

**ВЗАИМОСВЯЗЬ ОСОБЕННОСТЕЙ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ  
РАСТЕНИЙ С РЕЗУЛЬТАТАМИ ИХ ИНТРОДУКЦИИ  
В УСЛОВИЯХ СРЕДНЕГО УРАЛА**

**Е.С. Васфилова**

*Ботанический сад УрО РАН,  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202а, e-mail: euvas@mail.ru*

Изучена взаимосвязь особенностей сезонного развития 213 видов растений с результатами их интродукции в условия южной тайги. С увеличением длительности периода их вегетации статистически достоверно повышалась успешность интродукции. Наиболее перспективны весенне-летне-осенне-зимнезеленые виды: у них наблюдались более интенсивное семенное и вегетативное размножение, повышенная длительность цветения. Наиболее высокая интродукционная перспективность видов с ранним началом вегетации (во второй-третьей декадах апреля), ранним началом цветения (в мае) и длительным цветением (более двух месяцев). У инорайонных видов вегетация, цветение и созревание семян начинались достоверно позже, чем у видов местной флоры. У видов, произрастающих в природе в более суровых природно-климатических условиях, эти фенофазы в условиях интродукции начинались в более ранние сроки.

**Ключевые слова:** *сезонное развитие, феноритмика, перспективность интродукции, начало вегетации, начало цветения, длительность цветения, начало созревания семян.*

**THE RELATIONSHIP OF THE FEATURES OF THE SEASONAL  
PLANTS DEVELOPMENT WITH THE RESULTS OF THEIR INTRODUCTION  
IN THE CONDITIONS OF THE MIDDLE URALS**

**E.S. Vasfilova**

*Institute Botanic Garden, UrB RAS,  
620144, Yekaterinburg, 8<sup>th</sup> Marth str., 202a, e-mail: euvas@mail.ru*

The relationship between the seasonal development features of 213 plant species introduced into the conditions of the southern taiga and the results of their introduction was studied. With the increase of the duration of vegetational period the success of the introduction of species was statistically significantly rised. Spring-summer-autumn-winter-green species were the most promising: in these species the more intensive seed and vegetative reproduction and increased duration of flowering were observed. The prospectivity of introduction of species with early start of growing season (in the second and third decades of April), flowering (in May) and with long flowering (more than two months) was the highest. In species from another regions the regrowth of plants, flowering and seed ripening were beginning significantly later than in species of local flora. In species growing in nature in more severe climatic conditions, these phenophases under conditions of introduction were beginning earlier.

**Key words:** *seasonal development, phenological rhythemics, prospectivity of introduction, the beginning of the growing season, the beginning of flowering, the duration of flowering, the beginning of seed ripening.*

**ВВЕДЕНИЕ**

Неотъемлемым свойством растения является ритмичность его роста и развития. Как отмечал И.Г. Серебряков (1966), признаки годичного ритма роста и развития растений обусловлены внутренними закономерностями, а соответствие ритмики климатическим условиям конкретного региона вырабатывается в процессе исторического приспособления растений к меняющимся условиям среды. Наследственно закрепленный ритм развития и приспособление к внешним условиям среды

находятся в единстве у растений в природных условиях. Но при интродукции растений они нередко вступают в противоречие. По мнению Т.В. Шулькиной (1987), ритм развития растения является главным критерием, определяющим результат его успешности при интродукции. Как считал В.Н. Ворошилов (1960), наиболее успешно адаптируются те растения, у которых эндогенный ритм развития преобладает над приспособлениями к факторам внешней среды (температуре, свету

и др.). В интродукционных исследованиях важное значение имеют фенологические наблюдения, т. е. интегральная визуально регистрируемая реакция растений на интегральное же воздействие условий среды при сезонном изменении последних (Головкин, 1988). Данные фенологических наблюдений в комплексе с другими характеристиками дают возможность объективно оценивать результаты интродукции конкретных видов. Исследование се-

зонных ритмических процессов у многолетних растений позволяет судить о степени их устойчивости в природно-климатических условиях интродукционного пункта и перспективах их культивирования (Скворцов, 1996).

Цель настоящего исследования – проанализировать особенности сезонного развития ряда видов лекарственных растений, интродуцированных в условия южной тайги Среднего Урала.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работа проводилась в Ботаническом саду Уральского отделения РАН (г. Екатеринбург) с 1984 по 2017 г. Климат этого региона умеренно континентальный, с суровыми зимами и коротким летом (Климат..., 1981). Средняя температура января составляет  $-15.3$  °С; средняя температура июля  $+17.4$  °С. Продолжительность безморозного периода 100–105 дней. Среднегодовое количество осадков 465 мм.

Проанализированы результаты интродукции 213 видов, выращивавшихся в открытом грунте. Изучались как инорайонные виды, с природными ареалами, расположенными за пределами региона интродукции (114 видов), так и виды местной флоры, в том числе редкие и заносные (99 видов). Интродукционную перспективность вида определяли, используя следующие шесть показателей: семенное воспроизводство (наличие, регулярность, интенсивность плодоношения и самосева); естественное вегетативное размножение в условиях культуры; мощность развития растений (высота особей, размеры побегов) по сравнению с естественными условиями обитания; поражаемость вредителями и болезнями; устойчивость по отношению к неблагоприятным факторам среды (оценивавшуюся по величине зимнего выппада); длительность существования вида в условиях интродукции. Каждый показатель оценивали по трехбалльной шкале (Васфилова, 2011). В результате суммирования баллов по всем показателям получали интегральную

оценку перспективности интродукции. Однако в интродукционный эксперимент брались не только многолетники, но также одно- и двулетники, у которых отсутствовало вегетативное размножение; кроме того, у однолетних растений не оценивали зимостойкость. В связи с этим число изучавшихся показателей у одно-, дву- и многолетников оказалось разным, и использование суммарной балльной оценки было бы некорректным. Поэтому ее нормировали, т. е. делили на число изучавшихся показателей (6 – для многолетников, 5 – для двулетников, 4 – для однолетников) и получали средний балл интродукционной перспективности (СБИП), который и использовали для оценки результата интродукции. Для выяснения влияния особенностей сезонного развития изученных видов на результат их интродукции применяли однофакторный дисперсионный анализ с использованием программы STATISTICA для Windows 6.0. В качестве факторов (независимых переменных) рассматривали феноритмотипы изученных видов и сроки наступления основных фенофаз; в качестве зависимых переменных – СБИП и составляющие его показатели. Для оценки влияния факторов использовали также непараметрический критерий Краскела–Уоллиса, позволяющий обрабатывать данные выборки малого объема, с неизвестным типом распределения. Влияние фактора признавалось достоверным, если оно подтверждалось и параметрическим, и непараметрическим методами.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Анализ феноритмотипов

Феноритмотипы – группы растений с одинаковой длительностью и сходными сроками начала и конца вегетации, а также с одинаковым направлением смен основных фенологических состояний: вегетации и покоя (Борисова, 1972). Они отражают не только приспособления растений к современному климатическому, почвенно-эдафическому и фитоценотическому условиям, но и эволюционную историю таксонов (Шорина, 2015). В соответствии с классификациями В.Н. Голубева (1965), И.В. Борисовой (1972), изученные виды, по

особенностям своего роста и развития в условиях интродукции были отнесены к следующим пяти феноритмотипам:

1. Коротковегетирующие: летне-осеннезеленые с зимне-весенним покоем (*Ammi majus* L., *Astragalus dasyanthus* Pall., *Glycyrrhiza pallidiflora* Maxim. и др.).

2. Со средней продолжительностью вегетации:

2.1. Весенне-летнезеленые, у которых вегетация заканчивается в начале осени (*Adonis vernalis* L., *Veratrum lobelianum* Bernh., *Ziziphora tenuior* L. и др.).

2.2. Весенне-летне-осеннезеленые, с периодом зимнего покоя (*Lamium album* L., *Matricaria chamomilla* L., *Peucedanum morisonii* Besser и др.).

3. Длительно вегетирующие, у которых зеленые листья сохраняются круглый год. Эта группа подразделена на две подгруппы:

3.1. Факультативно зимнезеленые, у которых развитые зеленые листья сохраняются не каждую зиму (*Achillea millefolium* L., *Galium verum* L., *Potentilla alba* L. и др.).

3.2. Облигатно зимнезеленые (*Antennaria dioica* (L.) Gaertn., *Chelidonium majus* L., *Vinca minor* L. и др.).

Установлено, что характер феноритмотипа оказывает статистически достоверное влияние на результат интродукции. В табл. 1 приведены данные об уровнях значимости влияния этого фактора на интродукционную перспективность и составляющие ее показатели. Наиболее низка интродукционная перспективность у летне-осенних видов – самая короткая продолжительность вегетации (группа 1). Эта группа характеризовалась пониженной устойчивостью и наименьшей длительностью существования в условиях культуры. У видов с наиболее длинным вегетационным периодом (группы 3.1 и 3.2) наблюдалась более высокая интродукционная перспективность. Облигатным зимнезеленым видам (группа 3.2) свойственна также повышенная способность к вегетативному размножению по сравнению с видами остальных групп. Для факультативно зимнезеленых видов (группа 3.1) характерно наиболее активное семенное размножение.

Известно, что природа зимнезелености может быть различной. С одной стороны, зимнезеленость первична и связана с третичной растительностью, с существованием в условиях теплого и влажного климата – это древний признак. С дру-

гой стороны, зимнезеленость может быть молодым прогрессивным признаком, возникающим вторично, как приспособление к жизни в условиях сурового климата с коротким вегетационным периодом, со снежной и холодной зимой (Серебрякова, 1976; Тюрина, 1978; и др.). Биологическое значение зимнезелености в континентальном климате состоит в том, что сохранение ассимиляционного аппарата в течение зимы позволяет растениям переходить к фотосинтезу весной в максимально короткие сроки (Голубев, 1965). В зоне умеренно холодного климата зимнезеленость обеспечивает переживание неблагоприятного зимнего сезона. P. Saccone et al. (2017) приводят данные о более высокой устойчивости вечнозеленых кустарничков (по сравнению с листопадными), в суровых условиях северной тундры Фенноскандии. Как отмечала Р.А. Карпионова (1985), при интродукции в условия Москвы увеличивалась продолжительность вегетации видов, попадающих в более благоприятные условия по сравнению с природными, и сокращалась вегетация растений, попавших в менее благоприятные условия. По данным Н.С. Даниловой (1996), длительно вегетирующие виды более устойчивы в культуре в условиях Ботанического сада Якутского Института биологии СО РАН. Поскольку в условиях выращивания в подзоне южной тайги наблюдалось повышение интродукционной перспективности зимнезеленых видов по сравнению с видами других феноритмотипов, можно предположить, что в данном случае у большинства видов зимнезеленость носит приспособительный характер к довольно суровым природно-климатическим условиям Среднего Урала.

Полученные результаты показали, что у изученных видов в условиях культуры феноритмотипы достоверно взаимосвязаны с особенностями поясно-зонального распространения и жизненны-

Таблица 1

**Уровни значимости влияния феноритмотипов и сроков наступления основных фенофаз на интродукционную перспективность видов и составляющие ее показатели (по данным дисперсионного анализа)**

Показатель	Феноритмотип	Начало вегетации	Начало цветения	Начало созревания семян
Средний балл интродукционной перспективности	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$
Семенное размножение	$p = 0.000005$	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$
Вегетативное размножение	$p = 0.00409$	$p = 0.0884$	$p = 0.0240^*$	$p = 0.0483^*$
Мощность развития растений	$p = 0.193$	$p = 0.000060$	$p = 0.000011$	$p < 10^{-6}$
Поражаемость вредителями и болезнями	$p = 0.00560$	$p = 0.0744$	$p = 0.651$	$p = 0.856$
Устойчивость	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$	$p < 10^{-6}$
Длительность существования в условиях интродукции	$p = 0.000004$	$p < 10^{-6}$	$p = 0.000387$	$p = 0.00147$

*Примечание.* Жирным шрифтом выделены уровни значимости тех факторов, влияние которых на средний балл интродукционной перспективности и/или составляющий ее показатель оказалось статистически достоверным ( $p < 0.05$ ).

\* В данном случае критерий Unequal N HSD оказался недостоверным для всех попарных сравнений изученных групп видов.

ми формами. Для бореальных, бореально-неморальных и горных видов, обитающих в природе в более суровых климатических условиях, в значительной большей степени характерен длительный вегетационный период (зимнезеленость), чем для видов из субтропических областей. Абсолютное и относительное преобладание вечнозеленых растений в таежных лесах отмечал И.Г. Серебряков (1964); под пологом таежных лесов создаются наиболее благоприятные условия для сохранения вечнозеленых видов, нивелирующие колебания климатических факторов. По данным Т.И. Серебряковой (1976), растения, сохраняющие зеленые листья круглый год, в бореальных типах растительности представлены в большом количестве или преобладают в отличие от аридных областей, которые характеризуются отсутствием или незначительным участием таких видов. Сравнение жизненных форм показало, что у изученных видов зимнезеленость в наибольшей степени свойственна хамефитам и розеточным гемикриптофитам по сравнению с остальными жизненными формами. Это, в частности, соответствует данным Н.С. Даниловой о тесной связи зимнезеленого феноритмотипа с розеточной жизненной формой, наиболее адаптированной к суровым условиям Севера.

#### **Изучение сезонного развития видов**

**Начало вегетации.** Изученные виды по срокам начала вегетации разделены на следующие группы: 1) с ранним началом вегетации (во второй и третьей декадах апреля); 2) со средним началом вегетации (в первой и второй декадах мая); 3) с поздним началом вегетации (в третьей декаде мая–начале июня), 4) виды, не возобновляющиеся самостоятельно (табл. 2). Установлено влияние срока начала вегетации на результат интродукции видов (см. табл. 1). У видов с поздним началом вегетации (группа 3), а также у видов, не способных к самостоятельному возобновлению (группа 4), наиболее низкие интродукционная перспективность и все составляющие ее показатели. У видов с ранним, а также средним возобновлением вегетации (группы 1 и 2) выше средний балл интродукционной перспективности и длительность существования в условиях культуры, повышена устойчивость к неблагоприятным факторам среды (т. е. понижен выпад растений). У видов группы 1 наблюдалась более высокая мощность развития растений по сравнению с природными условиями и наиболее интенсивное семенное размножение. М.В. Репях (2017) отмечает, что раннее начало и окончание вегетации являются надежными признаками относительно высокой зимостойкости древесных растений; позднее начало и завершение вегетации указывают на их низкую зимостойкость. Среди интродуцированных в Уфе видов *Sorbus L.* (Абдуллина, 2013) и интродуцированных в

Республике Коми видов *Spiraea L.* (Смирнова, 2017) виды, рано начинающие вегетацию, также имели повышенную зимостойкость.

Нами выявлена достоверная взаимосвязь между началом вегетации и феноритмотипом: наиболее раннее возобновление вегетации характерно для зимнезеленых видов; наиболее позднее отрастание и появление всходов отмечены у летне-осенних видов. Похожие данные приводит Т.И. Фомина (2016) для Западной Сибири: весенне-летнезеленые виды начинали вегетацию позже, чем виды, зимующие с зелеными листьями. По данным Н.С. Даниловой (2010), в Якутском ботаническом саду (ИБПК СО РАН) наиболее раннее начало вегетации также характерно для растений с вечнозеленым и весенне-летне-осенне-зимнезеленым феноритмотипами, так как ранней весной они выходят из-под снега с зелеными листьями, готовыми к ассимиляции.

Сроки возобновления вегетации, по нашим данным, связаны и с особенностями распространения изученных видов. У инорайонных видов вегетация начиналась позже, чем у видов местной флоры. Наиболее сильно она запаздывала у видов, растущих в субтропическом поясе, а также у видов, распространенных от степной зоны умеренного до субтропического пояса, т. е. наиболее теплолюбивых растений. Раньше прочих начиналось весеннее возобновление у бореальных и бореально-неморальных видов, а также растений горных областей. Таким образом, у видов, произрастающих в более суровых природно-климатических условиях, начало вегетации приходилось на более ранние сроки. По данным Г.Н. Зайцева (1983), между географической широтой ареала и временем наступления фенофаз у растений существует корреляция. По наблюдениям Р.Г. Абдуллиной (2013), среди интродуцированных в Уфе видов *Sorbus L.* наиболее рано начинали вегетацию виды из северной части общего ареала рода либо виды, произрастающие в горных условиях.

Жизненная форма растений также оказала влияние на начало вегетации. У розеточных гемикриптофитов вегетация начиналась раньше, чем у остальных жизненных форм; наиболее сильно запаздывало начало вегетации у терофитов, а также фанерофитов. Это, очевидно, связано с тем, что у розеточных гемикриптофитов генеративная сфера побега сформирована с осени, что обуславливает раннее развитие растений.

**Начало и длительность цветения.** Изученные виды разделены на следующие группы по срокам начала цветения: 1) весенние (май), 2) раннелетние (июнь), 3) летние (июль), 4) позднелетние (август), 5) нецветущие (см. табл. 2). По длительности цветения выделены следующие группы видов: а) с коротким цветением (до одного месяца),

**Распределение изученных видов по группам  
в зависимости от сроков начала вегетации и начала цветения**

Начало вегетации	Начало цветения	Вид
1	2	3
Раннее (во второй и третьей декадах апреля)	Весеннее (в мае)	<i>Adonis vernalis</i> L., <i>Ajuga reptans</i> L., <i>Asarum europaeum</i> L., <i>Bergenia crassifolia</i> (L.) Fritsch., <i>Chelidonium majus</i> L., <i>Cochlearia officinalis</i> L., <i>Convallaria majalis</i> L., <i>Fragaria vesca</i> L., <i>Glechoma hederacea</i> L., <i>Helleborus purpurascens</i> Waldst. et Kit., <i>Lamium album</i> L., <i>Petasites hybridus</i> (L.) Gaertn., B. Mey et Scherb., <i>Potentilla alba</i> L., <i>Primula macrocalyx</i> Bunge, <i>Pulmonaria mollis</i> Wulfen ex Hornem., <i>P. obscura</i> Dumort., <i>Sedum roseum</i> (L.) Scop., <i>Scopolia carniolica</i> Jacq., <i>Vinca minor</i> L., <i>Viola arvensis</i> Murr., <i>V. tricolor</i> L.
	Раннелетнее (в июне)	<i>Anchusa officinalis</i> L., <i>Angelica archangelica</i> L., <i>Antennaria dioica</i> (L.) Gaertn., <i>Armoracia rusticana</i> P.G. Gaertn., B. Mey. et Scherb., <i>Arnica angustifolia</i> Vahl, <i>Asparagus officinalis</i> L., <i>Astragalus glycyphyllos</i> L., <i>Bunias orientalis</i> L., <i>Bupleurum aureum</i> Fisch. ex Hoffm., <i>Carum carvi</i> L., <i>Dasiphora fruticosa</i> (L.) Rydb., <i>Digitalis purpurea</i> L., <i>Drymocallis rupestris</i> (L.) Sojak, <i>Erysimum canescens</i> Roth., <i>E. cheiranthoides</i> L., <i>Euphorbia soongarica</i> Boiss., <i>Filipendula vulgaris</i> Moench, <i>Galega orientalis</i> Lam., <i>Geum aleppicum</i> Jacq., <i>G. urbanum</i> L., <i>Iris pseudacorus</i> L., <i>Leontopodium discolor</i> Beauverd, <i>Leonurus quinquelobatus</i> Gilib., <i>Lithospermum officinale</i> L., <i>Matricaria recutita</i> L., <i>Oenothera biennis</i> L., <i>Paeonia anomala</i> L., <i>Papaver bracteatum</i> Lindl., <i>Persicaria bistorta</i> (L.) Samp., <i>Phlojodicarpus sibiricus</i> (Fisch. ex Spreng.) K.-Pol., <i>Pimpinella saxifraga</i> L., <i>Polemonium caeruleum</i> L., <i>Polygala comosa</i> Schkuhr, <i>Potentilla argentea</i> L., <i>P. erecta</i> (L.) Raesch., <i>P. recta</i> L., <i>Prunella vulgaris</i> L., <i>Rhaponticum carthamoides</i> (Willd.) Iljin, <i>Rheum rhabarbarum</i> L., <i>Rumex confertus</i> Willd., <i>Sedum acre</i> L., <i>Symphytum officinale</i> L., <i>Tanacetum coccineum</i> (Willd.) Grierson, <i>Thymus marschallianus</i> Willd., <i>Tragopogon dubius</i> Scop., <i>Valeriana wolgensis</i> Kazak., <i>Verbascum phoeniceum</i> L., <i>Veronica officinalis</i> L.
	Летнее (в июле)	<i>Achillea millefolium</i> L., <i>Aconitum napellus</i> L., <i>Agrimonia eupatoria</i> L., <i>Artemisia absinthium</i> L., <i>Cichorium intybus</i> L., <i>Conium maculatum</i> L., <i>Delphinium elatum</i> L., <i>Digitalis ciliata</i> Trautv., <i>D. grandiflora</i> Mill., <i>D. lanata</i> Ehrh., <i>Echinops sphaerocephalus</i> L., <i>Eryngium planum</i> L., <i>Filipendula ulmaria</i> (L.) Maxim., <i>Galega officinalis</i> L., <i>Galium verum</i> L., <i>Gentiana lutea</i> L., <i>Glaucium flavum</i> Crantz., <i>Grindelia robusta</i> Nutt., <i>Helichrysum arenarium</i> (L.) Moench, <i>Herniaria glabra</i> L., <i>Humulus lupulus</i> L., <i>Hypericum maculatum</i> Crantz, <i>H. perforatum</i> L., <i>Hyssopus officinalis</i> L., <i>Inula helenium</i> L., <i>I. orientalis</i> Lam., <i>Lavatera thuringiaca</i> L., <i>Levisticum officinale</i> W.D.J. Koch, <i>Lysimachia nummularia</i> L., <i>Malva alcea</i> L., <i>Origanum vulgare</i> L., <i>Papaver somniferum</i> L., <i>Patrinia intermedia</i> (Hornem.) Roem et Schult., <i>Peucedanum morisonii</i> Besser, <i>Pyrethrum corymbosum</i> (L.) Scop., <i>Sanguisorba officinalis</i> L., <i>Sedum maximum</i> (L.) Suter, <i>S. telephium</i> L., <i>Serratula coronata</i> L., <i>Seseli libanotis</i> (L.) W.D.J. Koch, <i>Silene chalcedonica</i> (L.) E.H.L. Krause, <i>Stachys betoniciflora</i> Rupr., <i>S. germanica</i> L., <i>Tanacetum parthenifolium</i> (Willd.) Sch. Bip., <i>T. pseudachillea</i> C. Winkl., <i>T. vulgare</i> L., <i>Thalictrum flavum</i> L., <i>T. minus</i> L., <i>Thymus pulegioides</i> L., <i>T. talijevii</i> Klokov et Des.-Shost., <i>T. uralensis</i> Klokov, <i>Veratrum nigrum</i> L., <i>Verbascum densiflorum</i> Bertol., <i>V. nigrum</i> L., <i>V. phlomoides</i> L., <i>Veronica longifolia</i> L.
	Позднелетнее (в августе)	<i>Colchicum speciosum</i> Stev., <i>Echinacea purpurea</i> (L.) Moench, <i>Rudbeckia laciniata</i> L., <i>Solidago canadensis</i> L., <i>S. gigantea</i> Aiton
	Нет	<i>Digitalis ferruginea</i> L., <i>Ephedra distachya</i> L.
Среднее (в первой и второй декадах мая)	Весеннее (в мае)	<i>Polygonatum odoratum</i> (Mill.) Druce, <i>Sinopodophyllum hexandrum</i> (Royle) T.S. Ying
	Раннелетнее (в июне)	<i>Arnica chamissonis</i> Less., <i>Astragalus falcatus</i> Lam., <i>A. onobrychis</i> L., <i>Brassica juncea</i> (L.) Czern., <i>Calendula arvensis</i> L., <i>Cynoglossum officinale</i> L., <i>Epilobium angustifolium</i> L., <i>Fumaria officinalis</i> L., <i>Gratiola officinalis</i> L., <i>Lunaria rediviva</i> L., <i>Menispermum dauricum</i> DC., <i>Phlomoides tuberosa</i> (L.) Moench, <i>Schisandra chinensis</i> (Turcz.) Baill., <i>Scrophularia nodosa</i> L., <i>Solanum dulcamara</i> L., <i>Thermopsis lanceolata</i> R. Br., <i>Thymus vulgaris</i> L., <i>Veratrum lobelianum</i> Bernh., <i>Vincetoxicum hircundinaria</i> Medik., <i>Ziziphora tenuior</i> L.
	Летнее (в июле)	<i>Althaea officinalis</i> L., <i>A. taurinensis</i> DC., <i>Aralia elata</i> var. <i>mandshurica</i> (Rupr. et Maxim.) J. Wen, <i>Calendula officinalis</i> L., <i>Campanula rapunculoides</i> L., <i>Codonopsis clematidea</i> (Schrenk) C.B. Clarke, <i>Dioscorea nipponica</i> Makino, <i>Echinacea pallida</i> (Nutt.) Nutt., <i>Eleutherococcus senticosus</i> (Rupr. et Maxim.) Maxim., <i>Glycyrrhiza korshinskyi</i> Grig., <i>Hedysarum alpinum</i> L., <i>Macleaya microcarpa</i> (Maxim.) Fedde, <i>Melilotus officinalis</i> (L.) Pall., <i>Ononis spinosa</i> subsp. <i>hircina</i> (Jacq.) Gams, <i>Papaver rhoeas</i> L., <i>Persicaria maculosa</i> S.F. Gray, <i>Rubia tinctorum</i> L., <i>Rubus caesius</i> L., <i>Scutellaria baicalensis</i> Georgi
Позднелетнее (в августе)	<i>Mentha arvensis</i> L., <i>Stachys affinis</i> Bunge	
Позднее (в третьей декаде мая–начале июня)	Раннелетнее (в июне)	<i>Amorpha fruticosa</i> L., <i>Astragalus dasyanthus</i> Pall., <i>Cotynus coggygria</i> Scop., <i>Hyoscyamus niger</i> L.

1	2	3
Позднее (в третьей декаде мая – начале июня)	Летнее (в июле)	<i>Bidens tripartita</i> L., <i>Borago officinalis</i> L., <i>Bryonia alba</i> L., <i>Bupleurum rotundifolium</i> L., <i>Centaurea cyanus</i> L., <i>Centaureum erythraea</i> Rafn., <i>Datura stramonium</i> L., <i>Desmodium canadense</i> (L.) DC., <i>Flueggea suffruticosa</i> (Pall.) Baill., <i>Glycyrrhiza glabra</i> L., <i>G. uralensis</i> Fisch., <i>Gnaphalium pilulare</i> Wahlenb., <i>Linum usitatissimum</i> L., <i>Lythrum salicaria</i> L., <i>Plantago squalida</i> Salisb., <i>Physalis alkekengi</i> L., <i>Phytolacca americana</i> L., <i>Tribulus terrestris</i> L.
	Позднелетнее (август)	<i>Ammi majus</i> L., <i>Glycyrrhiza pallidiflora</i> Maxim., <i>Helianthus tuberosus</i> L., <i>Melissa officinalis</i> L., <i>Silybum marianum</i> L.
	Нет	<i>Acorus calamus</i> L., <i>Apocynum cannabinum</i> L., <i>Atropa belladonna</i> L.
Виды, не возобновляющиеся самостоятельно	Летнее (в июле)	<i>Nigella damascena</i> L.
	Позднелетнее	<i>Cnicus benedictus</i> L., <i>Foeniculum vulgare</i> Mill., <i>Ricinus communis</i> L.
	Нет	<i>Gomphocarpus fruticosus</i> (L.) W.T. Aiton, <i>Lagochilus inebrians</i> Bunge, <i>Periploca graeca</i> L.

б) со средней длительностью цветения (от одного до двух месяцев), в) длительно цветущие (более двух месяцев) (см. табл. 2). Так же, как и для фактора “начало вегетации”, установлено влияние фактора “начало цветения” на все показатели интродукционной перспективности, кроме интенсивности вегетативного размножения, поражаемости вредителями и болезнями (см. табл. 1). У видов, нецветущих в условиях интродукции на Среднем Урале (группа 5), наблюдалась самая низкая интродукционная перспективность, были снижены: мощность развития растений, длительность существования в коллекции и устойчивость к неблагоприятным факторам среды (повышен зимний выпад). У видов, поздно зацветающих (группа 4), также снижена интродукционная перспективность в целом и длительность существования в коллекции по сравнению с видами, наиболее рано зацветающими (группа 1).

Известно, что температурный режим оказывает влияние на соотношение в фитоценозах видов с разными сроками наступления фенофаз, в частности, начала цветения. Так, по данным F.D. Meng et al. (2017), при более благоприятном температурном режиме (в высотном градиенте) в растительном сообществе снижается число весеннецветущих видов и увеличивается число видов, цветущих в середине лета; при более низких температурах наблюдается обратный эффект. По мнению Н.С. Даниловой (2010), раннее цветение является одной из адаптаций растений к экстремальным климатическим условиям. Очевидно, в нашем исследовании раннее начало вегетации и цветения способствовали более полному использованию природных климатических ресурсов региона интродукции.

В отношении длительности цветения следует отметить, что для видов, цветущих более двух месяцев, характерно более интенсивное семенное размножение по сравнению с видами с меньшей продолжительностью цветения. Мощность развития растений также выше у длительноцветущих видов по сравнению с непродолжительно цветущими

(менее одного месяца). Выявлена взаимосвязь длительности цветения и феноритмотипа: у зимнезеленых видов увеличивается длительность цветения по сравнению с весенне-летними и весенне-летне-осенними видами.

Так же как и начало вегетации, начало цветения растений связано с особенностями распространения изученных видов. У инорайонных видов цветение начиналось достоверно позже, чем у видов местной флоры. Оно запаздывало у видов из субтропических областей, т. е. наиболее теплолюбивых, по сравнению с видами бореальными, неморальными и распространенными в горных областях, зацветающими наиболее рано. Выше нами уже отмечалась аналогичная взаимосвязь срока начала вегетации и особенностей географического распространения видов. Г.Н. Зайцев (1983) приводит данные об отрицательной корреляции между географической широтой ареала и временем зацветания видов жимолости в Ленинграде. Особенности жизненной формы оказались взаимосвязанными с длительностью цветения: минимальная продолжительность цветения свойственна криптофитам и фанерофитам, максимальная – гемикриптофитам и терофитам.

**Начало созревания семян.** По срокам начала созревания семян изученные виды разделены на следующие группы: 1) с летним созреванием (июнь–июль), 2) с позднелетним созреванием (август–начало сентября), 3) с осенним созреванием (середина сентября–октябрь), 4) неплодоносящие. Как и для предыдущих фенологических фаз – “начало вегетации” и “начало цветения” – срок наступления данной фенофазы оказывает значимое влияние на результат интродукции и составляющие показатели, кроме интенсивности вегетативного размножения, поражаемости вредителями и болезнями (см. табл. 1). У видов, неплодоносящих в условиях интродукции (группа 4), так же как и у нецветущих, наблюдалась самая низкая интродукционная перспективность; были снижены мощность развития растений и устойчивость к неблагоприятным факторам среды (повышен выпад).

Длительность существования в условиях культуры у них ниже, чем у видов, семена которых созревают в течение лета (группы 1 и 2). Начало созревания семян достоверно взаимосвязано с началом вегетации растений (коэффициент корреляции Спирмена составляет 0.338,  $p < 0.05$ ) и особенно сильно – с началом их цветения (коэффициент корреляции Спирмена равен 0.674,  $p < 0.05$ ).

Особенности естественного распространения изученных видов также оказывали значимое влияние на наступление фазы плодоношения. У инорайонных видов семена начинали созревать позже, чем у видов местной флоры. У бореальных, бореально-неморальных видов и видов произ-

растающих в горных областях, семена начинали созревать раньше, чем у видов, растущих в субтропическом поясе, а также видов, распространенных от степной зоны умеренного пояса до субтропического пояса, т. е. наиболее теплолюбивых. Аналогичные закономерности наблюдались и для фенофаз “начало отрастания” и “начало цветения”. Следует отметить более раннее начало созревания семян у розеточных гемикриптофитов по сравнению с безрозеточными. Вероятно, это связано с тем, что у розеточных гемикриптофитов генеративные побеги формируются в почках, заложенных осенью предыдущего года (Головкин, 1973).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Результаты анализа особенностей сезонного развития 213 видов растений, интродуцированных в условия южной тайги (Средний Урал), показали, что наибольшая интродукционная перспективность была свойственна весенне-летне-осенне-зимнезеленым видам, т. е. видам с самым длинным вегетационным периодом: *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch., *Digitalis ciliata* Trautv., *Dryocallis rupestris* (L.) Sojak, *Polemonium caeruleum* L. и др. Длительный вегетационный период в значительно большей степени характерен для бореальных, бореально-неморальных и горных видов, обитающих в более суровых климатических условиях, чем для видов из субтропических областей. Зимнезеленость также в наибольшей степени свойственна хамефитам и розеточным гемикриптофитам.

Интродукционная перспективность высока также у видов с ранним началом вегетации (во второй и третьей декадах апреля), цветения (в мае–июне) и продолжительным цветением (более двух месяцев): *Viola tricolor* L., *Potentilla erecta* (L.) Raeusch., *Symphytum officinale* L., *Valeriana wolgensis*

Kazak. и др. У инорайонных видов (*Ammi majus* L., *Silybum marianum* (L.) Gaertn., *Glycyrrhiza pallidiflora* Maxim., *Phytolacca americana* L. и др.) вегетация, цветение и созревание семян начинались позже, чем у видов местной флоры. Более раннее весеннее возобновление, цветение и созревание семян установлены у бореальных и бореально-неморальных видов, а также растений горных областей по сравнению с наиболее теплолюбивыми видами. Раннее начало вегетации характерно, в первую очередь, для розеточных гемикриптофитов; наиболее сильно оно запаздывает у терофитов, а также фанерофитов. Минимальная продолжительность цветения свойственна криптофитам и фанерофитам, максимальная – гемикриптофитам и терофитам.

*Работа выполнена в рамках Государственного задания Ботанического сада УрО РАН “Теоретические и методологические аспекты изучения и оценки адаптации интродуцированных растений природной и культурной флоры”, № АААА-А17-117072810010-4.*

## ЛИТЕРАТУРА

- Абдуллина Р.Г.** Фенологические группы интродуцированных видов рябин (*Sorbus* L.) в г. Уфе / Р.Г. Абдуллина // Науч. ведомости Белгород. гос. ун-та. Сер. Естеств. науки. 2013. Т. 24, № 7. С. 24–27.
- Борисова И.В.** Сезонная динамика растительного сообщества / И.В. Борисова // Полевая геоботаника. Л., 1972. Т. 4. С. 5–94.
- Васфилова Е.С.** Лекарственные и пряно-ароматические растения в условиях интродукции на Среднем Урале / Е.С. Васфилова, Т.А. Воробьева. Екатеринбург, 2011. 246 с.
- Ворошилов В.Н.** Ритм развития у растений / В.Н. Ворошилов. М., 1960. 136 с.
- Головкин Б.Н.** Переселение травянистых многолетников на Полярный Север. Эколого-морфологический анализ / Б.Н. Головкин. Л., 1973. 288 с.
- Головкин Б.Н.** Культурный ареал растений / Б.Н. Головкин. М., 1988. 184 с.
- Голубев В.Н.** Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи / В.Н. Голубев. М., 1965. 298 с.
- Данилова Н.С.** Биологическое разнообразие флоры Якутии – источник интродукции: автореф. дис. ... д-ра биол. наук / Н.С. Данилова. М., 1996. 35 с.
- Данилова Н.С.** Сезонный ритм развития растений природной флоры Якутии в культуре / Н.С. Данилова // Бюл. Главн. бот. сада. 1999. Вып. 178. С. 14–19.
- Данилова Н.С.** Интродукция травянистых розоцветных бассейна Средней Лены / Н.С. Данилова // Вестн. Сев.-Вост. фед. ун-та. 2010. Т. 7, № 4. С. 5–10.

- Зайцев Г.Н.** Оптимум и норма в интродукции растений / Г.Н. Зайцев. М., 1983. 270 с.
- Карписонова Р.А.** Травянистые растения широколиственных лесов СССР: Эколого-флористическая и интродукционная характеристика / Р.А. Карписонова. М., 1985. 206 с.
- Климат Свердловска.** Л., 1981. 191 с.
- Репях М.В.** Выращивание культурных и полукультурных сортов яблони на коллекционном участке Ботанического сада им. В.М. Крутовского / М.В. Репях // Вестн. Краснояр. гос. аграр. ун-та. 2017. № 2 (125). С. 9–14.
- Серебряков И.Г.** Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений / И.Г. Серебряков // Бот. журн. 1966. Т. 51, № 7. С. 923–938.
- Серебряков И.Г.** Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зонах СССР / И.Г. Серебряков // Бюл. Моск. о-ва исп. прир. 1964. Т. 69, вып. 5. С. 62–75.
- Серебрякова Т.И.** Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР / Т.И. Серебрякова // Проблемы экологической морфологии растений. М., 1976. С. 216–239.
- Скворцов А.К.** Интродукция растений и ботанические сады: размышления о прошлом, настоящем и будущем / А.К. Скворцов // Бюл. Главн. бот. сада. 1996. Вып. 173. С. 4–16.
- Смирнова А.Н.** Биоморфологическая характеристика некоторых видов рода *Spiraea* L. в культуре на европейском Северо-Востоке (Республика Коми) / А.Н. Смирнова, К.С. Зайнуллина // Изв. Коми научн. центра УрО РАН. 2017. № 1 (29). С. 28–35.
- Тюрина Е.В.** Интродукция зонтичных в Сибири / Е.В. Тюрина. Новосибирск, 1978. 240 с.
- Фомина Т.И.** Ритмологические особенности видов весенне-летнезеленого феноритмотипа / Т.И. Фомина // Вестн. Алт. гос. аграр. ун-та. 2016. № 3 (137). С. 30–35.
- Шорина Н.И.** О модусах ритмологической эволюции папоротников / Н.И. Шорина, Н.М. Державина // Turczaninowia. 2015. Т. 18, № 1. С. 67–81. <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.18.1.8>
- Шулькина Т.В.** О значении признаков жизненной формы в прогнозировании результатов интродукции травянистых растений / Т.В. Шулькина // Бюл. Главн. бот. сада. 1987. № 145. С. 3–8.
- Meng F.D.** Changes in flowering functional group affect responses of community phenological sequences to temperature change / F.D. Meng, L.L. Jiang, S.J. Cui et al. // Ecology. 2017. V. 98, No. 3. P. 734–740. <https://doi.org/10.1002/ecy.1685>
- Saccone P.** What if plant functional types conceal species-specific responses to environment? Study on arctic shrub communities / P. Saccone, R. Virtanen, K. Hoikka // Ecology. 2017. V. 98, No. 6. P. 1600–1612. <https://doi.org/10.1002/ecy.1817>

Поступила в редакцию 09.01.2020 г.,  
после доработки – 14.01.2020 г.,  
принята к публикации 05.02.2020 г.