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Ай-Петри	$_{\Delta}$t	–6,4	–6,1	–6,1	–6,1	–5,6	–6,6	–7,5	–7,5	–7,2	–6,1	–6,2	–6,3	–6,5
h 1180 м	Kn	2,63	2,94	1,88	1,96	1,73	2,06	1,62	1,58	1,93	2,05	1,86	1,76	2,04
Магдус	$_{\Delta}$t	–3,4	–3,1	–3,1	–2,7	–2,5	–3,2	–3,7	–3,8	–4,0	–3,5	–3,7	–3,5	–3,4
h 750 м	Kn	0,98	0,94	0,93	1,31	1,35	1,64	1,50	1,31	1,41	1,42	0,98	0,87	1,15
Тюзлер	$_{\Delta}$t	–3,0	–3,1	–2,9	–2,3	–2,2	–3,0	–3,6	–3,7	–3,8	–3,2	–3,0	–3,3	–3,1
h 707 м	Kn	2,23	2,26	1,88	2,04	1,58	2,15	1,86	1,65	1,90	2,03	2,05	1,99	2,00
Крымгосзаповедник	$_{\Delta}$t	–3,9	–3,7	–3,7	–3,6	–3,2	–4,2	–5,1	–5,7	–5,6	–4,7	–4,7	–4,4	–4,4
h 685 м	Kn	1,11	1,18	1,19	2,27	2,04	2,06	2,00	2,38	1,97	1,68	1,14	1,04	1,52
Эриклик	$_{\Delta}$t	–1,8	–1,9	–1,5	–1,0	–0,7	–1,6	–1,7	–1,8	–2,3	–2,1	–2,0	–2,0	–1,7
h 458 м	Kn	1,86	1,88	1,45	1,42	1,08	1,36	1,29	1,08	1,34	1,34	1,59	1,61	1,50
Долоссы	$_{\Delta}$t	–2,0	–2,2	–2,1	–1,7	–1,5	–2,3	–3,0	–3,1	–3,1	–2,7	–2,4	–2,2	–2,4
h 453 м	Kn	1,16	1,06	0,98	1,65	1,38	1,88	1,71	1,42	1,62	1,71	1,05	1,01	1,31
Никитская дача	$_{\Delta}$t	–1,3	–1,0	–1,4	–1,3	–1,0	–1,1	–1,6	–1,7	–2,0	–1,7	–1,4	–1,4	–1,4
h 366 м	Kn	1,14	1,08	1,10	1,35	1,38	1,73	1,55	1,35	1,41	1,47	1,18	1,03	1,27
Ялта, табачная	$_{\Delta}$t	0,2	0,1	0,1	0,1	0,4	0,3	0,5	0,4	0,4	0,1	0,2	0,1	0,2
h 220 м	Kn	1,50	1,46	1,31	1,54	1,31	1,61	1,19	1,19	1,48	1,55	1,18	1,16	1,35
Ливадия	$_{\Delta}$t	0,6	0,8	0,5	0,4	0,7	1,0	1,5	1,4	1,1	0,7	0,5	0,6	0,8
h 121 м	Kn	1,25	1,28	1,10	1,19	0,92	1,21	1,07	0,92	1,14	1,11	1,09	1,09	1,13
Никитский сад	$_{\Delta}$t	1,1	1,2	0,7	0,4	0,6	0,7	0,9	0,8	1,0	0,8	1,0	1,0	0,8
h 92 м	Kn	1,20	1,14	0,90	1,08	0,88	0,91	0,90	0,96	1,17	1,58	1,09	0,99	1,07
Ай-Тодор, маяк	$_{\Delta}$t	1,3	1,3	0,6	0,0	0,2	0,7	1,1	1,3	1,3	1,2	1,2	1,3	0,9
h 82 м	Kn	0,84	0,94	0,83	0,85	0,58	0,76	0,48	0,77	0,83	0,95	0,80	0,79	0,79
Магарач	$_{\Delta}$t	1,2	1,2	0,7	0,5	0,6	0,6	1,0	1,2	1,2	1,1	1,2	1,2	1,0
h 45 м	Kn	1,11	1,08	0,93	1,15	0,96	1,03	0,86	1,08	1,14	0,79	0,96	0,92	0,99
Мисхор	$_{\Delta}$t	1,8	1,9	1,5	1,1	1,0	1,2	1,5	2,1	2,4	2,2	1,9	2,0	1,7
h 45 м	Kn	1,20	1,28	1,14	0,96	0,73	1,00	0,60	0,88	0,93	1,08	1,09	1,05	1,03
Гурзуф	$_{\Delta}$t	1,1	1,1	0,7	0,6	0,7	0,8	0,9	1,1	0,8	0,6	0,8	1,1	0,8
h 38 м	Kn	0,98	1,12	0,90	1,15	1,08	0,79	0,81	1,23	1,03	1,39	0,98	1,07	1,04
Симеиз, курорт	$_{\Delta}$t	1,6	1,6	1,1	0,7	0,4	0,8	1,2	1,5	1,4	1,5	1,7	1,7	1,2
h 30 м	Kn	0,95	0,86	0,90	1,00	0,77	0,76	0,67	0,85	0,90	0,97	0,89	0,89	0,87
Алупка-Сара	$_{\Delta}$t	1,7	1,8	1,1	0,6	0,4	0,6	1,0	1,4	1,4	1,6	1,7	1,8	1,2
h 25 м	Kn	0,70	0,78	0,71	1,31	1,00	1,27	0,93	1,23	1,28	1,37	0,70	0,64	0,92
Ялта, порт	$_{\Delta}$t	1,2	1,3	0,8	0,6	0,8	0,9	1,0	0,8	0,4	0,3	0,7	1,1	0,8
h 4 м	Kn	1,18	1,20	1,00	1,23	0,96	1,30	1,14	1,00	1,17	1,24	1,09	1,05	1,13

Таблица А.3 – Отношения осадков (Kn) на постах Южного берега Крыма в сравнении с данными агрометеостанции Никитский сад за годы параллельных наблюдений

Станция	Показатель	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Год
Красный Камень h 1346 м	Kn	1,63	1,52	1,55	1,92	1,96	2,42	2,19	1,92	2,00	2,08	1,66	1,45	1,79
Учан-Су, шоссейная казарма h 410 м	Kn	2,61	2,00	1,93	2,46	2,00	2,48	1,93	2,50	2,21	2,55	2,61	1,80	2,23
Водопад Учан-Су h 409 м	Kn	2,45	1,86	1,79	1,88	1,58	1,94	1,48	1,92	1,69	1,97	2,45	1,68	1,92
Запрудное h 381 м	Kn	1,02	1,14	0,90	1,04	0,96	0,76	0,93	1,15	1,03	1,39	0,89	0,83	0,99
Ливадийская молочная ферма h 312 м	Kn	1,80	1,84	1,52	1,31	1,04	1,36	1,21	1,04	1,28	1,26	1,57	1,57	1,40
Ай-Ян h 312 м	Kn	1,23	1,24	1,02	1,27	1,00	1,36	1,19	1,04	1,21	1,29	1,13	1,09	1,17
Симеиз, обсерватория h 281 м	Kn	1,20	1,34	1,19	1,27	1,00	1,24	0,90	1,19	1,24	1,34	1,20	1,11	1,18
Алупка, Иванисова роща h 206 м	Kn	1,30	1,46	1,29	1,38	1,08	1,33	0,98	1,27	1,34	1,45	1,30	1,20	1,28
Чехово, верхняя h 120 м	Kn	1,13	1,06	1,07	1,38	1,42	1,79	1,60	1,38	1,45	1,53	1,16	1,00	1,27
Даниловка h 91 м	Kn	1,27	1,28	1,07	1,38	1,04	1,39	1,21	1,08	1,03	1,32	1,11	1,12	1,19
Ялта, туберкулезный институт h 80 м	Kn	1,14	1,16	0,98	1,23	0,96	1,27	1,12	1,00	1,14	1,21	1,05	1,03	1,10
Артек h 75 м	Kn	0,98	1,12	0,90	1,15	1,08	0,79	0,81	1,23	1,03	1,39	0,98	1,07	1,04
Кацивели h 47м	Kn	0,55	0,80	0,72	0,94	1,04	0,98	0,90	0,87	1,02	0,87	0,84	0,88	0,87
Форос h 31 м	Kn	0,86	0,96	0,86	1,00	0,65	0,91	0,52	0,85	0,97	1,08	0,82	0,82	0,85
Чехово, нижняя h 20 м	Kn	1,04	0,98	1,05	1,38	1,50	1,82	1,64	1,46	1,52	1,58	1,05	0,92	1,33

Таблица А.4 – Средняя месячная и годовая температура воздуха, °С

Станция	Высота, м	Месяцы												Холодный период (XI-III)	Теплый период (IV-X)	Год
		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII			
Симеиз, курорт	30	5,2	4,9	6,8	11,2	16,3	21,4	25,3	25,5	20,2	15,2	10,6	7,0	6,9	19,3	14,1
Алупка-Сара	25	5,3	5,1	6,8	11,1	16,3	21,2	25,1	25,4	20,2	15,3	10,6	7,1	7,0	19,2	14,1
Ай-Петри	1180	–2,8	–2,8	–0,4	4,4	10,3	14,0	16,6	16,5	11,6	7,6	2,7	–1,0	–0,9	11,6	6,4
Мисхор	45	5,4	5,2	7,2	11,6	16,9	21,8	25,6	26,1	21,2	15,9	10,8	7,3	7,2	19,9	14,6
Тюзлер	707	0,6	0,2	2,8	8,2	13,7	17,6	20,5	20,3	15,0	10,5	5,9	2,0	2,3	15,1	9,8
Ай-Тодор, маяк	82	4,9	4,6	6,3	10,5	16,1	21,3	25,2	25,3	20,1	14,9	10,1	6,6	6,5	19,1	13,8
Эриклик	458	1,8	1,4	4,2	9,5	15,2	19,0	22,4	22,2	16,5	11,6	6,9	3,3	3,5	16,6	11,2
Ливадия	121	4,2	4,1	6,2	10,9	16,6	21,6	25,6	25,4	19,9	14,4	9,4	5,9	6,0	19,2	13,7
Ялта, табачная	220	3,8	3,4	5,8	10,6	16,3	20,9	24,6	24,4	19,2	13,8	9,1	5,4	5,5	18,6	13,1
Ялта, порт	4	4,8	4,6	6,5	11,1	16,7	21,5	25,1	24,8	19,2	14,0	9,6	6,4	6,4	18,9	13,7
Никитская дача	366	2,3	2,3	4,3	9,2	14,9	19,5	22,5	22,3	16,8	12,0	7,5	3,9	4,1	16,8	11,5
Долоссы	453	1,6	1,1	3,6	8,8	14,4	18,3	21,1	20,9	15,7	11,0	6,5	3,1	3,2	15,8	10,5
Магдус	750	0,2	0,2	2,6	7,8	13,4	17,4	20,4	20,2	14,8	10,2	5,2	1,8	2,0	14,9	9,5
Магарач	45	4,8	4,5	6,4	11,0	16,5	21,2	25,1	25,2	20,0	14,8	10,1	6,5	6,5	19,1	13,9
Никитский сад	92	4,7	4,5	6,4	10,9	16,5	21,3	25,0	24,8	19,8	14,5	9,9	6,3	6,4	19,0	13,7
Агрометеостанция Никитский сад (Мартьян)	208	3,6	3,3	5,7	10,5	15,9	20,6	24,1	24,0	18,8	13,7	8,9	5,3	5,4	18,2	12,9
Крымгосзаповедник	685	–0,3	–0,4	2,0	6,9	12,7	16,4	19,0	18,3	13,2	9,0	4,2	0,9	1,3	13,7	8,5
Гурзуф	36	4,7	4,4	6,4	11,1	16,6	21,4	25,0	25,1	19,6	14,3	9,7	6,4	6,3	19,0	13,7

Таблица А.5 – Агроклиматические ресурсы Южного берега Крыма в сравнении с опорной станцией – агрометеостанцией Никитский сад (Мартьян) (холодный период)

Станция	Высота над уровнем моря, м	Абсолютный минимум		Средний из абсолютных минимумов		Безморозный период					
		°С	А	°С	А	Дата последнего мороза весной	А	Дата первого мороза осенью	А	Продолжительность безморозного периода	А
Ай-Петри	1180	–26	–11	–17	–10	05.V	50	8.X	–55	155	–105
Магдус	750	–18	–3	–12	–5	11.IV	26	27.X	–36	198	–62
Тюзлер	707	–20	–5	–12	–5	29.III	13	9.XI	–23	224	–36
Крымгосзаповедник	685	–21	–6	–15	–8	16.IV	31	15.X	–48	181	–79
Эриклик	458	–17	–2	–10	–3	30.III	14	12.XI	–20	226	–34
Долоссы	453	–18	–3	–10	–3	5.IV	20	3.XI	–29	211	–49
Никитская дача	366	–17	–2	–9	–2	28.III	12	13.XI	–19	229	–31
Ялта, табачная	220	–14	1	–7	0	14.III	–2	1.XII	–1	261	1
Ливадия	121	–13	2	–6	1	11.III	–5	26.XI	–6	259	–1
Никитский сад	92	–14	1	–6	1	12.III	–4	8.XII	6	270	10
Ай-Тодор, маяк	82	–13	2	–5	2	2.III	–14	15.XII	13	287	27
Магарач	45	–14	1	–6	1	8.III	–8	8.XII	6	274	14
Мисхор	45	–12	3	–5	2	14.III	–2	9.XII	7	269	9
Гурзуф	36	–14	1	–7	0	15.III	–1	2.XII	0	261	1
Симеиз, курорт	30	–13	2	–7	0	11.III	–5	13.XII	11	276	16
Алупка-Сара	25	–17	–2	–6	1	9.III	–7	18.XII	16	283	23
Ялта, порт	4	–13	2	–6	1	11.III	–5	1.XII	–1	264	4
Агрометеостанция Никитский сад	208	–15	0	–7	0	16.III	0	2.XII	0	260	0
Примечание – А – отклонение от реперной станции											

Таблица А.6 – Продолжительность периодов между окончанием/началом заморозков в воздухе и устойчивым переходом температур через 5 °С и 10 °С на Южном берегу Крыма

Станция	Высота, м	1930-2004 гг.			1990-2014 гг.			Продолжительность периода				Отклонение, дни	
		Даты перехода температур через		Дата последнего мороза весной и первого осенью	Даты перехода температур через		Дата последнего мороза весной и первого осенью	1930-2004 гг.		1990-2014 гг.			
		5°С	10°С		5°С	10°С		5°С	10°С	5°С	10°С	5°С	10°С
Алупка-Сара	25	21.II	11.IV	13.III	11.II	9.IV	9.III	20	–29	26	–31	6	2
		11.I	18.XI	13.XII	24.I	20.XI	18.XII	–29	25	–37	28	8	3
Симеиз, курорт	30	23.II	9.IV	15.III	19.II	8.IV	11.III	20	–25	20	–28	0	3
		10.I	17.XI	8.XII	19.I	20.XI	13.XII	–34	21	–37	33	3	12
Мисхор	45	15.II	7.IV	18.III	6.II	6.IV	14.III	31	–20	36	–23	5	3
		13.I	20.XI	4.XII	29.I	21.XI	9.XII	–40	14	–51	18	11	4
Ялта, порт	4	2.III	11.IV	15.III	26.II	9.IV	11.III	13	–30	13	–29	0	–1
		4.I	10.XI	26.XI	9.I	12.XI	1.XII	–39	16	–39	19	0	3
Магарач	45	6.III	13.IV	12.III	28.II	10.IV	8.III	6	–32	8	–33	2	1
		3.I	14.XI	3.XII	9.I	16.XI	8.XII	–31	19	–32	22	1	3
Ай-Тодор, маяк	82	5.III	14.IV	6.III	27.II	13.IV	2.III	1	–39	3	–42	2	3
		4.I	14.XI	10.XII	12.I	17.XI	15.XII	–25	26	–28	28	3	2
Ливадия	121	8.III	12.IV	15.III	4.III	11.IV	11.III	7	–28	7	–31	0	3
		26.XII	9.XI	21.XI	28.XII	11.XI	26.XI	–35	12	–32	15	–3	3
Ялта, табачная	220	14.III	14.IV	18.III	9.III	12.IV	14.III	4	–27	5	–29	1	2
		18.XII	7.XI	26.XI	20.XII	9.XI	1.XII	–22	19	–19	22	–3	3
Эриклик	458	23.III	20.IV	3.IV	21.III	18.IV	30.III	11	–17	9	–19	–2	2
		29.XI	23.X	7.XI	29.XI	26.X	12.XI	–22	15	–17	17	–5	2
Гурзуф	36	3.III	11.IV	19.III	1.III	9.IV	15.III	16	–23	14	–25	–2	2
		2.I	10.XI	27.XI	7.I	13.XI	2.XII	–36	17	–36	19	0	2
Никитский сад	92	4.III	12.IV	16.III	27.II	10.IV	12.III	12	–27	13	–29	1	2
		1.I	12.XI	3.XII	6.I	15.XI	8.XII	–29	21	–29	23	0	2
А Никитский сад (Мартьян)	208	15.III	14.IV	20.III	10.III	13.IV	16.III	5	–25	6	–28	1	3
		18.XII	7.XI	27.XI	19.XII	8.XI	2.XII	–21	20	–17	24	–4	4
Никитская дача	366	24.III	21.IV	1.IV	22.III	20.IV	28.III	8	–20	6	–23	–2	3
		4.XII	26.X	8.XI	4.XII	29.X	13.XI	–26	13	–21	15	–5	2
Долоссы	453	27.III	24.IV	9.IV	25.III	22.IV	5.IV	13	–15	11	–17	–2	2

Таблица А.7 – Среднее месячное и годовое количество осадков, мм

№№ станций	Станция	Координаты			Месяцы												Год
		Широта	Долгота	Высота, м	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
2	Алупка-Сара	44° 25'	34° 04'	25	54	51	38	45	33	46	30	48	56	74	41	58	574
1	Симеиз, курорт	44° 24'	34° 01'	30	73	56	49	34	25	27	21	33	40	52	52	81	543
20	Форос	44° 23'	33° 48'	31	66	62	46	34	22	33	17	33	43	58	48	75	537
4	Мисхор	44° 26'	34° 05'	45	92	83	62	33	24	36	19	34	41	58	63	96	641
21	Кацивели	44° 23'	33° 59'	47	42	52	39	32	34	35	29	34	45	47	49	80	518
6	Ай-Тодор, маяк	44° 25'	34° 07'	82	65	61	45	29	19	27	15	30	37	51	46	72	497
22	Алупка, Иванисова роща	44° 25'	34° 04'	206	100	95	70	47	36	48	31	50	59	78	75	109	798
19	Симеиз, обсерватория	44° 25'	34° 01'	281	92	87	64	43	33	45	29	46	55	72	70	101	737
10	Ялта, порт	44° 30'	34° 10'	4	91	78	54	42	32	47	37	39	52	67	63	96	698
27	Чехово, нижняя	44° 30'	34° 10'	20	80	64	57	47	50	66	53	57	67	85	61	84	771
28	Ялта, туберкулезный институт	44° 30'	34° 10'	80	88	75	53	42	32	46	36	39	50	65	61	94	681
25	Чехово, верхняя	44° 30'	34° 09'	120	87	69	58	47	47	64	51	54	64	83	67	91	782
8	Ливадия	44° 28'	34° 09'	121	96	83	59	41	30	44	34	36	50	60	63	99	695
9	Ялта, табачная	44° 30'	34° 10'	220	116	95	71	52	43	58	38	46	65	84	68	106	842
26	Ливадийская молочная ферма	44° 28'	34° 09'	312	139	120	82	45	34	49	39	41	56	68	91	143	907
24	Водопад Учан-Су	44° 30'	34° 06'	409	189	121	97	64	52	70	47	75	74	106	142	153	1190
23	Учан-Су, шоссейная казарма	44° 30'	34° 06'	410	201	130	104	84	66	89	62	98	97	138	151	164	1384
7	Эриклик	44° 28'	34° 08'	458	143	122	78	48	36	49	41	42	59	72	92	147	929
5	Тюзлер	44° 28'	34° 06'	707	172	147	102	69	52	77	60	64	84	110	119	181	1237
3	Ай-Петри	44° 28'	34° 05'	1180	203	191	102	67	57	74	52	62	85	111	108	160	1272
18	Гурзуф	44° 33'	34° 17'	36	76	73	49	39	36	28	26	48	45	75	57	97	649
14	Магарач	44° 30'	34° 13'	45	86	70	50	39	32	37	28	42	50	43	56	84	617
33	Артек	44° 34'	34° 19'	75	76	73	49	39	36	28	26	48	45	75	57	97	649
31	Даниловка	44° 32'	34° 16'	91	98	83	58	47	34	50	39	42	45	71	64	102	733
15	Никитский сад	44° 31'	34° 14'	92	92	74	49	37	29	33	29	37	52	85	63	90	670
16	А Никитский сад (Мартьян)	44° 31'	34° 15'	208	77	65	54	34	33	36	32	39	44	54	58	91	617

Продолжение таблицы А.7

№№ станций	Станция	Координаты			Месяцы												Год
		Широта	Долгота	Высота, м	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	
11	Никитская дача	44° 32'	34° 11'	366	88	70	59	46	46	62	50	53	62	79	68	94	777
32	Запрудное	44° 36'	34° 19'	381	79	74	49	35	32	27	30	45	45	75	52	76	619
12	Долоссы	44° 32'	34° 11'	453	89	69	53	56	46	68	55	55	71	92	61	92	807
17	Крымгосзаповедник	44° 40'	34° 17'	685	86	77	64	77	67	74	64	93	87	91	66	95	941
13	Магдус	44° 32'	34° 12'	750	76	61	50	45	45	59	48	51	62	77	57	79	710
29	Красный Камень	44° 34'	34° 12'	1346	126	99	84	65	65	87	70	75	88	112	96	132	1099

ПРИЛОЖЕНИЕ Б

Изменения по периодам границ климатических сезонов и осадков на Южном берегу Крыма

Таблица Б.1 – Даты перехода температуры воздуха через пороговые значения весной и осенью по периодам и десятилетиям, Южный берег Крыма

Период осреднения, гг.	Последний заморозок весной	Дата устойчивого перехода средних суточных температур через 5, 10, 15 и 20°С ± σ (дни)								Первый заморозок осенью
		весной				осенью				
		5	10	15	20	20	15	10	5	
Период										
1931–1960	24.03 ± 10	21.03 ± 10	16.04 ± 7	18.05 ± 11	14.06 ± 10	8.09 ± 11	11.10 ± 13	10.11 ± 10	18.12 ± 18	1.12 ± 18
1961–1990*	15.03 ± 10*	9.03 ± 14*	13.04 ± 10*	13.05 ± 6*	19.06 ± 13*	4.09 ± 9*	7.10 ± 10*	5.11 ± 11*	20.12 ± 15*	25.11 ± 19*
1981–2010	13.03 ± 15	5.03 ± 25	12.04 ± 11	12.05 ± 9	16.06 ± 15	7.09 ± 12	7.10 ± 11	7.11 ± 15	21.12 ± 23	28.11 ± 21
1991–2017	13.03 ± 15	26.02 ± 28	14.04 ± 9	10.05 ± 11	11.06 ± 12	13.09 ± 13	8.10 ± 11	9.11 ± 16	19.12 ± 18	1.12 ± 20
Десятилетие										
1931–1940	26.03 ± 11	17.03 ± 10	17.04 ± 6	16.05 ± 9	13.06 ± 13	11.09 ± 10	13.10 ± 13	13.11 ± 8	17.12 ± 16	2.12 ± 16
1941–1950	25.03 ± 9	19.03 ± 12	13.04 ± 9	14.05 ± 13	14.06 ± 9	3.09 ± 11	4.10 ± 10	9.11 ± 12	19.12 ± 21	25.11 ± 20
1951–1960	18.03 ± 9	22.03 ± 8	17.04 ± 5	18.05 ± 12	15.06 ± 9	8.09 ± 10	8.10 ± 16	5.11 ± 10	6.01 ± 18	2.12 ± 21
1961–1970	17.03 ± 10	11.03 ± 15	11.04 ± 8	11.05 ± 13	20.06 ± 10	7.09 ± 7	7.10 ± 13	10.11 ± 13	30.12 ± 12	2.12 ± 19
1971–1980	16.03 ± 11	3.03 ± 16	10.04 ± 10	15.05 ± 9	14.06 ± 15	3.09 ± 11	4.10 ± 9	29.10 ± 12	21.12 ± 14	13.11 ± 24
1981–1990	9.03 ± 11	14.03 ± 13	10.04 ± 13	12.05 ± 6	25.06 ± 12	2.09 ± 10	5.10 ± 9	1.11 ± 8	29.12 ± 20	25.11 ± 17
1991–2000	18.03 ± 10	12.03 ± 18	14.04 ± 10	12.05 ± 11	18.06 ± 14	6.09 ± 13	4.10 ± 13	5.11 ± 16	10.12 ± 19	22.11 ± 19
2001–2010	12.03 ± 17	19.02 ± 34	13.04 ± 9	13.05 ± 11	7.06 ± 12	13.09 ± 11	12.10 ± 8	15.11 ± 17	25.12 ± 16	8.12 ± 22
2011–2017	9.03 ± 19	13.02 ± 25	14.04 ± 11	4.05 ± 9	8.06 ± 6	21.09 ± 11	7.10 ± 13	8.11 ± 14	22.12 ± 16	5.12 ± 16

Примечание * – Базовый период, норма (1961–1990 гг.)

Таблица Б.2 – Продолжительность периода со среднесуточной пороговой температурой воздуха

Период осреднения, гг.	Продолжительность периода с температурами (°С) выше, дни ± σ							Длительность перехода между пороговыми температурами (°С), дни ± σ					
								весной			осенью		
	0	5	7	8	10	15	20	5-10	10-15	15-20	20-15	15-10	10-5
Период													
1931–1960	251 ± 22	272 ± 24	243 ± 22	234 ± 22	208 ± 12	146 ± 15	85 ± 16	27 ± 13	30 ± 15	29 ± 16	31 ± 16	32 ± 16	45 ± 28
1961–1990*	254 ± 19*	286 ± 19*	253 ± 17*	237 ± 16*	206 ± 18*	147 ± 10*	77 ± 17*	33 ± 15*	32 ± 13*	38 ± 18*	31 ± 17*	29 ± 16*	53 ± 19*
1981–2010	255 ± 27	291 ± 33	253 ± 20	232 ± 19	208 ± 19	148 ± 11	83 ± 22	38 ± 27	30 ± 15	35 ± 17	30 ± 16	31 ± 19	44 ± 23
1991–2017	259 ± 29	297 ± 34	258 ± 21	234 ± 20	210 ± 20	151 ± 13	93 ± 21	48 ± 29	26 ± 15	32 ± 14	25 ± 15	32 ± 20	39 ± 19
Десятилетие													
1931–1940	250 ± 27	274 ± 26	243 ± 24	237 ± 23	211 ± 10	150 ± 21	89 ± 19	30 ± 14	29 ± 13	29 ± 14	32 ± 13	32 ± 16	34 ± 24
1941–1950	244 ± 23	275 ± 40	244 ± 20	237 ± 19	210 ± 18	143 ± 16	81 ± 15	24 ± 16	31 ± 17	31 ± 20	32 ± 16	35 ± 14	41 ± 31
1951–1960	258 ± 31	291 ± 29	243 ± 24	229 ± 24	202 ± 15	143 ± 20	85 ± 14	26 ± 11	31 ± 17	28 ± 15	30 ± 20	28 ± 17	62 ± 23
1961–1970	259 ± 23	299 ± 28	258 ± 12	245 ± 13	213 ± 21	150 ± 24	80 ± 12	32 ± 16	29 ± 12	40 ± 21	30 ± 20	34 ± 17	47 ± 14
1971–1980	248 ± 26	293 ± 18	252 ± 17	234 ± 16	201 ± 14	142 ± 13	81 ± 20	39 ± 16	35 ± 13	30 ± 13	31 ± 14	25 ± 19	53 ± 12
1981–1990	254 ± 18	290 ± 31	249 ± 22	233 ± 16	205 ± 18	146 ± 7	69 ± 15	27 ± 13	32 ± 14	44 ± 17	33 ± 17	27 ± 13	58 ± 26
1991–2000	249 ± 15	273 ± 28	246 ± 16	222 ± 20	204 ± 19	146 ± 12	81 ± 20	34 ± 20	27 ± 14	37 ± 17	28 ± 17	32 ± 24	35 ± 20
2001–2010	262 ± 40	309 ± 34	264 ± 20	242 ± 18	216 ± 21	152 ± 13	98 ± 19	53 ± 36	30 ± 17	25 ± 10	29 ± 16	33 ± 19	40 ± 17
2011–2017	270 ± 25	314 ± 24	267 ± 22	239 ± 14	208 ± 19	156 ± 14	105 ± 14	61 ± 23	20 ± 11	35 ± 11	16 ± 8	32 ± 19	44 ± 22

Примечание – *Базовый период, норма (1961–1990 гг.)

Таблица Б.3 – Месячное и годовое количество осадков (мм)

Период	Показатель	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX	X	XI	XII	Холодный период (XII-III)	Теплый период (IV-XI)	Год
1930–2014 гг.	Наибольшее	185	158	165	129	107	133	98	207	352	193	174	206	564	566	1009
	Год	2004	1955	1987	1965	1957	1983	1982 2004	1939	1968	2002	1955	1940	2010	1997	1939
	Среднее	77	63	49	32	33	39	32	34	41	45	65	82	336	256	592
	σ	37,0	23,6	23,3	20,1	18,2	20,9	21,1	22,3	32,7	26,6	30,3	38,8	77,6	67,1	111,3
	Наименьшее	12	10	6	0	1	2	0	0	0	1	2	4	151	112	311, 314
	Год	1965 1993	2002	1943	1952 1968 1971	1947	1946	2000	1943 1956 1957 2008	1994	1993	1982	1956	1994	1948	1993, 1975
1931–1960 гг.	Наибольшее	181	158	123	59	107	98	94	207	99	131	174	206	551	523	1009
	Год	1938	1955	1940	1938	1957	1954	1949	1939	1939	1944	1955	1940	1940	1939	1939
	Среднее	80	65	44	25	33	39	33	32	32	48	74	77	340	242	582
	σ	37,5	22,2	22,2	14,4	17,2	23,9	22,3	24,4	25,7	28,0	27,7	39,2	72,5	68,9	96,2
	Наименьшее	15	17	6	0	1	2	1	0	1	3	11	4	192	112	362
	Год	1932	1931	1943	1952	1947	1946	1937	1943	1954	1949	1949	1956	1949	1948	1953
1961–1990 гг.	Наибольшее	182	123	165	129	81	133	98	79	352	90	167	191	521	546	982
	Год	1967	1985	1987	1965	1970	1983	1982	1970	1968	1990	1965	1962	1967	1968	1968
	Среднее	72	63	49	37	32	41	31	30	50	37	62	82	328	258	586
	σ	38,5	20,4	24,3	24,7	18,4	21,3	19,0	18,0	42,0	21,0	31,9	34,5	81,4	57,3	108,7
	Наименьшее	12	24	9	0	3	3	4	1	1	4	2	7	191	147	314
	Год	1965	1987	1976	1971	1968	1975	1986	1962	1965	1964	1982	1972	1973	1961	1975
1991–2017 гг.	Наибольшее	185	122	122	83	76	83	98	185	157	193	133	193	564	566	949
	Год	2004	2009	1997	2005	2004	1992	2004	1997	1996	2002	2007	1999	2010	1997	1997
	Среднее	79	64	56	34	33	35	33	39	42	52	59	91	349	268	617
	σ	34,8	29,0	22,0	21,1	20,0	17,1	22,5	25,0	28,7	30,8	30,1	43,0	73,8	79,8	123,0
	Наименьшее	12	10	17	2	2	4	0	0	0	1	8	9	151	128	311
	Год	1993	2002	2004	2009	2003	2012	2000	2008	1994	1993	1993	2006	1994	1994	1993

ПРИЛОЖЕНИЕ В

Сценарные оценки изменения норм температур на метеостанциях ЮБК

Таблица В.1 Сценарные оценки изменения норм температур воздуха (°С) на гидрометеостанции Ялта до конца XXI по отношению к норме 1981–2000 гг.

Месяцы	Норма 1981–2000 гг.	2021–2040 гг.			2041–2060 гг.			2061–2080 гг.			2081–2099 гг.		
		Климатические сценарии											
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
I	4,3	1,1	1,1	1,7	1,7	1,6	2,4	1,4	2,0	3,4	1,6	2,1	4,3
II	3,6	1,2	1,2	1,8	1,7	1,7	2,6	1,6	2,0	3,5	1,7	2,2	4,4
III	5,7	1,2	1,1	1,7	1,6	1,7	2,6	1,5	2,0	3,3	1,8	2,3	4,4
IV	10,6	1,1	1,0	1,2	1,4	1,4	2,0	1,4	1,7	3,0	1,2	2,3	3,9
V	15,5	1,2	1,4	1,2	1,7	1,9	2,2	1,5	2,1	3,1	1,6	2,5	4,1
VI	20,2	1,2	1,4	1,2	1,8	2,1	2,2	1,6	2,4	3,5	1,7	2,8	4,6
VII	23,6	1,8	1,8	1,7	2,1	2,3	2,8	2,2	2,8	4,4	2,0	3,0	5,4
VIII	23,5	1,6	1,5	1,7	1,9	2,0	2,9	1,8	2,5	4,4	1,9	3,0	5,4
IX	18,8	1,5	1,6	1,9	1,7	2,3	3,0	2,0	2,5	4,2	2,0	2,9	5,3
X	13,8	1,5	1,4	1,6	1,6	2,1	2,6	1,6	2,4	3,9	1,7	2,7	4,9
XI	8,6	1,3	1,2	1,8	1,6	1,7	2,6	1,5	2,1	3,6	1,7	2,4	4,7
XII	5,8	0,9	0,7	1,5	1,3	1,4	2,4	1,2	1,8	3,2	1,3	2,0	4,2

Примечание – Климатические сценарии: 1 – RCP2.6; 2 – RCP4.5; 3 – RCP8.5

Таблица В.2 – Сценарные оценки изменения норм температур воздуха (°С) на метеостанции Алушта до конца XXI по отношению к норме 1981–2000 гг.

Месяцы	Норма 1981–2000 гг.	2021–2040 гг.			2041–2060 гг.			2061–2080 гг.			2081–2099 гг.		
		Климатические сценарии											
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
I	3,5	1,2	1,1	1,8	1,8	1,6	2,4	1,6	2,2	3,7	1,7	2,2	4,6
II	2,9	1,3	1,2	1,9	1,8	1,7	2,9	1,6	2,0	3,6	1,9	2,3	4,7
III	5,1	1,8	1,6	2,3	2,2	2,2	3,2	2,1	2,6	4,0	2,3	2,8	5,1
IV	10,1	1,1	1,2	1,3	1,5	1,6	2,1	1,4	1,7	3,2	1,1	2,4	4,0
V	15,0	1,2	1,4	1,2	1,7	1,9	2,3	1,6	2,2	3,2	1,6	2,3	4,1
VI	19,5	1,5	1,6	1,3	2,0	2,3	2,5	1,6	2,6	3,7	1,8	3,1	4,9
VII	23,1	1,9	1,9	1,7	2,1	2,4	2,9	2,1	2,8	4,5	1,9	3,0	5,6
VIII	22,8	1,8	1,7	1,8	2,0	2,2	3,1	1,9	2,6	4,7	2,0	3,2	5,7
IX	18,0	1,5	1,7	2,0	1,9	2,5	3,2	2,0	2,5	4,2	1,9	2,8	5,4
X	12,8	1,5	1,4	1,5	1,6	2,1	2,5	1,4	2,4	3,8	1,6	2,7	5,1
XI	7,5	1,3	1,3	1,8	1,7	1,8	2,8	1,7	2,4	3,7	1,8	2,5	4,7
XII	4,9	0,7	0,4	1,3	1,1	1,3	2,3	1,0	1,7	3,2	1,1	2,0	4,2

Примечание – Климатические сценарии: 1 – RCP2.6; 2 – RCP4.5; 3 – RCP8.5

Таблица В.3 – Сценарные оценки изменения норм температур воздуха (°С) на метеостанции Ай-Петри до конца XXI по отношению к норме 1981–2000 годов

Месяцы	Норма 1981–2000 гг.	2021–2040 гг.			2041–2060 гг.			2061–2080 гг.			2081–2099 гг.		
		Климатические сценарии											
		1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3
I	–3,3	1,1	1,1	1,7	1,7	1,6	2,4	1,4	2,0	3,4	1,6	2,1	4,3
II	–3,9	1,2	1,2	1,8	1,7	1,7	2,7	1,7	2,1	3,5	1,8	2,2	4,4
III	–1,0	1,1	1,0	1,6	1,5	1,6	2,4	1,4	1,8	3,2	1,7	2,1	4,2
IV	4,9	0,9	0,8	1,0	1,2	1,2	1,9	1,2	1,5	2,9	1,0	2,2	3,7
V	9,3	1,2	1,3	1,2	1,6	1,8	2,2	1,5	2,1	3,1	1,6	2,4	4,0
VI	13,0	1,1	1,3	1,0	1,7	2,0	2,1	1,5	2,3	3,4	1,6	2,7	4,5
VII	15,5	1,9	1,9	1,8	2,2	2,4	2,9	2,3	2,9	4,5	2,1	3,1	5,5
VIII	15,1	1,7	1,5	1,8	1,9	2,0	2,9	1,9	2,5	4,5	2,0	3,1	5,5
IX	10,8	1,4	1,5	1,8	1,6	2,2	2,9	1,9	2,4	4,1	1,9	2,8	5,3
X	6,8	1,4	1,4	1,6	1,6	2,1	2,6	1,6	2,3	3,9	1,6	2,6	4,9
XI	1,7	1,3	1,2	1,8	1,6	1,8	2,7	1,5	2,2	3,6	1,7	2,5	4,7
XII	–1,6	0,9	0,7	1,5	1,3	1,5	2,4	1,2	1,8	3,2	1,3	2,0	4,2

Примечание – Климатические сценарии: 1 – RCP2.6; 2 – RCP4.5; 3 – RCP8.5

ПРИЛОЖЕНИЕ Г

Таблица Г.1 – Описание мониторинговых профилей на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор

№ мониторингового профиля, название амфитеатра, положение на карте	Номер учётной площадки	Высота над уровнем моря, м	Экспозиция склона	Крутизна склона, °	Виды
Ливадия	–	100	ВЮВ	10	*Quercus pubescens, Juniperus excelsa, Juniperus deltoides, Arbutus andrachne, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*
Ливадия	–	200	ВЮВ	10	*Quercus pubescens, Juniperus excelsa, Juniperus deltoides, Arbutus andrachne, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*
Профиль № 1, Ялтинский амфитиатр, г. Могаби – Ай-Петринская яйла	1	400	ВЮВ	12	*Quercus pubescens, Juniperus deltoides, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*
	9	600	ВЮВ	23	*Quercus pubescens, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*
	17	800	В	24	–
Ялта	–	100	ЮЮЗ	10	*Quercus pubescens*
Ялта	–	200	ЮЮЗ	15	*Quercus pubescens*
Профиль № 3, Ялтинский амфитиатр, водопад Учан-су – Ялтинская яйла	65	400	ЮЮЗ	37	*Quercus pubescens*
	72	600	ЮВ	24	*Quercus pubescens, Juniperus deltoides, Cornus mas, Carpinus orientalis*
	79	800	ВЮВ	30	*Quercus pubescens, Juniperus deltoides, Carpinus orientalis*

Продожение таблицы Г.1

№ мониторингового профиля, название амфитеатра, положение на карте	Номер учётной площадки	Высота над уровнем моря, м	Экспозиция склона	Крутизна склона, °	Виды
Заповедник "Мыс Мартьян"	–	100	ЮЮВ	10	*Quercus pubescens, Juniperus excelsa, Juniperus deltoides, Arbutus andrachne, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*
Заповедник «Мыс Мартьян»	–	200	ЮЮВ	10	*Quercus pubescens, Juniperus excelsa, Juniperus deltoides, Arbutus andrachne, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*
Профиль № 7, Ялтинский амфитиатр, Никитский хребет – Никитская яйла	194	400	ЮЮВ	12	*Quercus pubescens, Juniperus deltoides, Cornus mas, Carpinus orientalis, Sorbus domestica*
	203	600	ЮВ	16	*Quercus pubescens, Juniperus deltoides, Cornus mas, Sorbus domestica*
	211	800	ЮВ	22	*Cornus mas, Sorbus domestica*
Партенит	–	100	Ю	8	*Quercus pubescens, Cornus mas, Carpinus orientalis*
Партенит	–	200	Ю	8	*Quercus pubescens, Cornus mas, Carpinus orientalis*
Профиль № 10, Запрудненский амфитиатр, п. Кипарисное – г. Шарха – Бабуган-яйла	314	400	Ю	8	*Quercus pubescens, Cornus mas, Carpinus orientalis*
	322	600	ЮВ	27	*Quercus pubescens, Cornus mas, Carpinus orientalis*
	330	800	ЮВ	10	*Cornus mas*

ПРИЛОЖЕНИЕ Д

Фактические значения и перспективная оценка экологических факторов местообитаний аборигенных видов растений на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор

Таблица Д.1 – Фактические значения и перспективная оценка экологических факторов местообитаний аборигенных видов растений на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, мониторинговый профиль № 1

Период, гг.	Высота над уровнем моря, м	t_{VII}, °C	Σt>10 °C	Om, мм	Cr, °C	Kn, %	Hd
1981–2000	800	17,46	2211	214	–0,6	143	0,58
1981–2000	600	19,11	2913	–4	0,3	149	0,75
1981–2000	400	22,12	3357	–197	1,5	154	1,03
1981–2000	200	23,67	3821	–395	3,3	154	1,25
1981–2000	100	23,81	3878	–369	3,8	153	1,31
2001–2017	800	18,72	2514	173	0,3	147	0,65
2001–2017	600	20,4	3261	–5	1,4	153	0,76
2001–2017	400	23,51	3716	–205	2,6	157	1,01
2001–2017	200	25,05	4242	–412	4,3	158	1,20
2001–2017	100	25,19	4313	–383	4,8	156	1,26
2041–2060 RCP4.5	800	19,66	2796	89	1,0	146	0,73
2041–2060 RCP4.5	600	21,33	3533	–85	1,9	151	0,84
2041–2060 RCP4.5	400	24,39	3964	–266	3,1	157	1,07
2041–2060 RCP4.5	200	25,93	4481	–476	4,9	158	1,27
2041–2060 RCP4.5	100	26,07	4563	–454	5,4	156	1,35
2081–2099 RCP4.5	800	20,36	3016	64	1,5	147	0,76
2081–2099 RCP4.5	600	22,03	3786	–112	2,5	153	0,86
2081–2099 RCP4.5	400	25,09	4223	–305	3,7	158	1,09
2081–2099 RCP4.5	200	26,64	4742	–510	5,4	159	1,27
2081–2099 RCP4.5	100	26,77	4838	–489	6,0	157	1,36

Примечания

1 t_{VII} – средняя температура июля;

2 Σt>10°C – сумма активных температур воздуха выше 10 °C;

3 Om – аридность–гумидность;

4 Cr – средняя температура февраля;

5 Kn – континентальность;

6 Hd – индекс сухости (увлажнение);

7 RCP4.5 – климатический сценарий

Таблица Д.2 – Фактические значения и перспективная оценка экологических факторов местообитаний аборигенных видов растений на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, мониторинговый профиль № 3

Период, гг.	Высота над уровнем моря, м	t_{VII}, °C	Σt>10 °C	Om, мм	Cr, °C	Kn, %	Hd
1981–2000	800	17,5	2514	303	–0,5	145	0,52
1981–2000	600	19,7	3198	170	0,3	153	0,63
1981–2000	400	21,2	3659	–137	2,0	156	0,87
1981–2000	200	23,9	4109	–406	3,6	158	1,20
1981–2000	100	24,3	4013	–386	4,0	154	1,33
2001–2017	800	18,7	2810	296	0,4	150	0,56
2001–2017	600	21,1	3569	164	1,6	156	0,65
2001–2017	400	22,6	4115	–148	3,4	159	0,87
2001–2017	200	25,3	4555	–418	4,7	163	1,15
2001–2017	100	25,7	4457	–418	5,1	159	1,30
2041–2060 RCP4.5	800	19,7	3062	210	1,1	147	0,63
2041–2060 RCP4.5	600	22,0	3799	103	2,1	155	0,69
2041–2060 RCP4.5	400	23,5	4324	–219	3,8	158	0,93
2041–2060 RCP4.5	200	26,2	4781	–499	5,3	161	1,24
2041–2060 RCP4.5	100	26,6	4684	–480	5,6	158	1,37
2081–2099 RCP4.5	800	20,4	3277	182	1,6	150	0,65
2081–2099 RCP4.5	600	22,7	4025	70	2,6	157	0,71
2081–2099 RCP4.5	400	24,2	4585	–259	4,4	160	0,95
2081–2099 RCP4.5	200	26,9	5028	–533	5,8	163	1,24
2081–2099 RCP4.5	100	27,3	4951	–516	6,2	159	1,38

Примечания

1 t_{VII} – средняя температура июля;
2 Σt>10°C – сумма активных температур воздуха выше 10 °C;
3 Om – аридность–гумидность;
4 Cr – средняя температура февраля;
5 Kn – континентальность;
6 Hd – индекс сухости (увлажнение);
7 RCP4.5 – климатический сценарий

Таблица Д.3 – Фактические значения и перспективная оценка экологических факторов местообитаний аборигенных видов растений на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, мониторинговый профиль № 7

Период, гг.	Высота над уровнем моря, м	t_{VII}, °C	Σt>10 °C	Om, мм	Cr, °C	Kn, %	Hd
1981–2000	800	17,8	2350	175	–0,9	144	0,69
1981–2000	600	19,0	2650	18	–0,2	147	0,82
1981–2000	400	21,0	3190	–237	1,1	151	1,04
1981–2000	200	23,4	3796	–522	3,0	156	1,40
1981–2000	100	24,2	3998	–410	4,0	154	1,39
2001–2017	800	19,4	2644	144	0,1	147	0,76
2001–2017	600	20,4	2966	36	0,7	150	0,82
2001–2017	400	22,4	3550	–248	2,1	155	1,03
2001–2017	200	24,8	4183	–540	3,9	160	1,34
2001–2017	100	25,6	4402	–423	5,0	158	1,32
2041–2060 RCP4.5	800	20,2	2917	78	0,7	147	0,84
2041–2060 RCP4.5	600	21,2	3245	–68	1,3	150	0,95
2041–2060 RCP4.5	400	23,2	3793	–337	2,7	154	1,14
2041–2060 RCP4.5	200	25,7	4409	–622	4,5	159	1,46
2041–2060 RCP4.5	100	26,5	4641	–494	5,6	157	1,42
2081–2099 RCP4.5	800	20,9	3130	62	1,3	148	0,87
2081–2099 RCP4.5	600	21,9	3465	–98	1,9	151	0,98
2081–2099 RCP4.5	400	23,9	4039	–376	3,3	156	1,17
2081–2099 RCP4.5	200	26,4	4667	–659	5,1	161	1,46
2081–2099 RCP4.5	100	27,2	4896	–528	6,1	159	1,42

Примечания

1 t_{VII} – средняя температура июля;
2 Σt>10°C – сумма активных температур воздуха выше 10 °C;
3 Om – аридность–гумидность;
4 Cr – средняя температура февраля;
5 Kn – континентальность;
6 Hd – индекс сухости (увлажнение);
7 RCP4.5 – климатический сценарий

Таблица Д.4 – Фактические значения и перспективная оценка экологических факторов местообитаний аборигенных видов растений на южном макросклоне Главной гряды Крымских гор, мониторинговый профиль № 10

Период, гг.	Высота над уровнем моря, м	t_{VII}, °C	Σt>10 °C	Om, мм	Cr, °C	Kn, %	Hd
1981–2000	800	17,2	2392	161	–0,2	143	0,65
1981–2000	600	18,0	2638	26	–0,2	146	0,75
1981–2000	400	21,2	3133	–231	1,1	151	1,05
1981–2000	200	23,6	3721	–511	3,0	156	1,40
1981–2000	100	24,4	3932	–406	4,0	154	1,40
2001–2017	800	18,5	2737	128	0,1	148	0,72
2001–2017	600	19,3	2946	35	0,7	150	0,78
2001–2017	400	22,6	3457	–232	2,1	154	1,03
2001–2017	200	25,0	4102	–534	3,9	158	1,35
2001–2017	100	25,8	4331	–419	5,0	157	1,34
2041–2060 RCP4.5	800	19,4	2975	60	1,0	145	0,81
2041–2060 RCP4.5	600	20,3	3206	–59	1,4	149	0,89
2041–2060 RCP4.5	400	23,5	3719	–330	2,7	155	1,15
2041–2060 RCP4.5	200	25,9	4338	–612	4,5	159	1,46
2041–2060 RCP4.5	100	26,7	4581	–490	5,6	158	1,43
2081–2099 RCP4.5	800	20,1	3179	43	1,6	147	0,84
2081–2099 RCP4.5	600	21,0	3426	–85	1,9	151	0,92
2081–2099 RCP4.5	400	24,2	3950	–363	3,3	156	1,17
2081–2099 RCP4.5	200	26,6	4594	–650	5,1	161	1,46
2081–2099 RCP4.5	100	27,4	4833	–524	6,1	159	1,43

Примечания

1 t_{VII} – средняя температура июля;
2 Σt>10°C – сумма активных температур воздуха выше 10 °C;
3 Om – аридность–гумидность;
4 Cr – средняя температура февраля;
5 Kn – континентальность;
6 Hd – индекс сухости (увлажнение);
7 RCP4.5 – климатический сценарий

ПРИЛОЖЕНИЕ Е

Графические модели экологического диапазона некоторых аборигенных видов растений ЮБК по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов

Таблица Е.1 – Графические модели экологического диапазона *Juniperus excelsa* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ливадия – г. Могаби – Ай-Петринская яйла

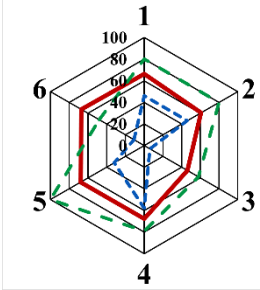
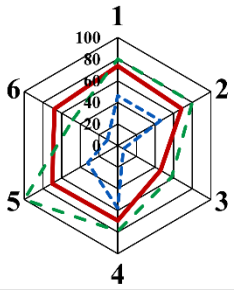
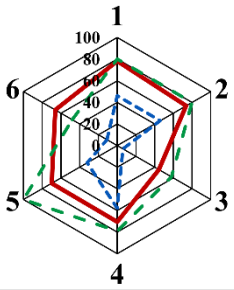
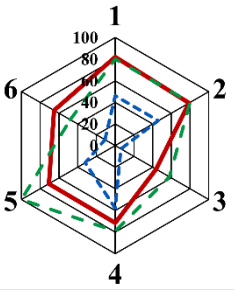
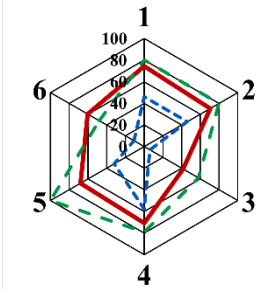
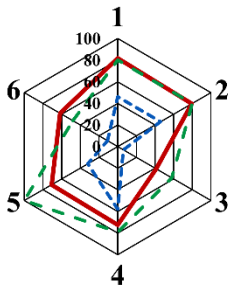
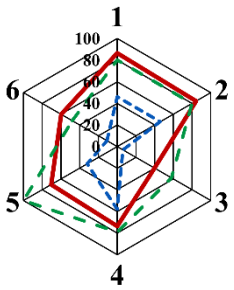
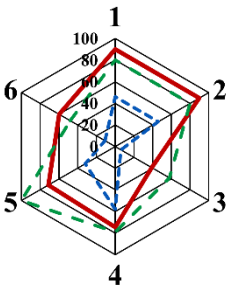
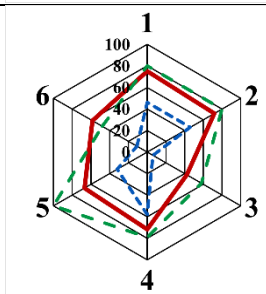
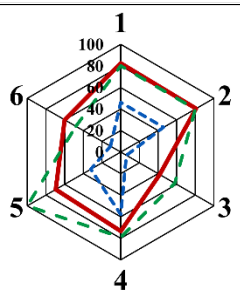
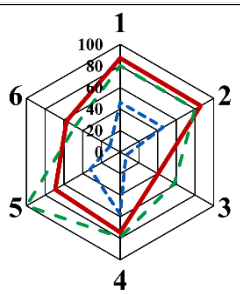
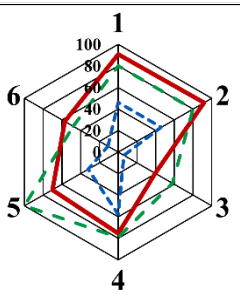
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800	–	–	–	–
600	–	–	–	–
400				
200				
100				

Таблица Е.2 – Графические модели экологического диапазона *Juniperus excelsa* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник «Мыс Мартьян» – Никитский хребет – Никитская яйла

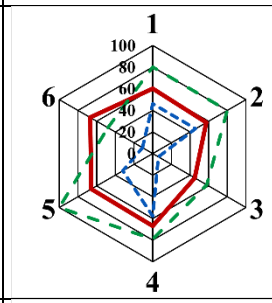
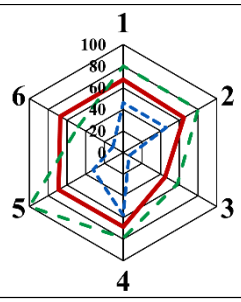
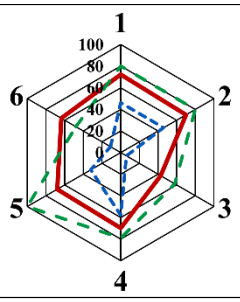
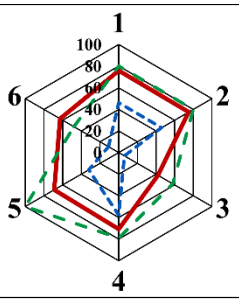
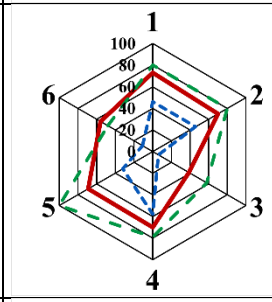
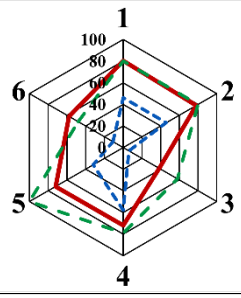
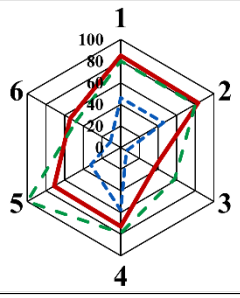
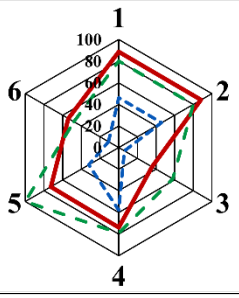
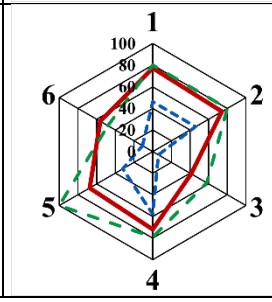
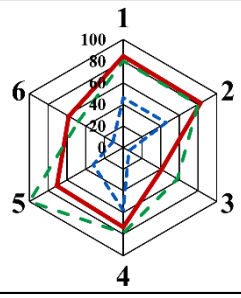
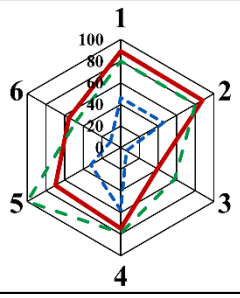
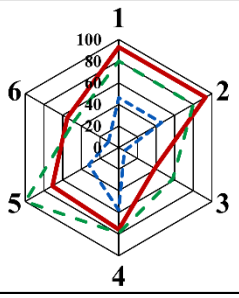
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800	–	–	–	–
600	–	–	–	–
400				
200				
100				

Таблица Е.3 – Графические модели экологического диапазона *Juniperus deltoides* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ливадия – г. Могаби – Ай-Петринская яйла

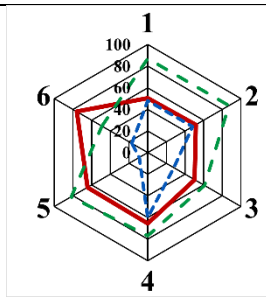
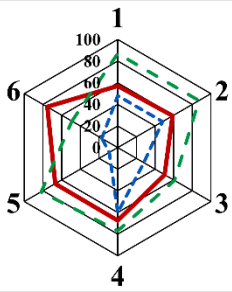
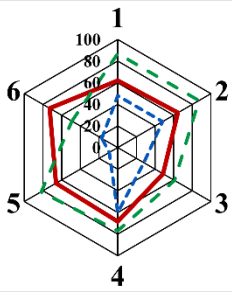
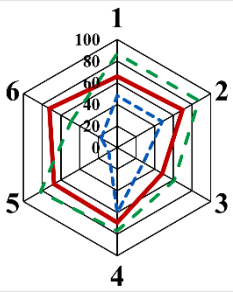
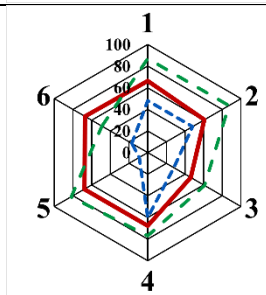
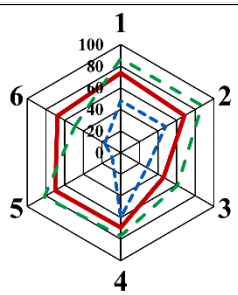
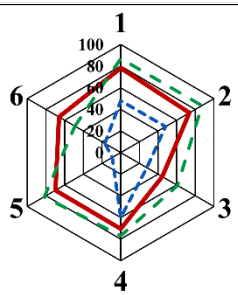
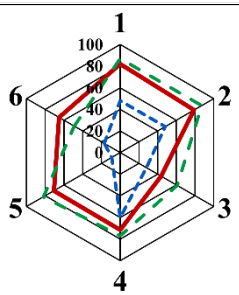
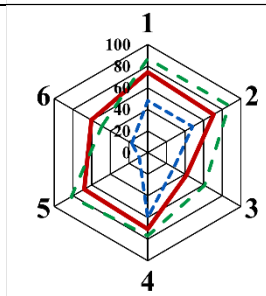
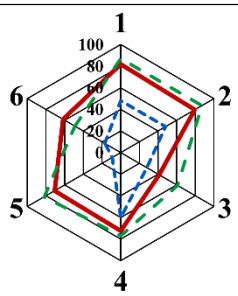
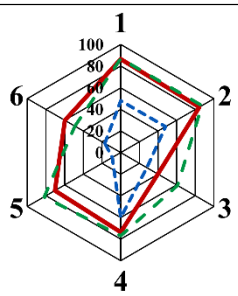
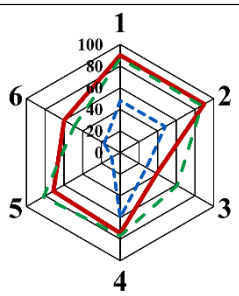
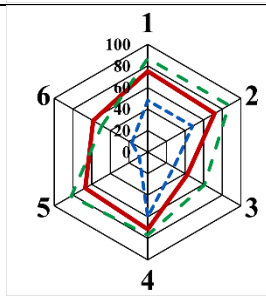
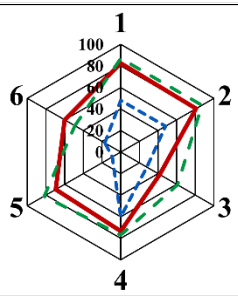
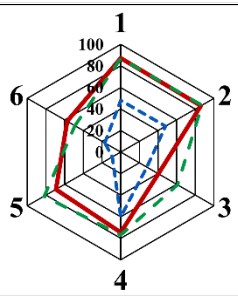
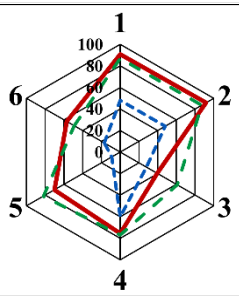
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800	–	–	–	–
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.4 – Графические модели экологического диапазона *Juniperus deltoides* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ялта – водопад Учан-су – Ялтинская яйла

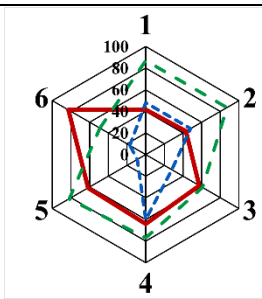
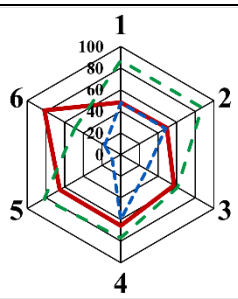
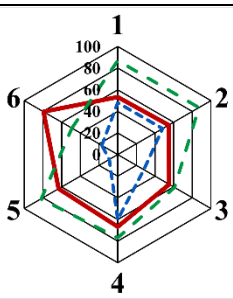
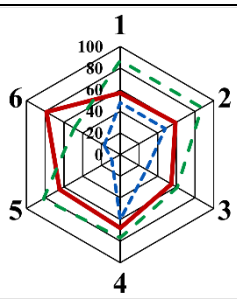
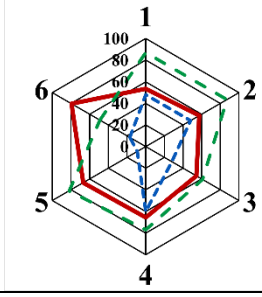
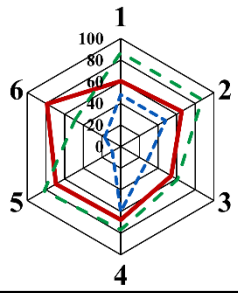
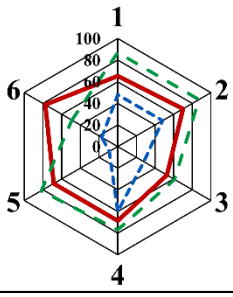
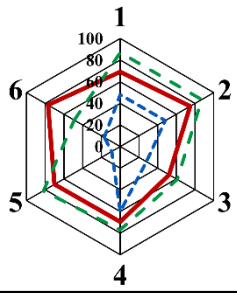
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400	–	–	–	–
200	–	–	–	–
100	–	–	–	–

Таблица Е.5 – Графические модели экологического диапазона *Juniperus deltoides* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник «Мыс Мартьян» – Никитский хребет – Никитская яйла

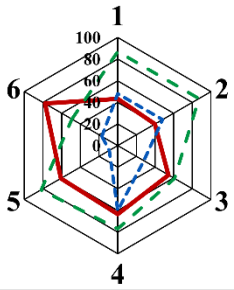
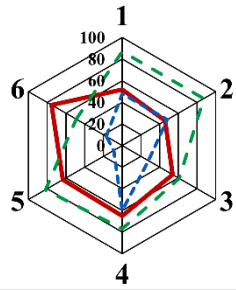
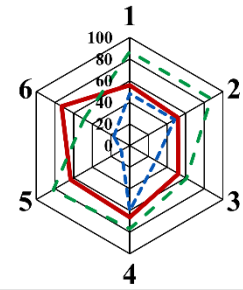
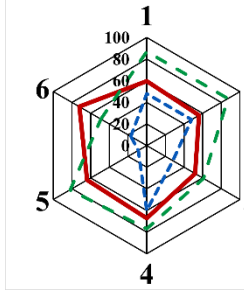
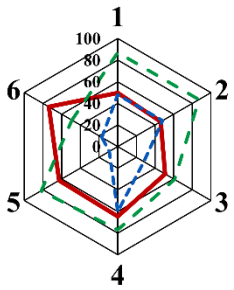
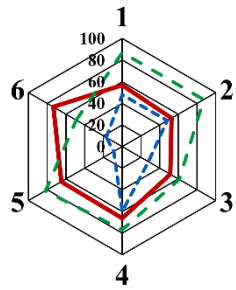
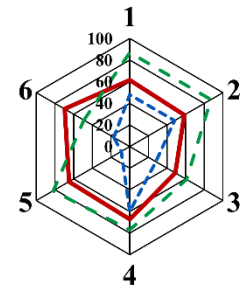
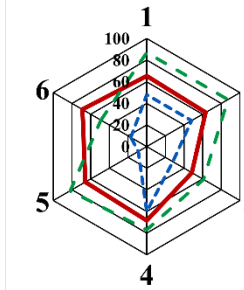
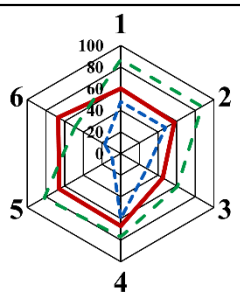
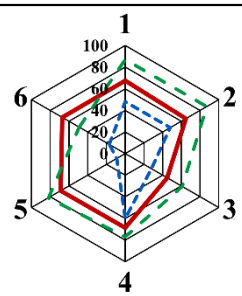
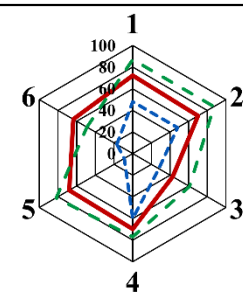
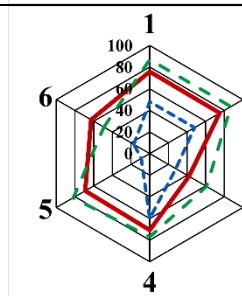
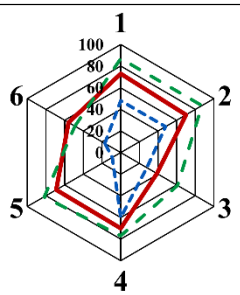
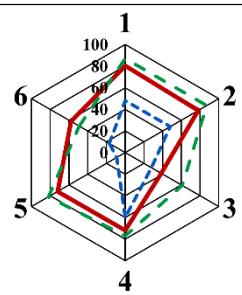
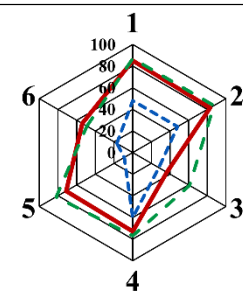
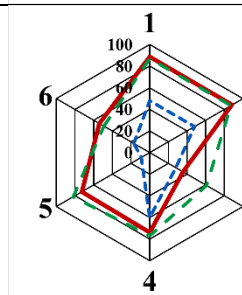
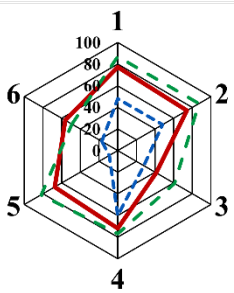
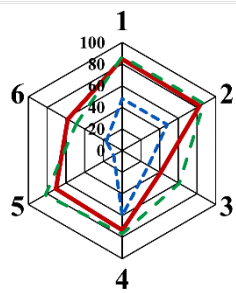
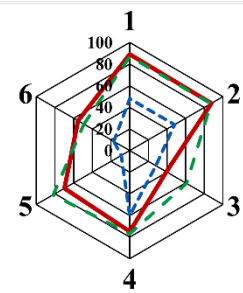
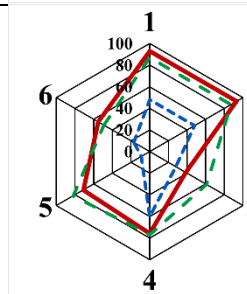
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.6 – Графические модели экологического диапазона *Arbutus andrachne* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ливадия – г. Могаби – Ай-Петринская яйла

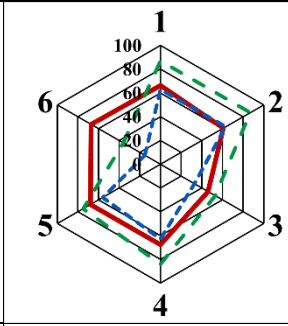
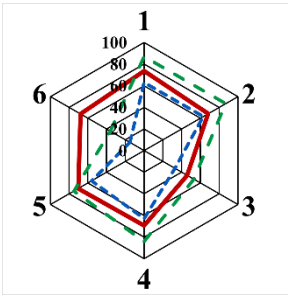
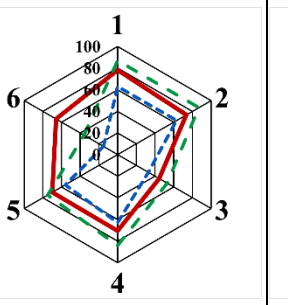
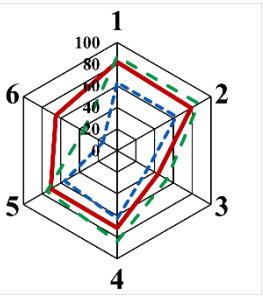
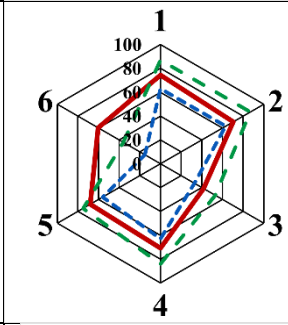
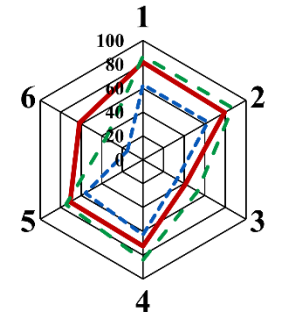
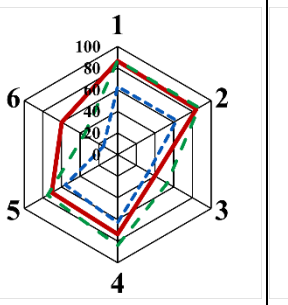
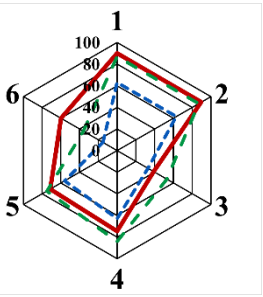
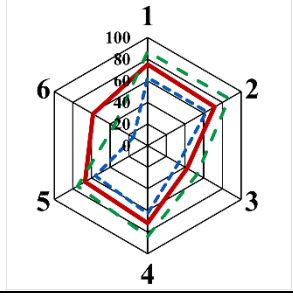
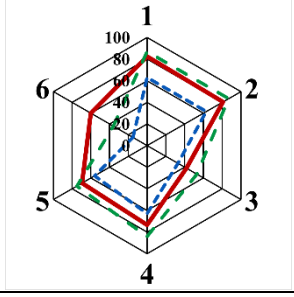
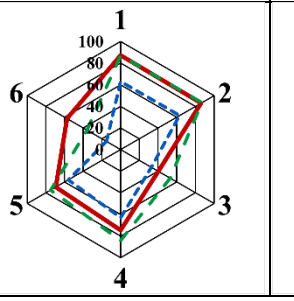
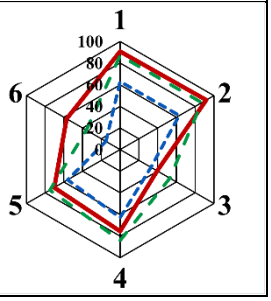
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800	–	–	–	–
600	–	–	–	–
400				
200				
100				

Таблица Е.7 – Графические модели экологического диапазона *Arbutus andrachne* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник «Мыс Мартьян» – Никитский хребет – Никитская яйла

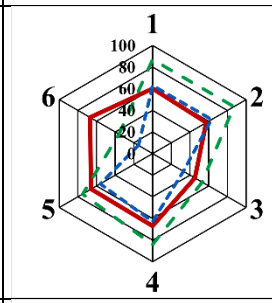
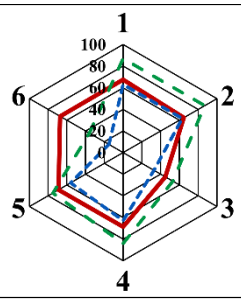
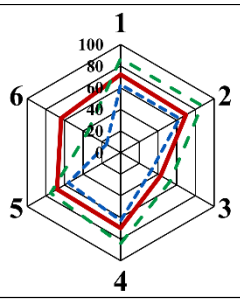
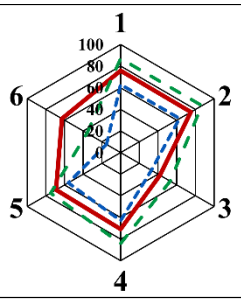
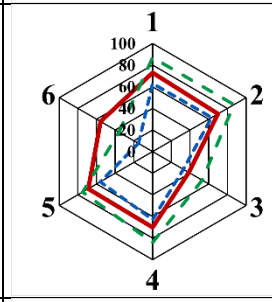
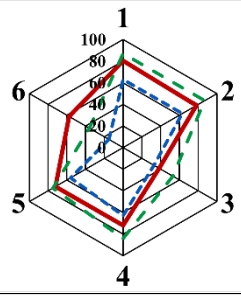
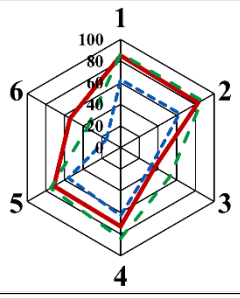
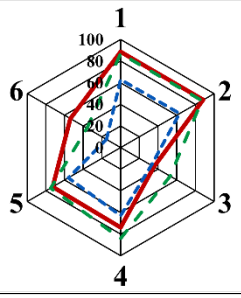
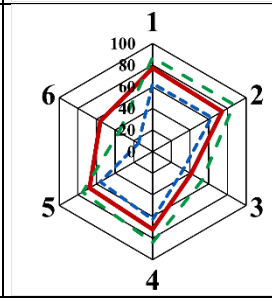
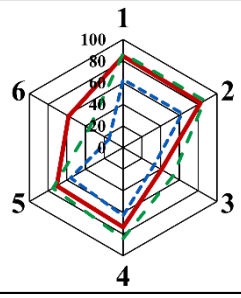
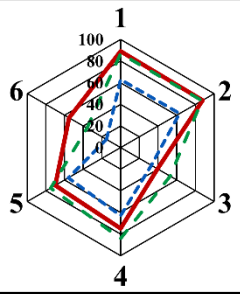
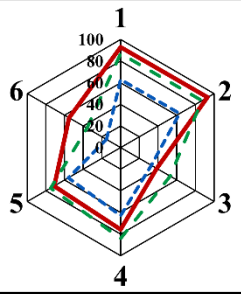
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800	–	–	–	–
600	–	–	–	–
400				
200				
100				

Таблица Е.8 – Графические модели экологического диапазона *Cornus mas* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ливадия – г. Могаби – Ай-Петринская яйла

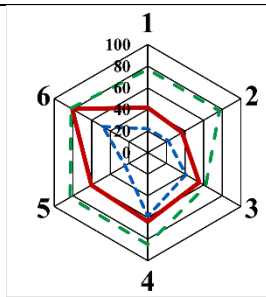
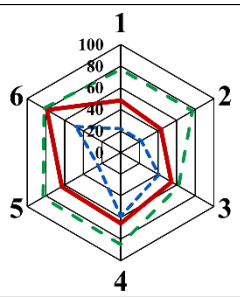
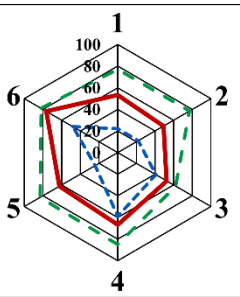
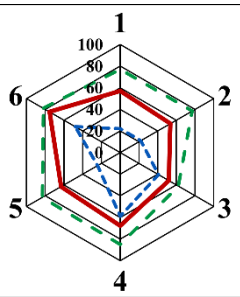
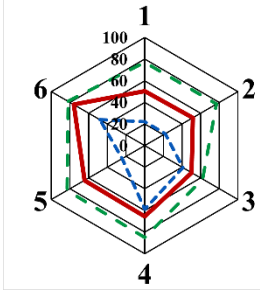
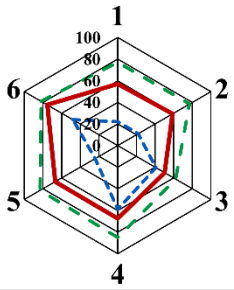
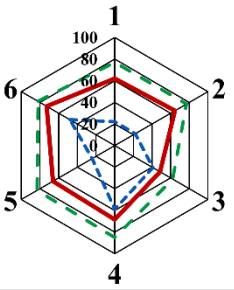
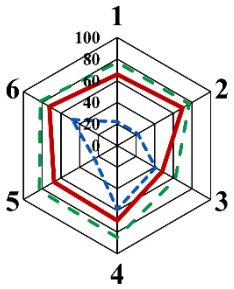
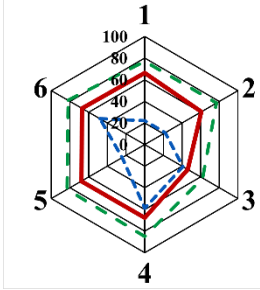
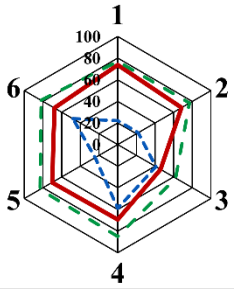
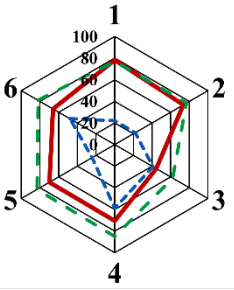
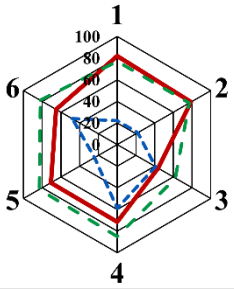
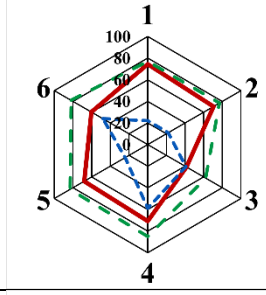
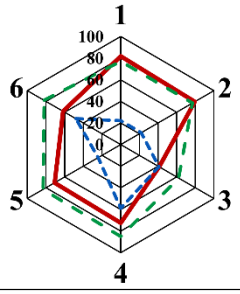
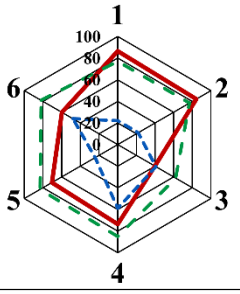
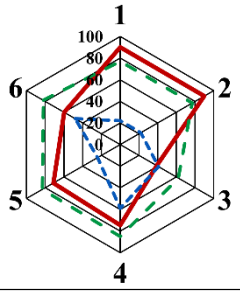
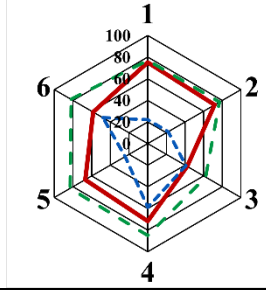
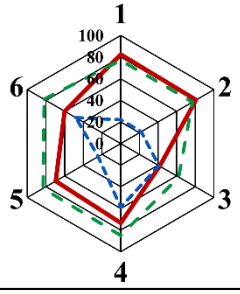
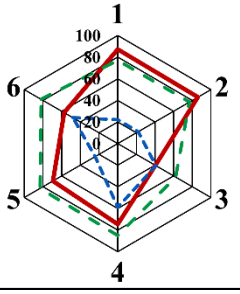
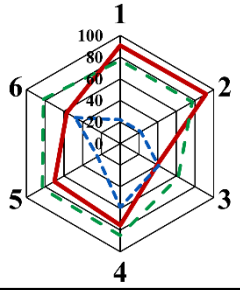
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.9 – Графические модели экологического диапазона *Cornus mas* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ялта – водопад Учан-су – Ялтинская яйла

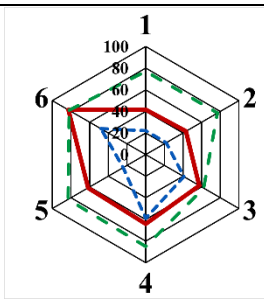
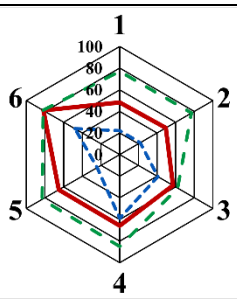
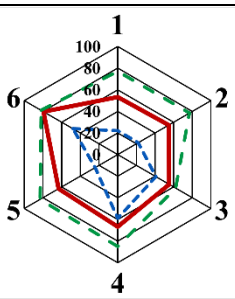
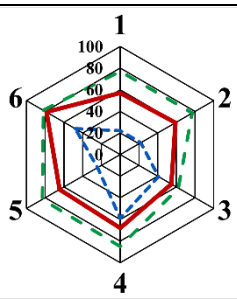
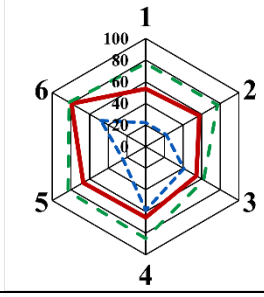
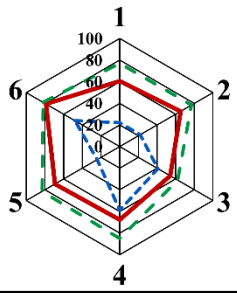
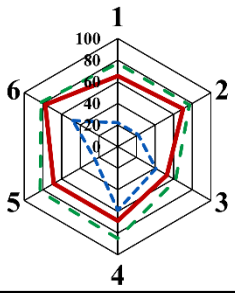
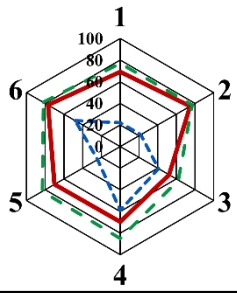
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400	–	–	–	–
200	–	–	–	–
100	–	–	–	–

Таблица Е.10 – Графические модели экологического диапазона *Cornus mas* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник «Мыс Мартьян» – Никитский хребет – Никитская яйла

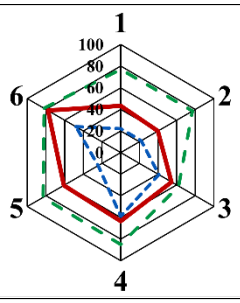
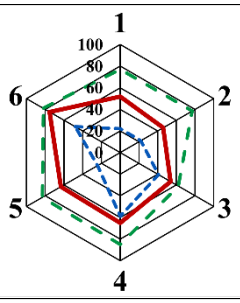
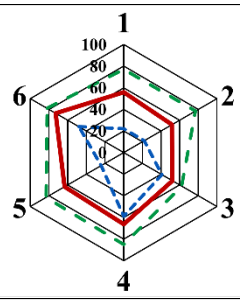
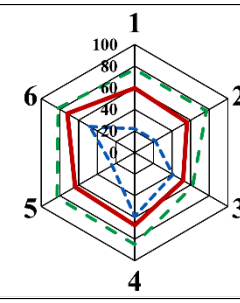
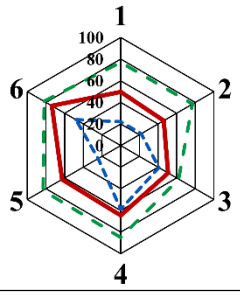
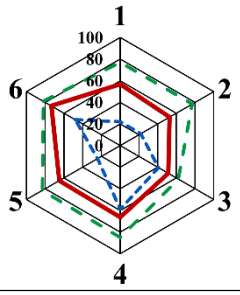
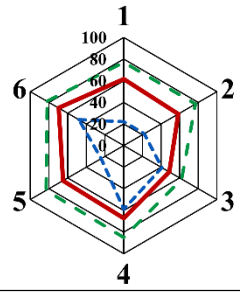
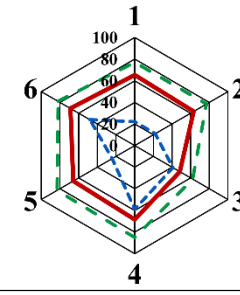
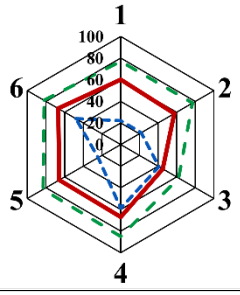
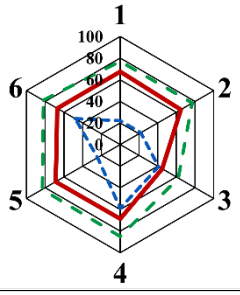
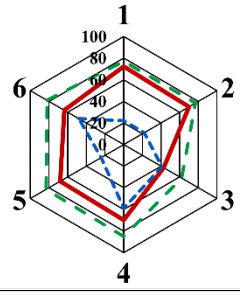
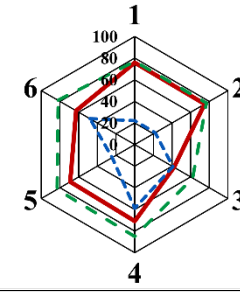
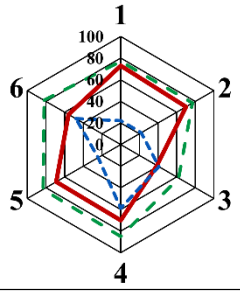
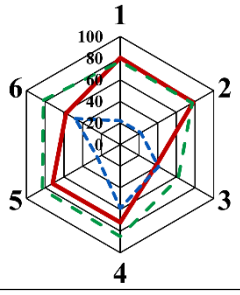
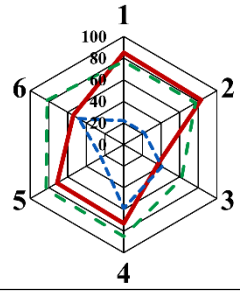
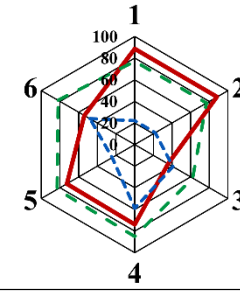
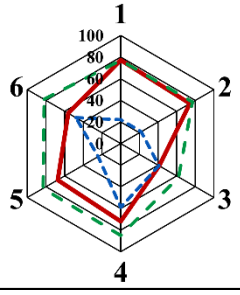
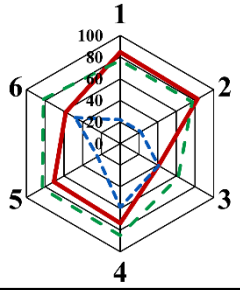
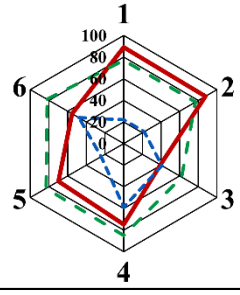
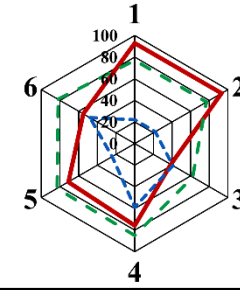
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.11 – Графические модели экологического диапазона *Cornus mas* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник Партенит – п. Кипарисное – г. Шарха – Бабуган-яйла

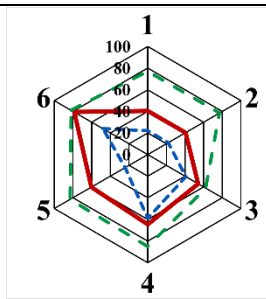
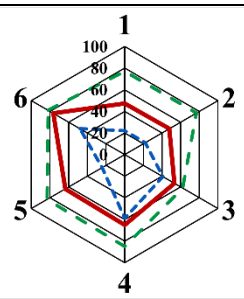
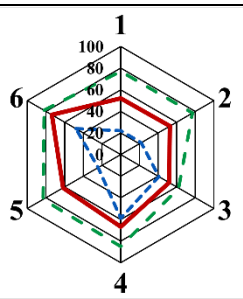
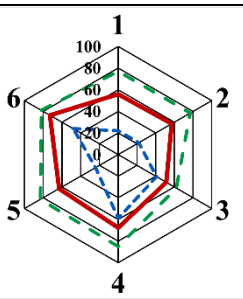
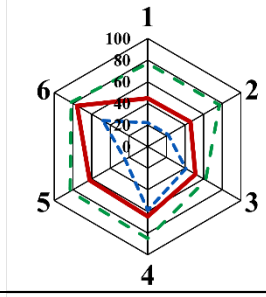
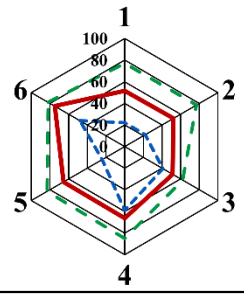
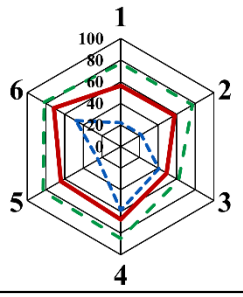
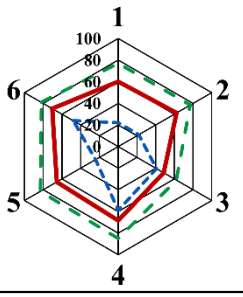
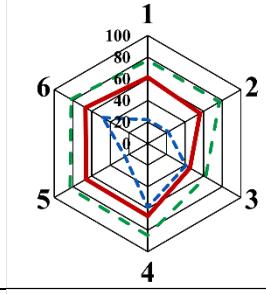
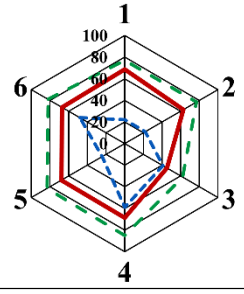
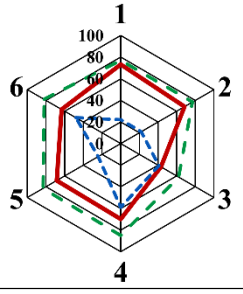
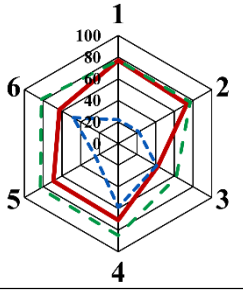
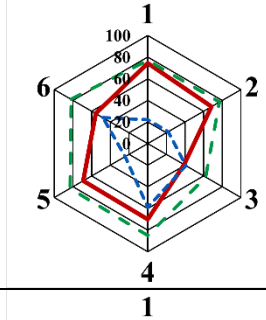
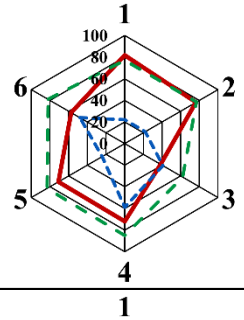
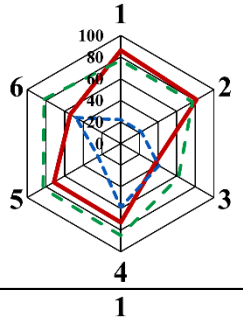
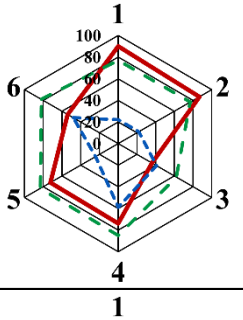
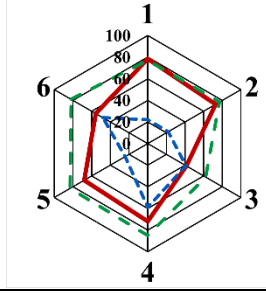
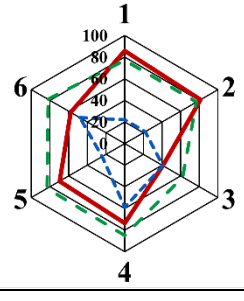
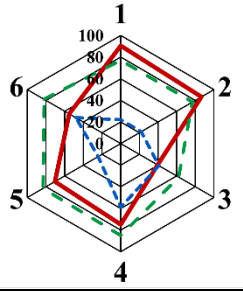
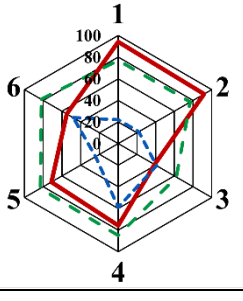
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.12 – Графические модели экологического диапазона *Carpinus orientalis* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ливадия – г. Могаби – Ай-Петринская яйла

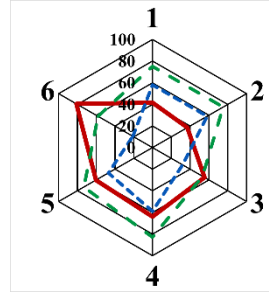
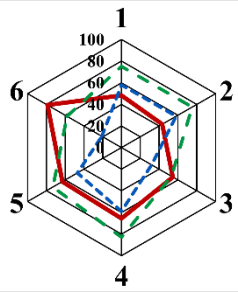
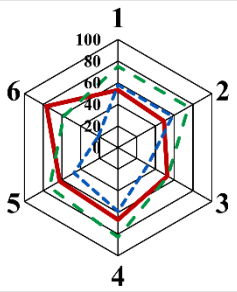
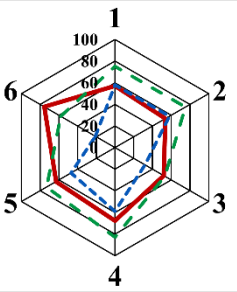
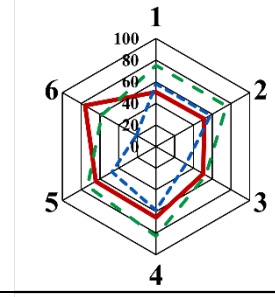
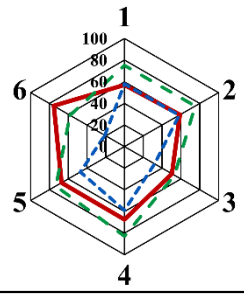
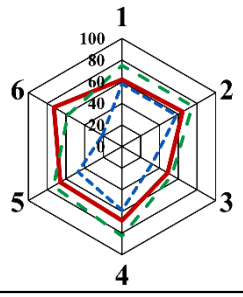
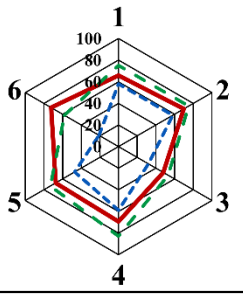
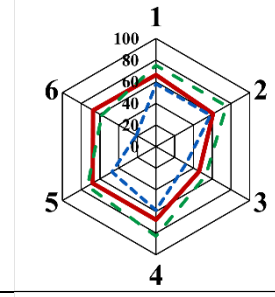
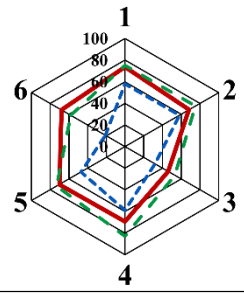
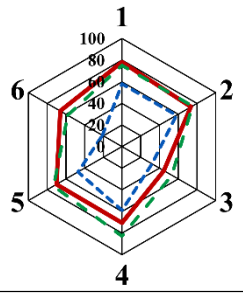
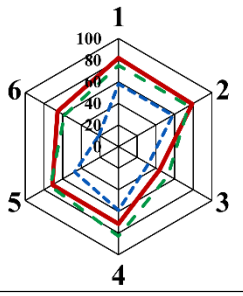
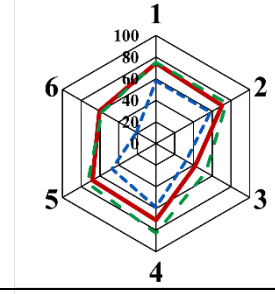
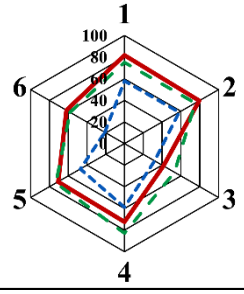
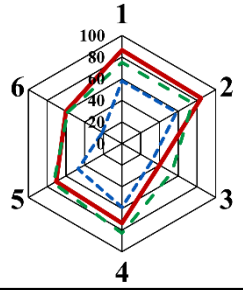
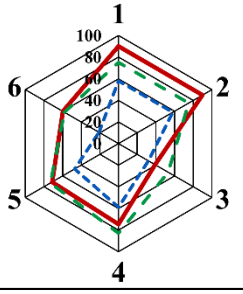
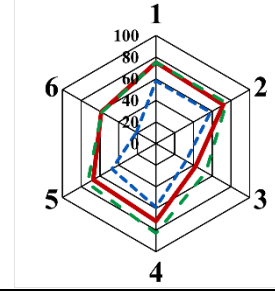
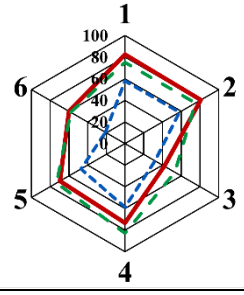
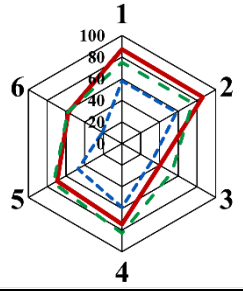
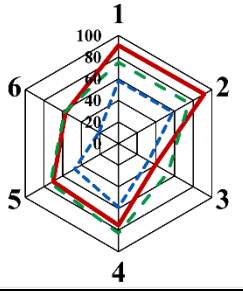
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.13 – Графические модели экологического диапазона *Carpinus orientalis* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ялта – водопад Учан-су – Ялтинская яйла

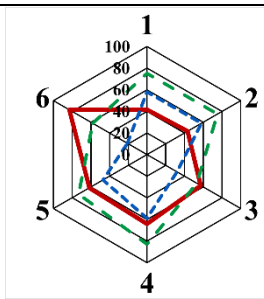
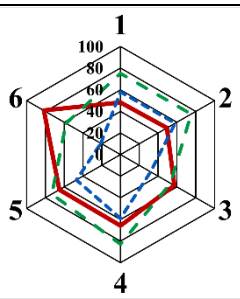
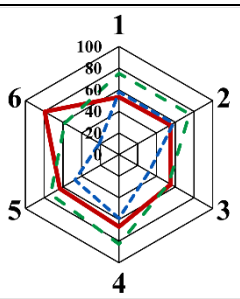
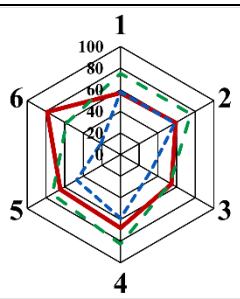
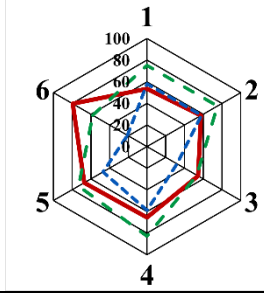
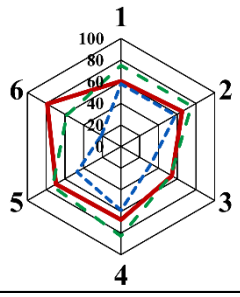
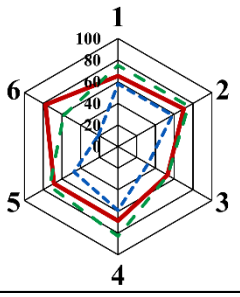
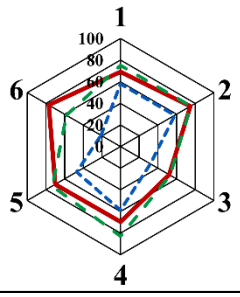
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400	–	–	–	–
200	–	–	–	–
100	–	–	–	–

Таблица Е.14 – Графические модели экологического диапазона *Carpinus orientalis* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник «Мыс Мартьян» – Никитский хребет – Никитская яйла

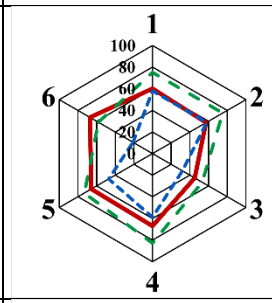
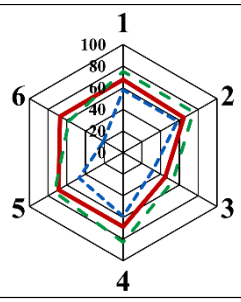
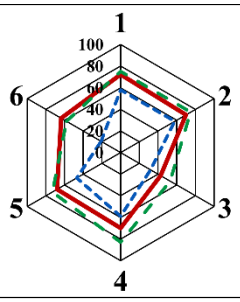
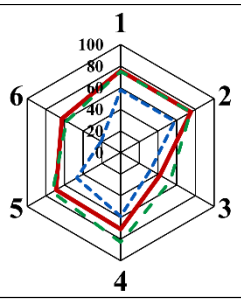
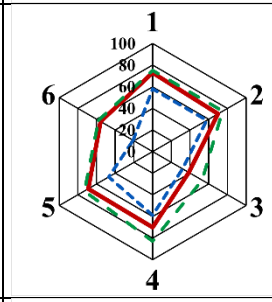
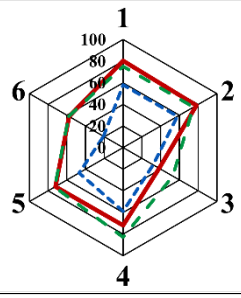
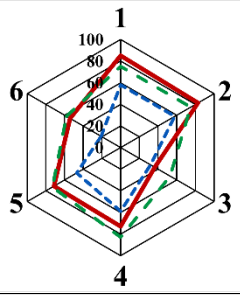
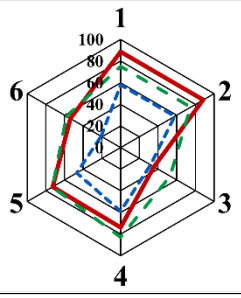
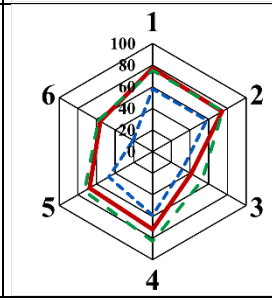
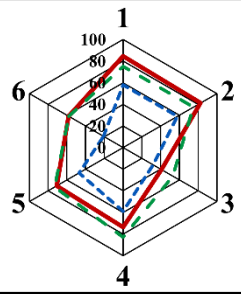
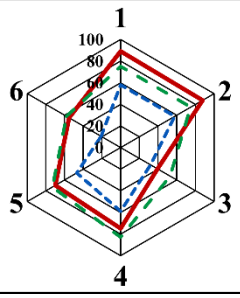
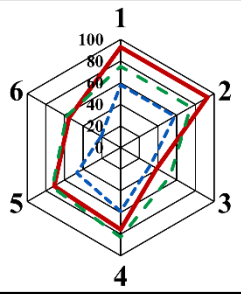
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800	–	–	–	–
600	–	–	–	–
400				
200				
100				

Таблица Е.15 – Графические модели экологического диапазона *Carpinus orientalis* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник Партенит – п. Кипарисное – г. Шарха – Бабуган-яйла

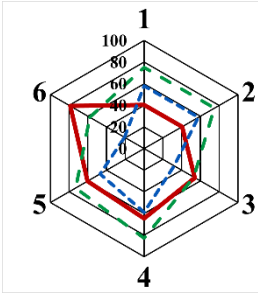
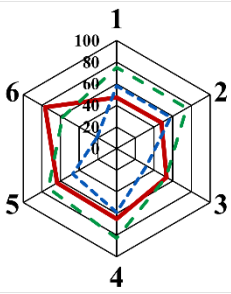
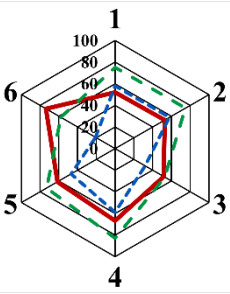
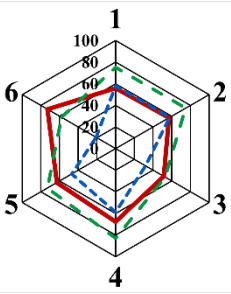
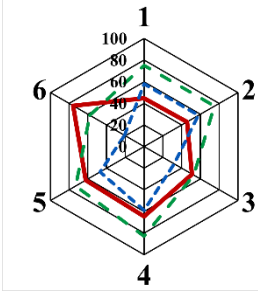
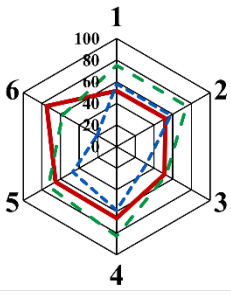
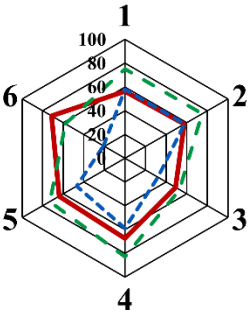
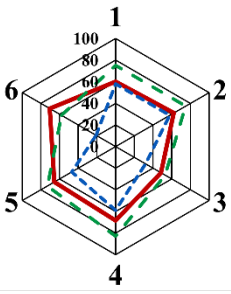
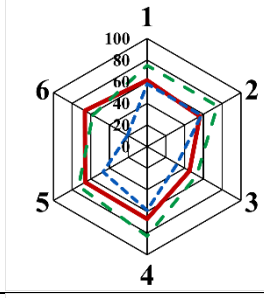
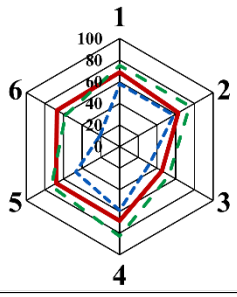
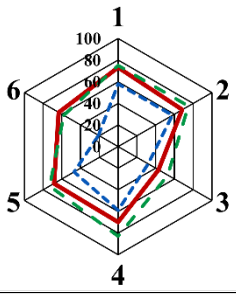
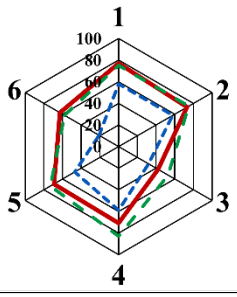
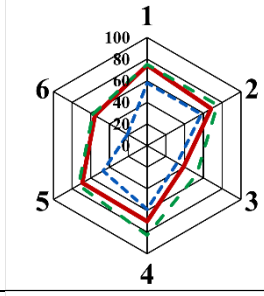
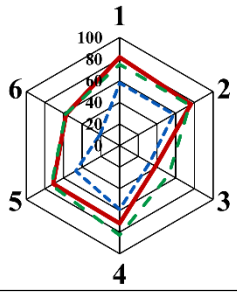
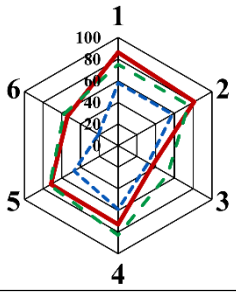
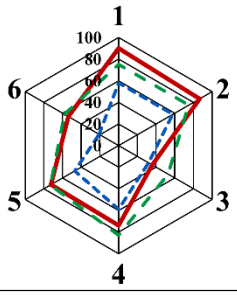
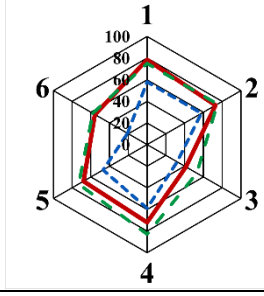
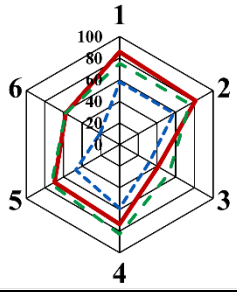
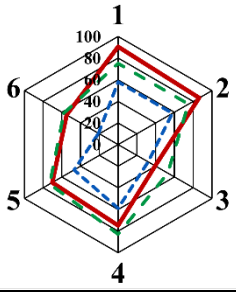
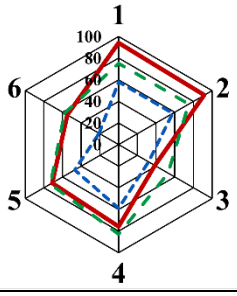
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.16 – Графические модели экологического диапазона *Sorbus domestica* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю Ливадия – г. Могаби – Ай-Петринская яйла

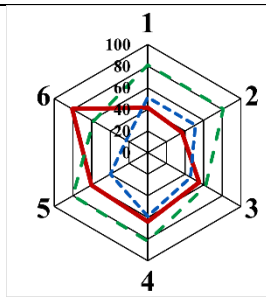
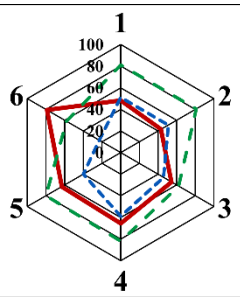
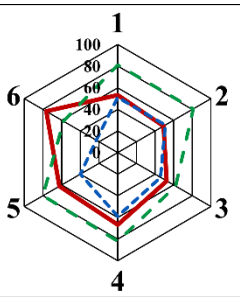
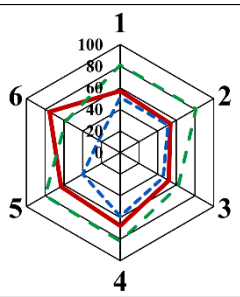
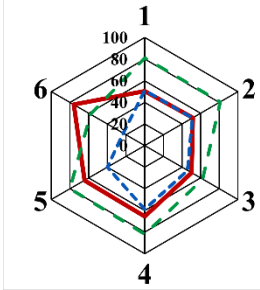
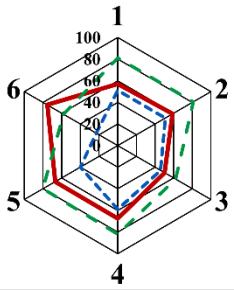
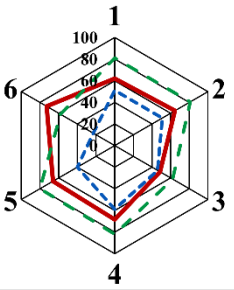
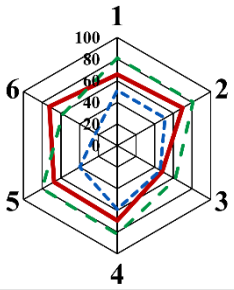
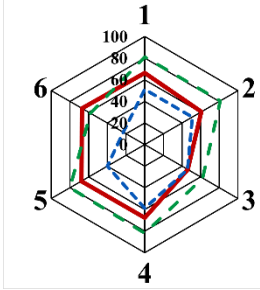
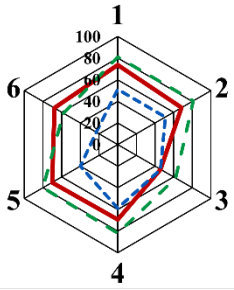
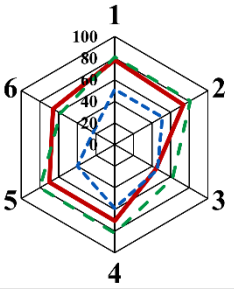
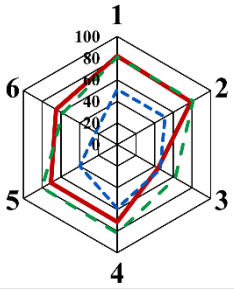
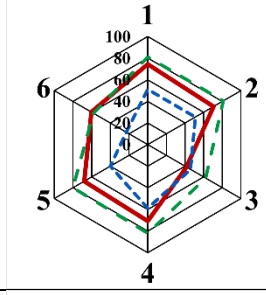
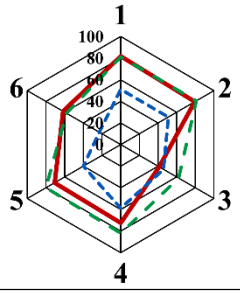
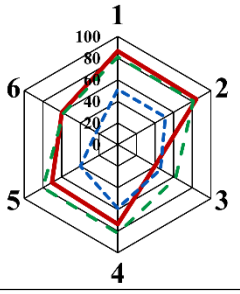
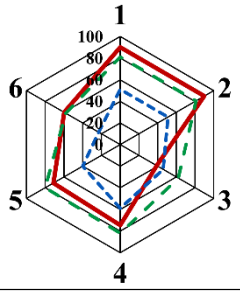
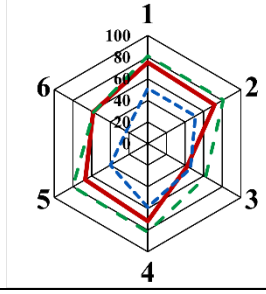
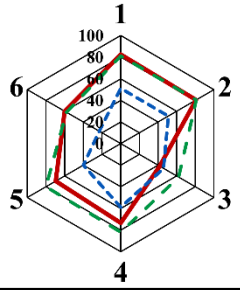
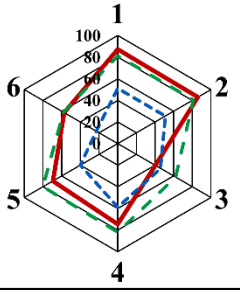
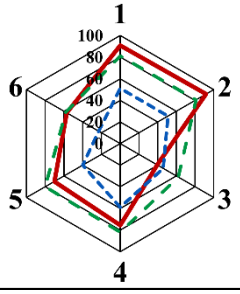
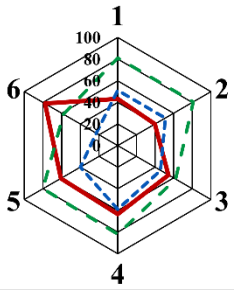
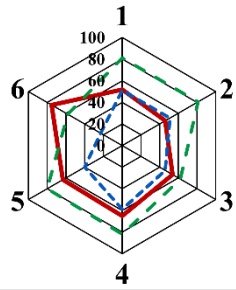
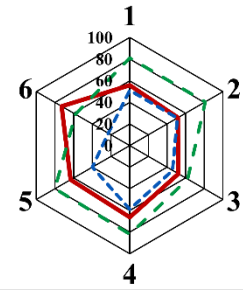
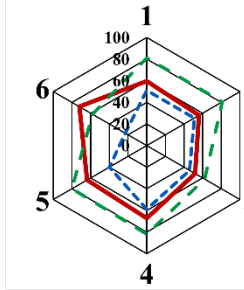
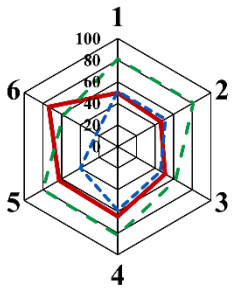
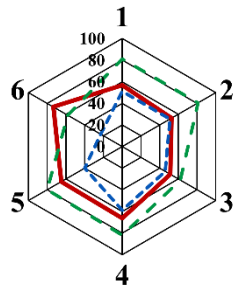
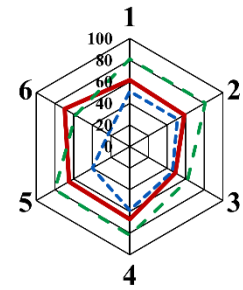
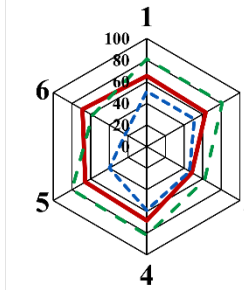
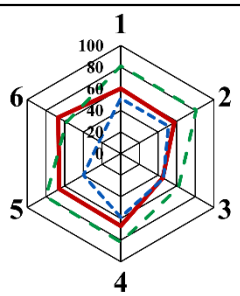
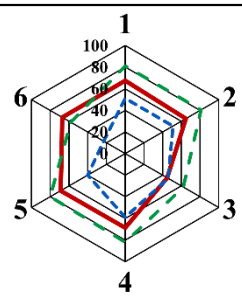
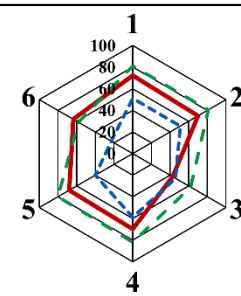
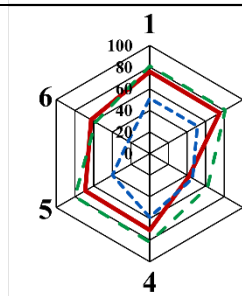
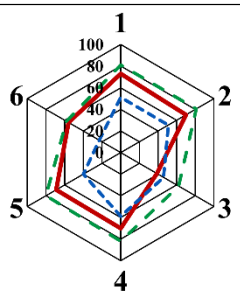
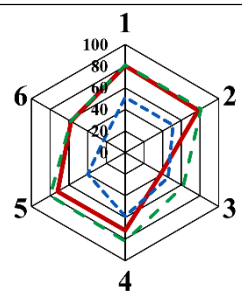
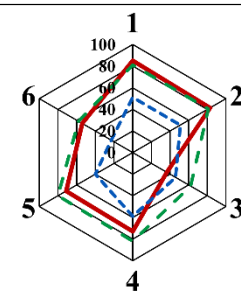
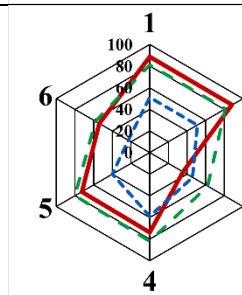
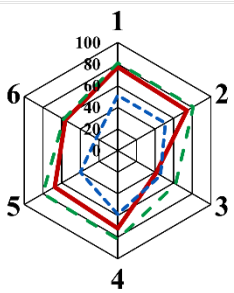
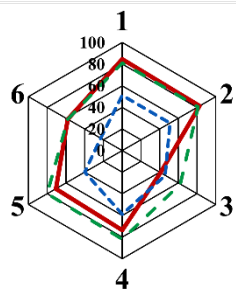
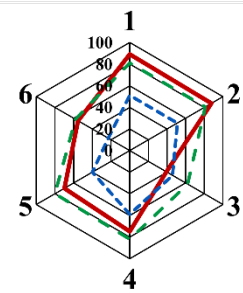
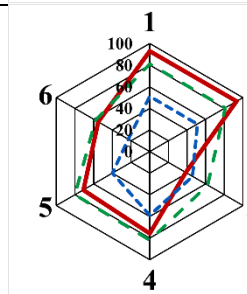
Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

Таблица Е.17 – Графические модели экологического диапазона *Sorbus domestica* по амплитудной экологической шкале факторов-условий и факторов-ресурсов по профилю заповедник «Мыс Мартьян» – Никитский хребет – Никитская яйла

Высота н. у. м.	Период, гг.			
	1981–2000	2001–2017	2041–2060 RCP4.5	2081–2099 RCP4.5
800				
600				
400				
200				
100				

ПРИЛОЖЕНИЕ Ж

Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Syringa vulgaris*

1

$$Sc_t = \sum_{1\ \text{ноя}}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/5{,}8 & -3{,}4 < T_t \le 2{,}4 \\ (T_t - 10{,}4)/-8{,}0 & 2{,}4 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$

, где $S_{ct1} = C^* = 14{,}6$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}0 \\ (T_t - 4{,}0) \cdot (0{,}1DL)^{1{,}6987} & T_t \ge 4{,}0 \end{cases}$$

, где $Sf_{t2} = F^* = 279{,}0$

2

$$Sc_t = \sum_{1\ \text{ноя}}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/6{,}8 & -3{,}4 < T_t \le 3{,}4 \\ (T_t - 10{,}4)/-7{,}0 & 3{,}4 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$

, где $S_{ct1} = C^* = 31{,}8$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}3 \\ (T_t - 4{,}3) \cdot (0{,}1DL)^{0{,}0452} & T_t \ge 4{,}3 \end{cases}$$

, где $Sf_{t2} = F^* = 341{,}6$

1 – дата развёртывания первых листьев, 2 – дата начала массового цветения.

Рисунок Ж.1 – Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Syringa vulgaris*

ПРИЛОЖЕНИЕ И

Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Rosa canina*

1

$$Sc_t = \sum_{1\ \text{ноя}}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/7{,}9 & -3{,}4 < T_t \le 4{,}5 \\ (T_t - 10{,}4)/-5{,}9 & 4{,}5 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$

, где $S_{ct1} = C^* = 28{,}6$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}6 \\ (T_t - 4{,}6) \cdot (0{,}1DL)^{0{,}2014} & T_t \ge 4{,}6 \end{cases}$$

, где $Sf_{t2} = F^* = 103{,}9$

2

$$Sc_t = \sum_{1\ \text{ноя}}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/7{,}4 & -3{,}4 < T_t \le 4{,}0 \\ (T_t - 10{,}4)/-6{,}4 & 4{,}0 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$

, где $S_{ct1} = C^* = 26{,}9$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}0 \\ (T_t - 4{,}0) \cdot (0{,}1DL)^{0{,}0035} & T_t \ge 4{,}0 \end{cases}$$

, где $Sf_{t2} = F^* = 575{,}1$

1 – дата развёртывания первых листьев, 2 – дата начала массового цветения.

Рисунок И.1 – Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Rosa canina*

ПРИЛОЖЕНИЕ К

Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Tilia cordata*

1

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/6{,}9 & -3{,}4 < T_t \le 3{,}5 \\ (T_t - 10{,}4)/-6{,}9 & 3{,}5 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$, где $S_{ct1} = C^* = 34{,}6$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}1 \\ (T_t - 4{,}1) \cdot (0{,}1DL)^{0{,}3809} & T_t \ge 4{,}1 \end{cases}$$, где $Sf_{t2} = F^* = 270{,}2$

2

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/6{,}1 & -3{,}4 < T_t \le 2{,}7 \\ (T_t - 10{,}4)/-7{,}7 & 2{,}7 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$, где $S_{ct1} = C^* = 38{,}2$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}0 \\ (T_t - 4{,}0) \cdot (0{,}1DL)^{0{,}1551} & T_t \ge 4{,}0 \end{cases}$$, где $Sf_{t2} = F^* = 993{,}1$

1 – дата развёртывания первых листьев, 2 – дата начала массового цветения.

Рисунок К.1 – Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Tilia cordata*

ПРИЛОЖЕНИЕ Л

Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Quercus pubescens*

1

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/5{,}0 & -3{,}4 < T_t \le 1{,}6 \\ (T_t - 10{,}4)/-8{,}8 & 1{,}6 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$, где $S_{ct1} = C^* = 30{,}8$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}0 \\ T_t - 4{,}0 & T_t \ge 4{,}0 \end{cases}$$, где $Sf_{t2} = F^* = 286{,}8$

2

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/6{,}6 & -3{,}4 < T_t \le 3{,}2 \\ (T_t - 10{,}4)/-7{,}2 & 3{,}2 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$, где $S_{ct1} = C^* = 32{,}4$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}0 \\ (T_t - 4{,}0) \cdot (0{,}1DL)^{0{,}6455} & T_t \ge 4{,}0 \end{cases}$$, где $Sf_{t2} = F^* = 414{,}8$

1 – дата развёртывания первых листьев, 2 – дата начала массового цветения.

Рисунок Л.1 – Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Quercus pubescens*

ПРИЛОЖЕНИЕ М

Экологические условия и продолжительность периода лёта пыльцы и цветения у некоторых вечнозелёных автохтонных видов растений ЮБК

Таблица М.1 – Экологические условия и продолжительность периода лёта пыльцы у *Juniperus excelsa* в заповеднике «Мыс Мартьян»

Период, гг.	Температура воздуха, °С			Сумма осадков, мм	f, %	Дцв, дни
	Средняя	Средняя максимальная	Средняя минимальная			
1974–2017	6,6 ± 2,5	10,3 ± 2,9	3,8 ± 2,2	40 ± 38	71 ± 6	26 ± 14
1981–1990	7,6 ± 3,0	11,2 ± 3,6	4,7 ± 2,4	34 ± 48	72 ± 7	22 ± 20
1991–2000	6,5 ± 2,3	10,0 ± 2,7	3,5 ± 1,9	29 ± 31	70 ± 6	24 ± 14
2001–2010	5,2 ± 1,3	8,9 ± 1,7	2,3 ± 1,1	70 ± 33	71 ± 4	36 ± 9
2011–2017	7,2 ± 1,2	10,9 ± 1,5	4,5 ± 1,2	37 ± 30	75 ± 5	24 ± 10
Примечания 1 f – относительная влажность воздуха 2 Дцв – продолжительность цветения						

Таблица М.2 – Экологические условия и продолжительность лёта пыльцы у *Juniperus deltoides* в заповеднике «Мыс Мартьян»

Период, гг.	Температура воздуха, °С			Сумма осадков, мм	f, %	Дцв, дни
	Средняя	Средняя максимальная	Средняя минимальная			
1974–2017	12,8 ± 2,4	16,5 ± 2,6	9,5 ± 2,1	15 ± 16	65 ± 9	16 ± 7
1981–1990	12,7 ± 2,6	16,3 ± 2,9	9,4 ± 2,3	16 ± 16	64 ± 6	15 ± 3
1991–2000	14,1 ± 1,6	17,9 ± 1,8	10,7 ± 1,3	7 ± 9	64 ± 11	12 ± 6
2001–2010	12,6 ± 2,8	16,3 ± 2,7	9,4 ± 2,6	13 ± 18	63 ± 11	15 ± 5
2011–2017	12,9 ± 2,9	16,9 ± 3,3	9,5 ± 2,6	14 ± 10	66 ± 8	21 ± 8
Примечания 1 f – относительная влажность воздуха 2 Дцв – продолжительность цветения						

Таблица М.3 – Экологические условия и продолжительность периода цветения *Arbutus andrachne* в заповеднике «Мыс Мартьян»

Период, гг.	Температура воздуха, °С			Сумма осадков, мм	f, %	Дцв, дни
	Средняя	Средняя максимальная	Средняя минимальная			
1974–2017	12,8 ± 2,0	16,5 ± 2,1	9,6 ± 1,8	46 ± 29	67 ± 5	46 ± 15
1981–1990	13,5 ± 2,6	17,1 ± 2,7	10,3 ± 2,5	52 ± 25	67 ± 3	43 ± 15
1991–2000	13,3 ± 1,9	17,1 ± 2,1	10,0 ± 1,6	46 ± 44	68 ± 6	42 ± 20
2001–2010	12,6 ± 1,8	16,3 ± 1,7	9,3 ± 1,7	40 ± 27	66 ± 6	49 ± 14
2011–2017	11,9 ± 2,0	15,7 ± 2,3	8,6 ± 1,7	47 ± 20	69 ± 3	55 ± 13

Примечания
1 f – относительная влажность воздуха
2 Дцв – продолжительность цветения

ПРИЛОЖЕНИЕ Н

Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового лёта пыльцы *Juniperus excelsa*

$$Sf_t = \sum_{8\ \text{окт}}^{t_2} \frac{1}{1 + e^{0{,}2739(T_t - 8{,}553)^2 - 0{,}00633(T_t - 8{,}553)}}$$, где $S_{ft2} = F^* = 53{,}1$ °C

Рисунок Н.1 – Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового лёта пыльцы *Juniperus excelsa*

ПРИЛОЖЕНИЕ П

Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового лёта пыльцы *Juniperus deltoides*

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \leq -3{,}4 \text{ или } T_t \geq 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/5{,}7 & -3{,}4 < T_t \leq 2{,}3 \\ (T_t - 10{,}4)/-8{,}1 & 2{,}3 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$

, где $S_{ct1} = C^* = 31{,}9$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}1 \\ T_t - 4{,}1 \cdot (0{,}1DL)^{0{,}8942} & T_t \geq 4{,}1 \end{cases}$$

, где $Sf_{t2} = F^* = 312{,}5$

Рисунок П.1 – Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового лёта пыльцы *Juniperus deltoides*

ПРИЛОЖЕНИЕ Р

Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового цветения *Arbutus andrachne*

$$Sf_t = \sum_{1\ \text{ноя}}^{t_2} \frac{1}{1 + e^{-0{,}1766(T_t - 3{,}2629)}},$$

где $Sf_{t2} = F^* = 136{,}9$ °C

Рисунок Р.1 – Фенологическая модель для прогнозирования даты начала массового цветения *Arbutus andrachne*

ПРИЛОЖЕНИЕ С

Параметры моделей для прогнозов весенней фенологии некоторых видов растений из состава лесных фитоценозов ЮБК

Таблица С.1 – Параметры моделей для прогнозов дат распускания первых листьев и начала массового цветения *Carpinus orientalis* на ЮБК

Параметр		Фенологическая фаза развития					
		Развертывание первых листьев			Начало массового цветения		
		Фенологическая модель					
		M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)	M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	01.11	01.11	–	01.11	01.11
T_b, °C		0,0	6,4	4,0	0,0	8,3	4,8
F*, °C		603,7	66,0	213,7	718,6	48,3	266,0
T_{opt}, °C		–	5,4	1,6	–	7,6	4,7
C*, °C		–	36,0	31,8	–	38,6	23,0
t1, дата		01.01	13.01	30.12	01.01	12.01	25.12
β		–	132,104	450,560	–	108,692	505,987
γ		–	–0,0191	–0,0235	–	–0,0212	–0,0278
c		–	–	0,0257	–	–	0,1032
Результаты внутренней проверки	n	31	31	31	36	36	36
	R^2	0,41	0,47	0,39	0,32	0,46	0,36
	RMSE, дни	8,6	8,3	8,7	8,6	8,3	8,6
	AIC_c	140,2	143,5	149,5	161,5	164,2	169,6
	θ, дни	0,0	0,7	3,4	–0,3	2,2	1,5
Результаты внешней проверки	n	30	30	30	35	35	35
	R^2	0,59	0,74	0,66	0,45	0,45	0,51
	RMSE, дни	6,7	5,0	7,4	7,3	7,9	7,4
	θ, дни	–1,0	0,1	3,0	–0,5	3,4	2,8

Таблица С.2 – Параметры моделей для прогнозов дат распускания первых листьев и начала массового цветения *Sorbus domestica* на Южном берегу Крыма

Параметр		Фенологическая фаза развития					
		Развертывание первых листьев			Начало массового цветения		
		Фенологическая модель					
		M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)	M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	01.11	01.11	–	01.11	01.11
T_b, °C		0,0	6,1	4,0	0,0	5,7	4,2
F*, °C		674,1	88,8	285,4	869,3	162,9	419,3
T_{opt}, °C		–	5,6	–0,3	–	5,6	4,2
C*, °C		–	23,3	22,1	–	23,3	23,8
t1, дата		01.01	24.12	09.01	01.01	29.12	31.12
β		–	197,447	563,829	–	289,912	661,033
γ		–	–0,0332	–0,0300	–	–0,0243	–0,0189
c		–	–	0,0214	–	–	0,0037
Результаты внутренней проверки	n	27	27	27	34	34	34
	R^2	0,38	0,37	0,34	0,49	0,39	0,49
	RMSE, дни	7,7	8,9	9,2	9,6	8,8	6,1
	AIC_c	109,0	122,5	132,0	169,3	168,9	138,0
	θ, дни	–0,4	0,3	–0,5	–0,8	–0,3	0,0
Результаты внешней проверки	n	25	25	25	35	35	35
	R^2	0,52	0,32	0,58	0,47	0,55	0,58
	RMSE, дни	7,1	7,2	6,9	7,5	6,5	6,1
	θ, дни	0,2	4,3	3,1	–2,8	–1,2	–1,0

Таблица С.3 – Параметры моделей для прогнозов дат распускания первых листьев и начала массового цветения *Cornus mas* на Южном берегу Крыма

Параметр		Фенологическая фаза развития						
		Развертывание первых листьев			Начало массового цветения			
		Фенологическая модель						
		M1 (GDD_{DOY})	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)	M1 (GDD_{DOY})	M4 (UNI)	M5 (SEQ)	M6 ($SEQBC_{DOY}$)
t_0, дата		–	01.11	01.11	–	–	01.11	01.11
T_b, °C		0,0	6,6	4,0	0,0	–	5,9	4,2
F^*, °C		580,2	58,7	235,5	709,9	157,5	43,6	155,5
T_{opt}, °C		–	6,3	3,0	–	–	5,6	–0,4
C^*, °C		–	33,0	24,9	–	–	12,0	5,5
$t1$, дата		30.12	16.01	19.01	01.11	01.09	25.12	25.12
β		–	116,129	389,505	–	–	94,038	263,997
γ		–	–0,0206	–0,0201	–	–	–0,0658	–0,0901
c		–	–	0,0882	–	–	–	0,0014
a1		–	–	–	–	1,7200	–	–
b1		–	–	–	–	–0,3621	–	–
d		–	–	–	–	0,0243	–	–
Результаты внутренней проверки	n	32	32	32	40	40	40	40
	R^2	0,70	0,75	0,74	0,11	0,31	0,31	0,10
	RMSE, дни	5,6	5,1	5,6	28,4	14,9	25,7	29,5
	AIC_c	117,5	120,4	128,5	274,4	227,9	271,4	290,0
	θ, дни	–0,1	–0,4	0,5	6,9	1,0	4,6	–6,1
Результаты внешней проверки	n	32	32	32	39	39	39	39
	R^2	0,52	0,41	0,46	0,34	0,38	0,21	0,12
	RMSE, дни	8,2	8,2	8,2	22,0	15,1	25,7	30,0
	θ, дни	–1,8	–1,0	–0,1	3,0	–1,6	2,3	–9,1

ПРИЛОЖЕНИЕ Т

Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Carpinus orientalis*

1

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/8{,}8 & -3{,}4 < T_t \le 5{,}4 \\ (T_t - 10{,}4)/-5{,}0 & 5{,}4 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$, где $S_{ct1} = C^* = 36{,}0$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 6{,}4 \\ \dfrac{28{,}4}{1 + e^{-0{,}185(T_t - 24{,}8)}} & T_t \ge 6{,}4 \end{cases}$$, где $Sf_{t2} = F^* = 66{,}0$

2

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/11{,}0 & -3{,}4 < T_t \le 7{,}6 \\ (T_t - 10{,}4)/-2{,}8 & 7{,}6 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$, где $S_{ct1} = C^* = 38{,}6$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 8{,}3 \\ \dfrac{28{,}4}{1 + e^{-0{,}185(T_t - 26{,}7)}} & T_t \ge 8{,}3 \end{cases}$$, где $Sf_{t2} = F^* = 48{,}3$

1 – дата развёртывания первых листьев, 2 – дата начала массового цветения.

Рисунок Т.1 – Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Carpinus orientalis*

ПРИЛОЖЕНИЕ У

Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Sorbus domestica*

1

$$Sf_t = \sum_{1\ янв}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 0{,}0 \\ T_t - 0{,}0 & T_t \geq 0{,}0 \end{cases}$$

, где $Sf_{t2} = F^* = 674{,}1$

2

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \leq -3{,}4 \text{ или } T_t \geq 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/7{,}6 & -3{,}4 < T_t \leq 4{,}2 \\ (T_t - 10{,}4)/-6{,}4 & 4{,}2 < T_t < 10{,}4 \end{cases}$$

, где $S_{ct1} = C^* = 23{,}8$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 4{,}2 \\ T_t - 4{,}2 \cdot (0{,}1DL)^{0{,}0037} & T_t \geq 4{,}2 \end{cases}$$

, где $Sf_{t2} = F^* = 419{,}3$

1 – дата развёртывания первых листьев, 2 – дата начала массового цветения.

Рисунок У.1 – Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Sorbus domestica*

ПРИЛОЖЕНИЕ Ф

Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Cornus mas*

1

$$Sc_t = \sum_{1\ ноя}^{t1} \begin{cases} 0 & T_t \le -3{,}4 \text{ или } T_t \ge 10{,}4 \\ (T_t + 3{,}4)/9{,}7 & -3{,}4 < T_t \le 6{,}3 \\ (T_t - 10{,}4)/-4{,}1 & 6{,}3 < T_t < 10{,}4 \end{cases}, \text{где } S_{ct1} = C^* = 33{,}0$$

$$Sf_t = \sum_{t1}^{t2} \begin{cases} 0 & T_t < 6{,}6 \\ \dfrac{28{,}4}{1 + e^{-0{,}185(T_t - 25{,}0)}} & T_t \ge 6{,}6 \end{cases}, \text{где } Sf_{t2} = F^* = 58{,}7$$

2

$$Sf_t = \sum_{1\ сен}^{t_2} \frac{1}{1 + e^{0{,}0243(T_t - 1{,}72)^2 + 0{,}3621(T_t - 1{,}72)}}, \text{где } S_{ft2} = F^* = 157{,}5$$

1 – дата развёртывания первых листьев, 2 – дата начала массового цветения.

Рисунок Ф.1 – Фенологические модели для прогнозирования сроков весеннего развития *Cornus mas*

ПРИЛОЖЕНИЕ Х

Урожай сырья *Thymus vulgaris* и гидротермические показатели в периоды отрастания побегов

Таблица Х.1 – Урожай цветочного сырья *Thymus vulgaris* и гидротермические показатели за периоды весеннего и летне-осеннего отрастания побегов

Годы	Дата сбора сырья	Урожай цветочного сырья с 1 м^2, кг	Средняя температура воздуха, ° С	Сумма осадков, мм за							
				IV–V	VII–VIII	VIII	IX	X	IV	V	VI
1973	15.V	0,930	8,5	28,3	81,0	37,9	107,5	87,0	5,1	23,2	43,1
1974	27.V	1,369	7,9	75,0	68,4	30,5	23,4	53,7	39,4	35,6	37,9
1975	16.V	0,932	8,3	56,2	30,3	9,5	24,7	13,6	25,7	30,5	20,8
1977	17.V	1,002	8,7	102,5	80,0	66,3	80,4	22,0	66,0	36,5	13,7
1979	11.V	0,826	9,1	34,4	69,3	63,5	89,0	20,8	32,1	2,2	5,8
1980	20.V	1,488	6,6	96,6	114,4	75,8	24,1	126,3	55,7	40,9	38,6
1981	25.V	1,188	7,5	68,9	96,0	8,3	41,7	65,1	28,2	40,7	87,7
1982	24.V	1,063	7,3	105,0	94,3	56,1	26,0	58,2	57,1	47,9	38,2
1987	10.VI	0,559	7,2	71,1	9,3	5,0	2,9	32,1	49,7	21,4	4,3
1989	16.V	0,689	8,9	34,8	37,8	31,8	102,4	66,0	4,6	30,2	6,0
1990	14.V	0,977	8,5	61,1	54,0	31,8	89,5	14,3	19,8	41,3	22,2
1991	05.VI	0,625	7,6	96,1	40,8	35,8	87,6	90,1	72,8	23,3	5,0
1995	29.V	0,858	9,1	110,7	62,3	28,4	0,0	8,6	65,6	45,1	33,9
1996	15.V	0,752	7,1	49,7	57,7	39,8	61,7	25,0	40,1	9,6	17,9
1997	26.V	1,456	7,7	108,4	101,6	98,6	157,0	38,5	80,2	28,2	3,0

Таблица Х.2 – Результаты статистической обработки связи урожая сырья *Thymus vulgaris* с гидротермическим режимом в периоды весеннего и летне-осеннего отрастания побегов

Порядок переменной	Размах варьирования параметра	Среднее арифметическое признака	Коэффициент вариации, %	Стандартное отклонение	Коэффициент парной корреляции, r
Y	0,6 – 1,5	1,0 ± 0,1	29,5	0,29	–
x_1	6,6 – 9,1	8,0 ± 0,2	9,9	0,79	–0,301
x_2	28,3 – 110,7	73,0 ± 7,4	39,3	28,78	0,391
x_3	9,3 – 114,4	66,4 ± 7,5	43,8	29,14	0,807
x_4	5,0 – 98,6	41,3 ± 6,8	16,5	26,37	0,522
x_5	0,0 – 157,0	61,2 ± 11,7	73,8	45,17	0,061
x_6	8,6 – 126,3	48,1 ± 8,8	71,0	34,16	0,303
x_7	4,6 – 0,2	42,8 ± 6,1	55,2	23,64	0,225
x_8	2,2 – 47,9	30,4 ± 3,3	42,5	12,92	0,459
x_9	3,0 – 87,7	25,2 ± 5,8	89,4	22,53	0,433

Примечания

1 x_1 – средняя температура воздуха за период весеннего отрастания побегов, °С;

2 x_2 – сумма осадков за период апрель-май, мм;

3 x_3 – сумма осадков за период июль-август, мм;

4 x_4-x_9 – суммы осадков по месяцам, мм: x_4 – за август, x_5 – сентябрь, x_6 – октябрь, x_7 – апрель, x_8 – май, x_9 – июль

ПРИЛОЖЕНИЕ Ц

Связь массовой доли эфирного масла *Thymus* с экологическими факторами среды и его суточная динамика

Таблица Ц.1 – Количественные изменения содержания эфирного масла (% от а.с.м.) в цветочном сырье *Thymus* в различное время суток

Показатель	*Th. vulgaris* (1)	*Th. vulgaris* (2)	*Th. vulgaris* (3)	*Th. pulegioides*	*Th. mastichina*
7 ч	1,63 ± 0,17	1,45 ± 0,12	1,41 ± 0,20	1,41 ± 0,15	5,11 ± 0,11
9 ч	1,75 ± 0,31	1,63 ± 0,30	1,36 ± 0,03	1,32 ± 0,06	5,50 ± 0,36
11 ч	1,35 ± 0,12	1,39 ± 0,34	1,18 ± 0,23	1,42 ± 0,03	5,25 ± 0,11
13 ч	1,89 ± 0,31	1,36 ± 0,12	1,24 ± 0,02	1,32 ± 0,13	5,10 ± 0,83
15 ч	1,45 ± 0,44	1,25 ± 0,24	1,34 ± 0,26	1,42 ± 0,10	5,68 ± 0,38
17 ч	1,68 ± 0,18	1,64 ± 0,25	1,44 ± 0,20	1,56 ± 0,22	4,63 ± 0,07
x ± m	1,62 ± 0,10	1,45 ± 0,09	1,33 ± 0,07	1,41 ± 0,05	5,21 ± 0,16
X_{min}–X_{max}	0,77–2,50	0,83–2,16	0,81–1,80	1,11–1,82	3,54–6,41
σx	0,44	0,38	0,28	0,21	0,68
V, %	27,40	26,30	21,40	14,90	13,10

Примечания
1 X – среднее значение;
2 m – стандартная ошибка среднего

Таблица Ц.2 – Коэффициенты корреляции между массовой долей эфирного масла *Thymus* и экологическими факторами среды

Экологический фактор среды	*Th. vulgaris* (1)	*Th. vulgaris* (2)	*Th. pulegioides*	*Th. mastichina*
Сутки	–0,75	–0,82	–0,19	0,26
Время суток, ч	–0,01	–0,03	0,23	–0,15
Фаза развития (массовое, конец цветения)	–0,65	–0,63	–0,36	–0,20
Температура воздуха, °С	0,21	–0,02	0,19	0,13
Относительная влажность воздуха, %	–0,09	0,01	–0,07	–0,06
Дефицит насыщения, гПа	0,12	–0,04	0,03	0,09
Инсоляция, МДж/м^2	0,02	–0,13	0,10	–0,11
Суммарная радиация, МДж/м^2	–0,22	–0,38	0,05	–0,04
Рассеянная радиация, МДж/м^2	–0,42	–0,45	–0,29	0,37
Запасы продуктивной влаги в 0–30 см слое почвы, мм	0,72	0,74	0,33	–0,28
Запасы продуктивной влаги в 0–50 см слое почвы, мм	0,73	0,76	0,34	–0,28
Испарение, мм/ч	–0,33	–0,15	–0,06	0,11
Температура поверхности почвы, °С	–0,09	–0,29	0,17	–0,08
Температура почвы на глубине 5 см, °С	0,04	–0,12	0,29	–0,09
Температура почвы на глубине 10 см, °С	0,08	–0,05	0,38	–0,14
Температура почвы на глубине 15 см, °С	0,19	0,07	0,41	–0,14
Температура почвы на глубине 20 см, °С	0,15	0,04	0,41	–0,11

Таблица Ц.3 – Регрессионная модель между массовой долей эфирного масла у видов *Thymus* (зависимая переменная) и экологическими факторами среды (независимая переменная)

Независимая переменная	Коэффициент регрессии, *B*	Стандартная ошибка *B*	*t*(69)	Уровень значимости, *p*	Доля влияния фактора, %
Для *Th. vulgaris, Th. pulegioides* (n = 72)					
Свободный член	0,8229	0,1478	5,5671	< 0,0001	–
Запасы продуктивной влаги в 0-50 см слое почвы, мм (X_1)	0,0081	0,0013	6,2342	< 0,0001	34,5
Относительная влажность воздуха, % (X_2)	0,0051	0,0023	2,2552	0,0273	4,5
Стандартная ошибка оценки, % 0,279 R^2 0,39 R^2(исп.) 0,3724 F 22,07					
Для *Th. vulgaris* (n=54)					
Свободный член	2,1306	0,3161	6,7405	<0,0001	–
Запасы продуктивной влаги в 0-50 см слое почвы, мм (X_1)	0,0108	0,0015	7,1023	<0,0001	38,51
Температура воздуха, °C (X_2)	–0,0591	0,0170	–3,4831	0,0010	11,82
Стандартная ошибка оценки, % 0,279 R^2 0,50 R^2(исп.) 0,4838 F 25,83					

ПРИЛОЖЕНИЕ Ш

Акты внедрения

Утверждаю
Директор Таврической академии
ФГАОУ ВО «Крымский федеральный
университет имени В.И. Вернадского»
_____ Курьянов В.О.
«3» декабря 2018

А К Т

внедрения результатов выполнения НИР в учебный процесс

По НИР «Методологические основы экологического моделирования и прогнозирования реакции растений на изменения климата» Корсаковой С.П., разработано:

1) научно-практические рекомендации по исследованию региональных особенностей изменений климата и их воздействия на экосистемы для разработки мероприятий в Крыму по адаптивному природопользованию;
2) научно-практические рекомендации по моделированию и прогнозированию фенологической реакции древесных растений на изменения климата для анализа и прогнозирования их «отклика» на климатические изменения;
3) научно-практические рекомендации по анализу световых кривых фотосинтеза для определения физиологических различий растений по отношению к световому фактору;
4) учебное пособие «Интродукция и селекция видов рода *Thymus* L. (биология, экология и биохимия) для оптимизации интродукции и селекции многолетних культур.

Результаты выполненной НИР вошли составной частью/явились основой
(подчеркнуть)
в спецкурсы Биологические основы устойчивости зеленых насаждений, Физиология растений, Интродукция и селекция декоративных культур
(название спецкурса, дипломной работы, курса лекций)

Руководитель ОПОП 35.03.10, 35.04.09
Ландшафтная архитектура,
зав. кафедрой садово-паркового хозяйства
и ландшафтного проектирования _____ А.И. Репецкая
(подпись, ФИО)

И.о. декана факультета
биологии и химии _____ Д.А. Панов
(подпись, ФИО)

«3» декабря 2018 г.

«УТВЕРЖДАЮ»
Директор ФГБУ «ВНИИСХМ»
_____ В. А. Долгий-Трач
09.10.2018 2018г.

АКТ

ВНЕДРЕНИЯ «МЕТОДИКИ АГРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ ЗА ЧАБРЕЦОМ ОБЫКНОВЕННЫМ» НА СЕТИ СТАНЦИЙ И ПОСТОВ РОСГИДРОМЕТА

Приказом Росгидромета № 358 от 09.06.2015 г. утверждено «Изменение №2 РД 52.33.217–99 Наставление гидрометеорологическим станциям и постам. Выпуск 11 Агрометеорологические наблюдения на станциях и постах. Часть I. Основные агрометеорологические наблюдения Книги 1 и 2», в котором под п.10.3.6.6 помещена методика агрометеорологических наблюдений за чабрецом обыкновенным, разработанная С.П. Корсаковой – начальником агрометеорологической станции Никитский сад.

Зав. лабораторией нормативно-методического
обеспечения сети агрометеорологических
наблюдений ФГБУ «ВНИИСХМ» _____ А. Д. Пасечнюк

УТВЕРЖДАЮ

Директор ФГБУН «НБС-ННЦ»,

чл.-корр. РАН, д.с.-х.н.

_____ Ю.В. Плугатарь

«___» _____ 2018 г.

А К Т

внедрения результатов выполнения НИР «Методологические основы экологического моделирования и прогнозирования реакции растений на изменения климата» в производство

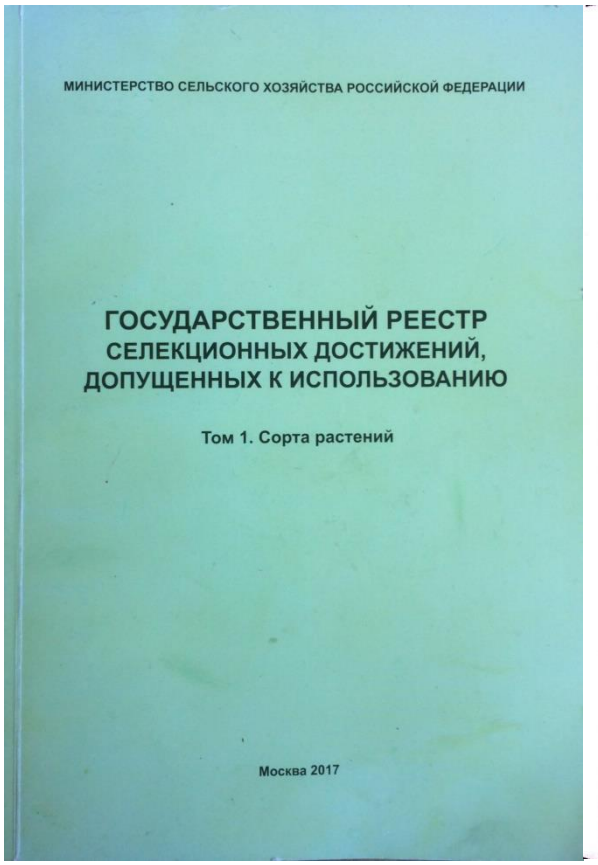
Созданы высокопродуктивные сорта тимьянов: тимьяна бороздчатого (*Thymus striatus* Vahl.) сорт «Юбилейный» (2017 г.) и тимьяна обыкновенного (*Thymus vulgaris* L.) сорт «Ялос» (2018 г.) для выращивания в качестве эфиромасличных и лекарственных культур в Крыму и на юге России.

С 2017 г. в отделении агротехники и питомниководства «Джанкойский интродукционно-карантинный питомник» (ДИКП) ФГБУН «Ордена Трудового Красного Знамени Никитский ботанический сад – Национальный научный центр РАН» (с. Медведевка, Республика Крым, Российская Федерация) начата закладка промышленных насаждений сортов тимьяна обыкновенного (*Th. vulgaris*) сорт «Ялос» и тимьяна бороздчатого (*Th. striatus*) сорт «Юбилейный».

На данный момент насаждения занимают площадь 450 кв. м. На 2019 г. планируется высадка 10 тыс. растений данных культур на 5000 кв. м.

Зав. лабораторией
ароматических и лекарственных растений, д.б.н. О.М. Шевчук

Руководитель отделения
агротехники и питомниководства «ДИКП» Д.А. Челомбит

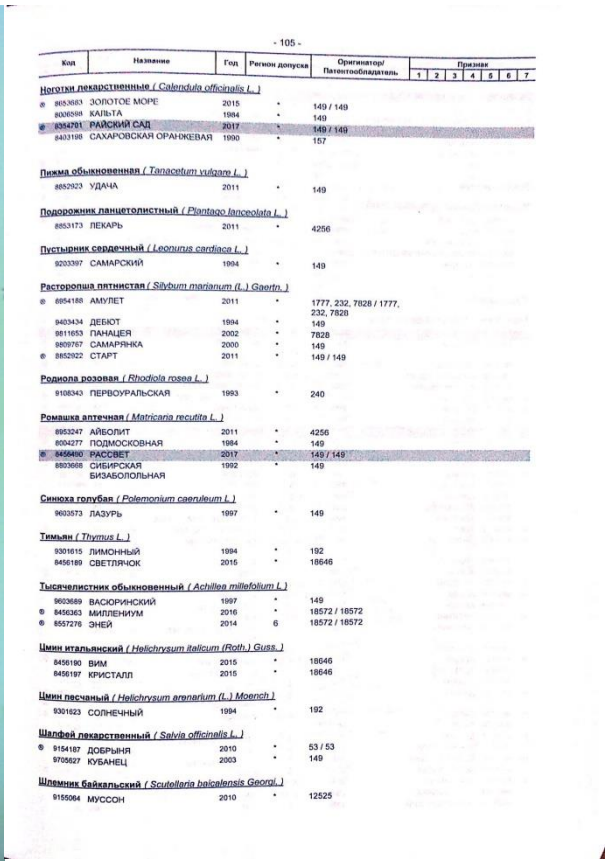


МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ РЕЕСТР СЕЛЕКЦИОННЫХ ДОСТИЖЕНИЙ, ДОПУЩЕННЫХ К ИСПОЛЬЗОВАНИЮ

Том 1. Сорта растений

Москва 2017



Код	Название	Год	Регион допуска	Оригинатор/ Патентообладатель	Признак
Ноготки лекарственные *(Calendula officinalis L.)*					
® 8053683	ЗОЛОТОЕ МОРЕ	2015	*	149 / 149	
8006598	КАЛЬТА	1984	*	149	
® 8354701	РАЙСКИЙ САД	2017	*	149 / 149	
8403198	САХАРОВСКАЯ ОРАНЖЕВАЯ	1990	*	157	
Пижма обыкновенная *(Tanacetum vulgare L.)*					
8852923	УДАЧА	2011	*	149	
Подорожник ланцетолистный *(Plantago lanceolata L.)*					
8853173	ЛЕКАРЬ	2011	*	4256	
Пустырник сердечный *(Leonurus cardiaca L.)*					
9203397	САМАРСКИЙ	1994	*	149	
Расторопша пятнистая *(Silybum marianum (L.) Gaertn.)*					
® 8854188	АМУЛЕТ	2011	*	1777, 232, 7828 / 1777, 232, 7828	
9403434	ДЕБЮТ	1994	*	149	
9811653	ПАНАЦЕЯ	2002	*	7828	
9809767	САМАРЯНКА	2000	*	149	
® 8852922	СТАРТ	2011	*	149 / 149	
Родиола розовая *(Rhodiola rosea L.)*					
9108343	ПЕРВОУРАЛЬСКАЯ	1993	*	240	
Ромашка аптечная *(Matricaria recutita L.)*					
8953247	АЙБОЛИТ	2011	*	4256	
8004277	ПОДМОСКОВНАЯ	1984	*	149	
® 8456490	РАССВЕТ	2017	*	149 / 149	
8803668	СИБИРСКАЯ БИЗАБОЛОЛЬНАЯ	1992	*	149	
Синюха голубая *(Polemonium caeruleum L.)*					
9603573	ЛАЗУРЬ	1997	*	149	
Тимьян *(Thymus L.)*					
9301615	ЛИМОННЫЙ	1994	*	192	
8456189	СВЕТЛЯЧОК	2015	*	18646	
Тысячелистник обыкновенный *(Achillea millefolium L.)*					
9603689	ВАСЮРИНСКИЙ	1997	*	149	
® 8456363	МИЛЛЕНИУМ	2016	*	18572 / 18572	
® 8557276	ЭНЕЙ	2014	6	18572 / 18572	
Цмин итальянский *(Helichrysum italicum (Roth.) Guss.)*					
8456190	ВИМ	2015	*	18646	
8456197	КРИСТАЛЛ	2015	*	18646	
Цмин песчаный *(Helichrysum arenarium (L.) Moench)*					
9301623	СОЛНЕЧНЫЙ	1994	*	192	
Шалфей лекарственный *(Salvia officinalis L.)*					
® 9154187	ДОБРЫНЯ	2010	*	53 / 53	
9705627	КУБАНЕЦ	2003	*	149	
Шлемник байкальский *(Scutellaria baicalensis Georgi.)*					
9155064	МУССОН	2010	*	12525	

8953247	АЙБОЛИТ	2011	*
8004277	ПОДМОСКОВНАЯ	1984	*
® 8456490	РАССВЕТ	2017	*
8803668	СИБИРСКАЯ БИЗАБОЛОЛЬНАЯ	1992	*

Синюха голубая *(Polemonium caeruleum L.)*

9603573	ЛАЗУРЬ	1997	*

Тимьян *(Thymus L.)*

9301615	ЛИМОННЫЙ	1994	*
8456189	СВЕТЛЯЧОК	2015	*

Тысячелистник обыкновенный *(Achillea millefolium L.)*