

EDN: HZZHYH

УДК 582.475:581.33–021.3(1–924.7)

Ecological Features of Pollen Dispersal in Populations of *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Mountain Crimea

Vladimir P. Koba,
Olesya O. Korenkova* and Nikita A. Makarov
*The Nikitsky Botanical Gardens –
National Scientific Center of the RAS
Russian Federation, Yalta*

Received 19.07.2022, received in revised form 09.03.2023, accepted 27.03.2023

Abstract. Pollen emission and dispersal is the major stage of the reproductive cycle of anemophilous plants critical for sustaining their natural populations. Qualitative and quantitative characteristics of pollen determine the efficiency of seed formation, stability of generational change and maintenance of intraspecific diversity. This paper studies the process of pollen flight in connection with the dynamics of growth conditions in natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains. Methods of forest inventory and phenological observations were used. Some features of the pollen emission phenophase in the western and eastern coastal habitats of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains were revealed. It has been established that in the natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains, the onset of pollination occurs in late April – early May. In the western areas, this process begins earlier in comparison with the eastern ones. It was revealed that the pollination phenophase changes with an increase in the altitude of the forest stands; in the upper zone, it occurs later and increases in duration. The sum of active temperatures above 5° at the beginning of *P. brutia* var. *pityusa* pollination in its coastal growth area varies within 467°–493° in the western territories, and from 418° to 439° in the eastern territories. Based on the analysis of the long-term data on average monthly temperatures in spring, trends to their increase were revealed. The total increase in the average monthly temperature in April was 1.3° in the western territories based on 190 years of observations, and in the eastern territories this parameter has increased by 2.0° over 140 years. A significant change in the temperature regimen within a lifespan of individual trees affects the state and demographic structure of populations. A further increase in temperature can cause phenological divergence – a shift of the bioecological optimums of pollen flight and the receptive phase of the female cone for an unpredictable

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

* Corresponding author E-mail address: o.o.korenkova@mail.ru

ORCID: 0000-0002-2144-0836 (Koba V.); 0000-0001-6482-7312 (Korenkova O.); 0009-0009-0536-4747 (Makarov N.)

time period, which reduces the chances of implementing the subsequent stages of the reproductive cycle. Taking into account these phenomena, a critical situation is currently developing in the eastern part of the natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains.

Keywords: *P. brutia* var. *pityusa*, populations, phenology, pollen, distribution, reproductive system.

Acknowledgements. The work was supported by the Russian Science Foundation grant № 22–24–20128.

Citation: Koba V.P., Korenkova O.O., Makarov N. A. Ecological features of pollen dispersal in populations of *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Mountain Crimea. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2023, 16(2), 164–177.
EDN: HZZHYH



Экологические особенности распространения пыльцы в популяциях *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Горного Крыма

В. П. Коба, О. О. Коренькова, Н. А. Макаров
*Никитский ботанический сад –
Национальный научный центр РАН
Российская Федерация, Ялта*

Аннотация. Вылет и распространение пыльцы является важнейшим этапом репродуктивного цикла различных видов анемофильных растений и играет существенную роль в процессах естественного воспроизводства их природных популяций. Ее качественные и количественные характеристики определяют эффективность формирования семян, стабильность смены поколений и поддержания внутривидового разнообразия. В работе приведены результаты исследований особенностей распространения пыльцы в связи с динамикой условий произрастания в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма. При проведении исследований использовали методы таксации и фенологических наблюдений. Выявлены некоторые особенности прохождения фенофазы пыления в западной и восточной части распространения *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму. Установлено, что в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма начало высыпания и распространения пыльцы происходит в конце апреля – начале мая. В западных территориях произрастания этот процесс начинается раньше в сравнении с восточными. Выявлено изменение фенофазы пыления с увеличением высоты местопроизрастания древостоев, в верхнем поясе она наступает позже и увеличивается по продолжительности. Сумма активных температур выше 5° в период начала пыления в прибрежной зоне произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в западных территориях изменяется в пределах 467°–493°, в восточных варьирует от 418° до 439°. На основе анализа многолетних данных выявлены тенденции повышения среднемесячных температур весеннего периода. Общий рост среднемесячной температуры апреля в течение 190 лет в западных территориях проведения наблюдений составил 1,3°, в восточных этот показатель

за 140 лет увеличился на 2,0°. Значительное изменение температурного режима во временных масштабах, сопоставимых с продолжительностью жизни отдельных деревьев, оказывает влияние на состояние и демографическую структуру популяций. Дальнейший рост температур может вызвать фенологическую дивергенцию – смещение во времени биоэкологических оптимумов лета пыльцы и рецептивной фазы женской шишки на неопределенный срок, что снижает возможности реализации последующих этапов репродуктивного цикла. С учетом данных явлений наиболее кризисная ситуация в настоящее время складывается в восточной части природных популяций *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма.

Ключевые слова: *P. brutia* var. *pityusa*, популяции, фенология, пыльца, распространение, репродуктивная сфера.

Благодарности. Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ № 22–24–20128.

Цитирование: Коба В. П. Экологические особенности распространения пыльцы в популяциях *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba Горного Крыма / В. П. Коба, О. О. Коренькова, Н. А. Макаров // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(2). С. 164–177. EDN: HZZHYH

Введение

Вылет и распространение пыльцы является важнейшим этапом репродуктивного цикла различных видов анемофильных растений и играет существенную роль в процессах естественного воспроизводства их природных популяций. Ее качественные и количественные характеристики определяют эффективность формирования семян, стабильность смены поколений и поддержания внутривидового разнообразия (Sonstebo et al., 2018). Особое значение это имеет для редких и исчезающих видов растений, к которым относится *Pinus brutia* var. *pityusa* (Steven) Silba (Красная книга..., 2008). Произрастая в приморской зоне Черноморского побережья, данный вид, как в прошлом, так и в настоящее время, в значительной степени подвержен негативному антропогенному воздействию. Физическое уничтожение и сокращение площади произрастания оказывают влияние на демографическую структуру и процессы репродукции природных популяций *P. brutia* var. *pityusa*. В настоящее время усиление деструктивных явлений в определенной степени

связано с глобальным изменением климата и техногенным загрязнением природной среды (Vergotti et al., 2019; López-Orozco et al., 2021; Dias et al., 2022).

Изменение погодных условий в период лета пыльцы, их отклонение от нормы, могут оказать существенное влияние на эффективность опыления, снизить возможности успешного развития последующих этапов репродуктивного цикла. Поэтому сегодня важное значение приобретают исследования, связанные с изучением специфики процессов лета пыльцы, продолжительности периода ее пребывания и дальности переноса в воздушной среде. Анализ погодных условий в период лета пыльцы, сравнение их характеристик с многолетними средними показателями позволяют оценить тенденции изменения состояния генеративной сферы растений, развитие которой адаптировано к экологическим условиям естественного ареала произрастания, где флуктуация отдельных факторов не превышает уровень эволюционно сложившейся толерантности индивидов при прохождении отдельных этапов онтогенеза.

Цель исследований состояла в проведении фенологических наблюдений развития мужской репродуктивной сферы, оценке особенностей влияния погодных условий на вылет пыльцы *P. brutia* var. *pityusa* природных популяций Горного Крыма.

Объекты и методы исследования

Исследования проводили в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма в период с 2020 по 2022 гг. Для изучения фенологии пыления с использованием методов лесной таксации (Вагин, Ушаков, 1978; Анучин, 1982) были заложены пробные площади по четырем гипсометрическим профилям в западной части южного макросклона Главной гряды Крымских гор на мысе Айя, в урочищах Аязьма и Батилиман и восточной на г. Караул-Оба и в урочище Новый Свет (рис. 1). В урочище Аязьма пробные площади расположены на высотах 50 м, 180 м, и 290 м н.у.м., в Батилимане – 50 м и 120 м н.у.м.,

на г. Караул-Оба – 40 м, 70 м и 120 м н.у.м., в урочище Новый Свет – 50 м, 100 м и 140 м н.у.м. Все пробные площади имели юго-восточную экспозицию с крутизной склонов 10°–15°.

На пробных площадях было выбрано по 10 модельных деревьев в каждой. В апреле – мае 2022 г. изучали особенности вылета и распространения пыльцы *P. brutia* var. *pityusa* в природных популяциях Горного Крыма. По модельным деревьям анализировали состояние микростробиллов с момента начала их раскрывания до полного высыпания пыльцы. В масштабах насаждений проводили общую оценку фенологии вылета пыльцы (Елагин, 1961). С использованием данных метеорологических станций г. Севастополя и г. Феодосии анализировали влияние погодных условий на фенологию пыления древостоев *P. brutia* var. *pityusa*. Результаты наблюдений обрабатывали, применяя методы вариационной статистики (Лакин, 1990).

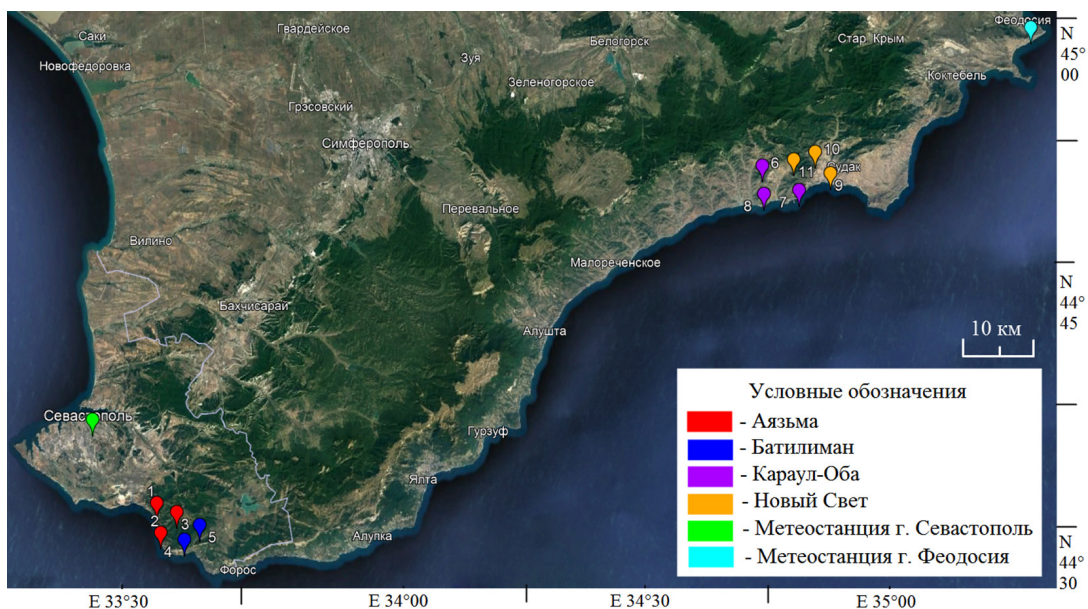


Рис. 1. Карто-схема размещения пробных площадей фенологических наблюдений в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма

Fig. 1. Map of trial plots for phenological observations in populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains

Результаты и обсуждение

Формирование микростробилов и продуцирование пыльцы у *P. brutia* var. *pityusa*, как и у других видов сосен, начинает происходить в возрасте 10–15 лет и продолжается практически до конца жизненного цикла растений, включая синильную стадию онтогенеза (Некрасова, 1957а, 1957б, 1960; Санников, 1992; Николаева, 2002). В природных популяциях наблюдается половой диморфизм по типу сексуализации растений – одни деревья в большей степени формируют микростробилы, другие – мегастробилы. Доля первых в общей структуре составляет 60–70 %, вторых – 20–30 %. При этом растения мужской сексуализации формируют микростробилы на значительной части побегов (50–60 % от общего количества) с достаточно равномерным их распределением по внешней контуре кроны, с некоторым преобладанием с южной ее стороны. Растения женской сексуализации формируют мегастробилы в основном в верхней и средней части кроны. Около 10–15 % деревьев насаждений *P. brutia* var. *pityusa* имеют низкие показатели по образованию как микростробилов, так и мегастробилов. Следует отметить, что проблема полового диморфизма у сосны обыкновенной рассмотрена в работах С. А. Мамаева (1973), Е. Г. Мининой (1975), «Особенности формирования популяции сосны обыкновенной» (1984), В. Л. Черепнина (1980), И. В. Тихоновой (Tikhonova, 2007). Данное явление в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa* малоизученно (Самер и др., 2022).

Специфика полового диморфизма, а также климатические и эдафо-орографические условия произрастания оказывают влияние на развитие репродуктивной сферы *P. brutia* var. *pityusa*. Многолетние наблюдения показали, что наиболее важным фактором, лимитирующим развитие микростробилов у *P. brutia*

var. *pityusa*, является уровень влагообеспеченности деревьев (Коба, 2004, 2005). Влияние данного фактора проявляется в пролонгирующем действии: снижение пыльцевой продуктивности насаждений *P. brutia* var. *pityusa* происходит в последующие годы после засушливого периода. Осцилляция уровня пыльцевой продуктивности *P. brutia* var. *pityusa* определяется 10–12-летним циклом динамики режима увлажненности, который, как считают многие специалисты, связан с изменением солнечной активности (Zhu et al., 2022). Более детальный анализ данного явления требует проведения дополнительных длительных исследований.

Формирование женских генеративных структур в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма характеризуется меньшей стабильностью. Низкий уровень семенной продуктивности может наблюдаться в течение 5–6 лет, когда шишки формируются на отдельных деревьях в небольшом количестве. В целом периодичность массового семеношения составляет 7–8 лет. У *Pinus sylvestris* L. этот период в зависимости от условий произрастания колеблется от 3–4 до 5–6 лет. В реализации процесса формирования семян важное значение имеют два фактора: благоприятные погодные условия в период лета пыльцы и показатели ее качества. Дождливая погода, повышенная влажность и низкая температура воздуха существенно снижают возможности распространения пыльцы, успешного ее попадания в мегастробилы в период рецептивной фазы. Снижение таксационных характеристик и особенно полноты древостоя также негативно влияет на процессы семеношения, что связано с уменьшением вероятности контакта пыльцы с мегастробилами. Средняя высота и диаметр изучаемых насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в урочище Аязьма были $7,4 \pm 0,1$ м и $18,7 \pm 0,2$ см,

возраст – $90,5 \pm 0,5$ лет, полнота – 0,6. В урочище Батилиман данные показатели имели величины: высота – $6,5 \pm 0,1$ м, диаметр – $17,5 \pm 0,3$ см, возраст – $86,3 \pm 0,6$ лет, полнота – 0,4. В восточных территориях, на г. Караул-Оба, средняя высота насаждений составила $4,7 \pm 0,1$ м, диаметр $18,2 \pm 0,2$ см, возраст – $92,1 \pm 0,6$ лет, полнота – 0,3. В урочище Новый Свет данные показатели были: высота – $6,8 \pm 0,1$ м, диаметр – $21,1 \pm 0,4$ см, возраст – $108,2 \pm 0,4$ лет, полнота – 0,5. Очевидно, большая изреженность и фрагментированность насаждений урочища Батилиман и г. Караул-Оба являются главными причинами их низкой семенной продуктивности.

Весной 2022 г. фенологические фазы растрескивания микростробилов и начала вылета пыльцы ранее всего наблюдались в урочище Батилиман. В древостоях нижней границы произрастания *P. brutia* var. *pityusa* на высоте 50 м н.у.м. это явление начиналось 24 апреля (рис. 2). Пыление прошло в течение 4–5 дней. При этом отмечалась достаточно высокая хронологическая синхронность данной фенофазы по отдельным деревьям. В верхней части основного массива насаждений на высоте 120 м н.у.м. вылет пыльцы начался на 4 дня позже и продолжался более длительное

время. Наблюдалось увеличение индивидуальных различий по срокам начала и продолжительности фенофазы пыления. Деревья с шарообразной формой кроны раньше начинали и быстрее завершали пыление в сравнении с деревьями, имеющими форму кроны, которую в той или иной степени можно было характеризовать как пирамидальную.

В урочище Аязьма вылет пыльцы проходил несколько позже. В прибрежной границе древостоев на высоте 50 м н.у.м. первые признаки растрескивания микростробилов и высыпания пыльцы у отдельных деревьев начали проявляться 26 апреля, в центре массива лесов на высоте 180 м н.у.м. данное явление наблюдалось 29 апреля, и позже всего оно проходило в верхней части насаждений *P. brutia* var. *pityusa* на высоте 290 м н.у.м. – 1 мая. При этом с повышением высоты над уровнем моря увеличивалась продолжительность фазы пыления и дифференциация деревьев по срокам начала и длительности пыления. Следует отметить, что если в урочище Батилиман это в большей степени было связано с индивидуальными различиями формы кроны, то в урочище Аязьма более заметное влияние оказывало расположение дерева в пологе древостоя. У деревьев верхнего

Местополож. ПП	Высота н.у.м., м	24.04	25.04	26.04	27.04	28.04	29.04	30.04	01.05	02.05	03.05	04.05	05.05	06.05	07.05	08.05	09.05	10.05	11.05	12.05	13.05	14.05	15.05	
Аязьма	50																							
	180																							
	290																							
ур. Батилиман	50																							
	120																							
г. Караул-Оба	40																							
	70																							
	120																							
Новый Свет	50																							
	100																							
	140																							

Рис. 2. Фенология лета пыльцы в природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма

Fig. 2. Phenology of pollen flight in natural populations of *P. brutia* var. *pityusa* in the Crimean Mountains

яруса в результате увеличения освещенности кроны пыление наступало раньше. Очевидно, в условиях изреженных насаждений урочища Батилиман на открытых пространствах в большей степени реализуется фенотипическое разнообразие деревьев по форме кроны. С увеличением сомкнутости древостоя, при повышении внутривидовой конкуренции, биоэкологическая дифференциация индивидов в основном связана с интенсивностью их роста и развития.

Объясняется это следующим образом. Различия пыльцевого режима отдельных деревьев в условиях открытого пространства эволюционно определяют увеличение гетерогенности в компенсации негативных процессов изреживания древостоев, снижения их численности. Экологическая составляющая возрастания гетерогенности в данной ситуации способствует повышению устойчивости изреженных древостоев к абиотическим факторам, когда при резком нарушении структуры и состава растительного сообщества происходит деградация биоценотической среды и возрастает лимитирующее внешнее воздействие. В древостое с высокой сомкнутостью дифференциация пыльцевого режима в большей степени имеет синэкологическую составляющую в поддержании устойчивого развития популяции, когда приоритет в развитии процессов репродукции имеют индивиды повышенной энергии роста и конкурентного статуса, в большей степени соответствующие биоценотическим условиям произрастания.

В восточной части распространения *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму фенофаза пыления проходила заметно позже. На г. Караул-Оба на высоте 40 м н.у.м. ее начало наблюдалось 4 мая, продолжительность составила 5–6 дней. С увеличением высоты места произрастания растрескивание микростробиллов и высыпание пыльцы происходи-

ло с отставанием 1–2 дня с подъемом по высоте на 40–50 м н.у.м., увеличивалась также продолжительность пыления. Анализ общей динамики фенофазы пыления в масштабах всей территории произрастания *P. brutia* var. *pityusa* на г. Караул-Оба выявил достаточно четко выраженную связь начала и интенсивности лета пыльцы с орографическими характеристиками рельефа. На склонах южной экспозиции повышенной крутизны, где существенно возрастает уровень инсоляции (Антюфеев, 2015; Плугатарь и др., 2015), у деревьев *P. brutia* var. *pityusa* фаза пыления наступает раньше и быстрее завершается. В отдельных локалитетах *P. brutia* var. *pityusa*, сформировавшихся в лощинах и оврагах, процесс пыления несколько задерживается и растянут по времени.

Наиболее поздно пыление проходит в насаждениях урочища Новый Свет. Очевидно, это связано с тем, что основная часть массива древостоев *P. brutia* var. *pityusa* здесь находится в амфитеатре котловины, где микроклиматические условия, прежде всего по температурному режиму, значительно отличаются от г. Караул-Оба. В среднем отставание по высотным поясам начала фазы пыления в урочище Новый Свет составляло 2 суток в сравнении с аналогичными показателями в экотопах г. Караул-Оба. При этом отмечался более равномерный режим прохождения фазы пыления, что связано с достаточно однородными орографическими характеристиками и определенной замкнутостью пространства в условиях котловины, способствующего снижению вариации микроклимата в урочище Новый Свет в сравнении с экотопами г. Караул-Оба.

Как показано во многих исследованиях, начало высыпания пыльцы в значительной степени определяется температурным режимом в период ее созревания (Санников и др.,

2008; Корсакова и др., 2020). С использованием данных метеорологических станций г. Севастополя и г. Феодосии было установлено, что начало фенофазы пыления в прибрежной зоне на высоте 50 м н.у.м. в урочище Аязьма проходило при сумме активных температур выше $5^{\circ} - 493^{\circ}$. В урочище Батилиман на той же высоте над уровнем моря данное явление наблюдалось при 467° . На г. Караул-Оба и в урочище Новый Свет на пробных площадях прибрежной зоны начало фазы пыления проходило при сумме активных температур выше 5° , 418° и 439° соответственно. Таким образом, в условиях восточных территорий произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму, где среднегодовая температура ниже в сравнении с западными (среднегодовая температура в Феодосийском районе на $1,2^{\circ}$ ниже в сравнении с Севастопольским), процессы формирования мужских репродуктивных структур более адаптированы к низким температурам и их развитие проходит при меньшей сумме активных температур, в сравнении с насаждениями западной части. Таким образом, если бы фенофаза на западном и восточном макросклонах наступала при близких суммах активных температур, то различия в сроках между ними были бы еще больше. Адаптация развития генеративной сферы различных видов сосны к температурному режиму конкретных условий произрастания рассмотрена в работах некоторых исследователей (Земляной, 1971; Подгорный, Ругузов, 1979; Некрасова, 1983; Efimov, Komarovskaya, 2015).

Анализируя в целом тепловой режим в весенние месяцы в период лета пыльцы в насаждениях *P. brutia* var. *pityusa*, следует отметить некоторые тенденции изменения температурного фона в последние десятилетия. В западной части произрастания насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму

среднемесячные показатели температур по десятилетиям для апреля характеризуются устойчивой тенденцией роста за последние 190 лет (рис. 3). В третьем десятилетии XIX в. среднемесячная температура апреля составляла $9,5^{\circ}$, в последнем десятилетии нашего столетия она достигла величины $10,8^{\circ}$. В абсолютном выражении данный показатель увеличился на $1,3^{\circ}$, в относительных величинах на 14 %. Если оценивать скорость роста средней температуры апреля, то она составляет $0,07^{\circ}$, или 0,72 % за десятилетие. Для мая данные характеристики имеют не столь устойчивые тенденции увеличения, хотя общий рост средних температур, особенно в последние десятилетия, просматривается достаточно четко.

Для восточных территорий произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму метеонаблюдения охватывают менее длительный период – 140 лет (рис. 4). Однако тенденции, выявленные в западной части распространения *P. brutia* var. *pityusa*, здесь проявляются более значительно. Во второй половине XIX в. среднемесячная температура апреля в восточной части Горного Крыма составляла $9,5^{\circ}$, в последнем десятилетии XXI столетия она была $11,5^{\circ}$. В абсолютном выражении увеличение составило $2,0^{\circ}$, в относительных величинах – 21,1 %. Скорость роста данного показателя за десятилетие составила $0,14^{\circ}$, или 1,51 %, то есть в два раза выше, чем это происходило в западных территориях произрастания *P. brutia* var. *pityusa*. Средние температуры мая, так же как и в западном районе, характеризуются меньшей стабильностью, для них также отмечается достаточно устойчивый рост в последние десятилетия.

Очевидно, столь значительные различия изменения температурного режима изучаемых районов в весенние месяцы связаны с особенностями расположения береговой

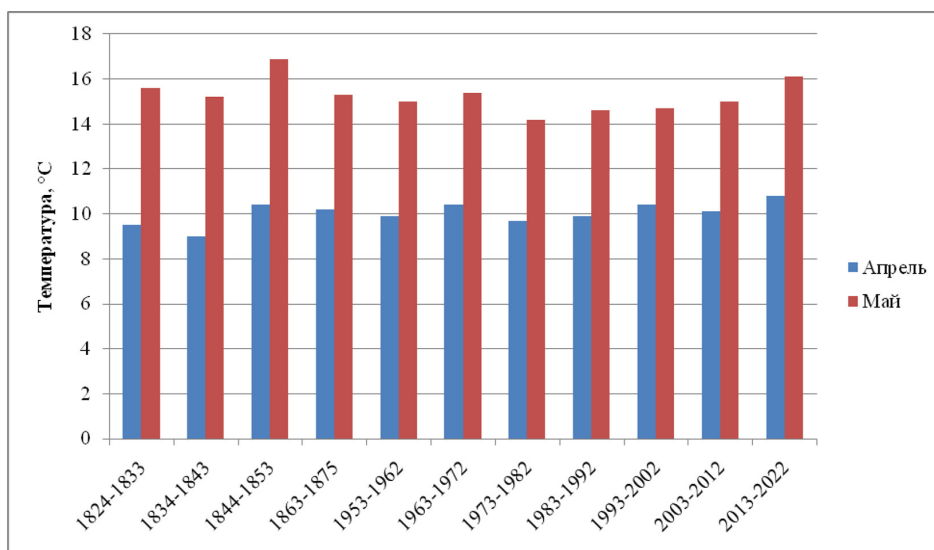


Рис. 3. Среднемесячные показатели температур по десятилетиям в западной части насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму

Fig. 3. Monthly average temperatures over decades in the western part of *P. brutia* var. *pityusa* populations in the Crimean Mountains

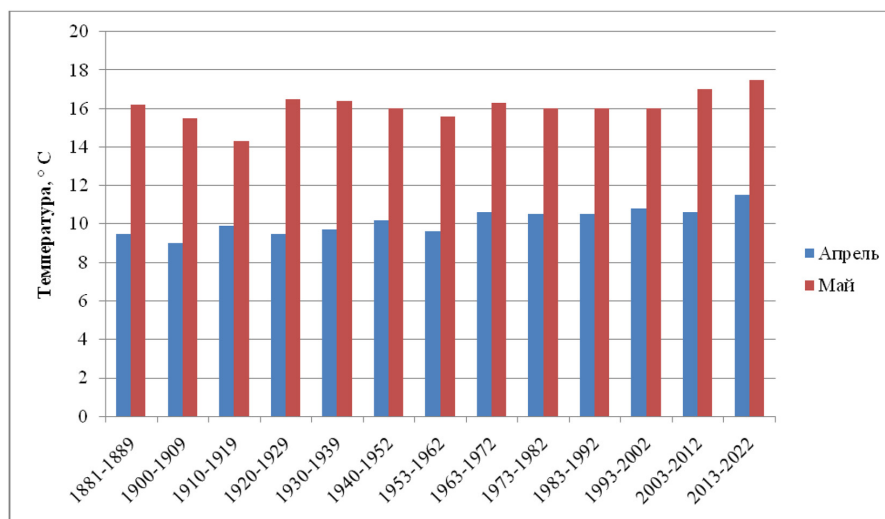


Рис. 4. Среднемесячные показатели температур по десятилетиям в восточной части насаждений *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму

Fig. 4. Average monthly temperatures over decades in the eastern part of *P. brutia* var. *pityusa* populations in the Crimean Mountains

линии Черного моря. Севастопольский район имеет береговую линию, значительно выступающую в море, береговой шельф здесь характеризуется резким увеличением глубин. Весной остывшие в зимний период водные

массы морской среды оказывают значительное влияние на температурный режим прибрежной зоны, снижая уровень и перепады температур. В восточном районе проведения наблюдений подводный рельеф имеет более

пологие склоны, береговая линия изогнута вовнутрь территории полуострова. В целом в восточном Крыму увеличивается континентальность климата (Горбунов и др., 2020). Влияние моря здесь менее значительно, что определяет более высокий уровень флуктуации температур в весенний период.

Анализируя возможные последствия изменения температурного режима для развития генеративной сферы *P. brutia* var. *pityusa*, следует отметить, что данный фактор оказывает наиболее активное влияние на начало и продолжительность лета пыльцы. Значительное его изменение во временных масштабах, сопоставимых с продолжительностью жизни отдельных деревьев, оказывает влияние на состояние и демографическую структуру популяций. В процессе реализации генетической программы онтогенеза в рамках одного поколения резко снижается возможность успешной адаптации популяций к флуктуации факторов внешней среды, уровень которой может превышать эволюционно обусловленную толерантность вида. В данной ситуации механизмы адаптации реализуются в процессе естественного отбора, определяющего выживание индивидов последующих поколений, наиболее соответствующих новым условиям произрастания.

Вторым наиболее важным явлением, связанным с увеличением температур, может быть «хронологический сбой» фенологии пыления и рецептивной фазы женской шишки. Развитие мужской генеративной сферы более чувствительно к действию факторов внешней среды в сравнении с женской (Геодакян, 1977, 1993; Chropenova et al., 2016). При дальнейшем росте температур не исключается временная фенологическая дивергенция, когда формирование мужских репродуктивных структур будет значительно опережать развитие женских, и фенофазы пыления и рецептивного

состояния мегастробилов будут «разведены» во времени настолько, что пыльца в период лета не сможет попасть в еще нераскрывшийся мегастробил. В настоящее время как фактор, снижающий возможности успешного опыления, он, безусловно, действует, хотя бы на уровне смещения во времени биоэкологических оптимумов процесса пыления и рецептивной фазы женской шишки.

Оценивая в целом особенности вылета и распространения пыльцы *P. brutia* var. *pityusa* в Горном Крыму, можно констатировать, что негативные явления в развитии репродуктивной сферы, связанные с выявленной тенденцией повышения температур весеннего периода, в большей степени будут возрастать в восточной части территории ее произрастания. Снижение репродуктивного потенциала при всевозрастающем антропогенном прессинге может привести в достаточно короткий срок к полной деградации и исчезновению насаждений *P. brutia* var. *pityusa* на г. Караул-Оба и в урочище Новый Свет.

Заключение

В природных популяциях *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма начало высывания и распространения пыльцы происходит в конце апреля – начале мая. В западных территориях произрастания этот процесс начинается раньше в сравнении с восточными. Выявлено изменение фенофазы пыления с увеличением высоты местопроизрастания древостоев, в верхнем поясе она наступает позже и увеличивается по продолжительности. Сумма активных температур выше 5° начала пыления в прибрежной зоне произрастания *P. brutia* var. *pityusa* в западных территориях изменяется в пределах 467°–493°, в восточных варьирует от 418° до 439°. На основе анализа многолетних данных

по характеристике среднемесячных температур весеннего периода выявлены тенденции их заметного повышения, особенно в последние десятилетия. Общий рост среднемесячной температуры апреля в течение 190 лет в западных территориях проведения наблюдений составил 1,3°, в восточных этот показатель за 140 лет увеличился на 2,0°. Значительное изменение температурного режима во временных масштабах, сопоставимых с продолжительностью жизни отдельных деревьев, оказывает влияние на состояние

и демографическую структуру популяций. Дальнейший рост температур может вызвать фенологическую дивергенцию – смещение во времени биоэкологических оптимумов лета пыльцы и рецептивной фазы женской шишки на неопределенный срок, что снижает возможности реализации последующих этапов репродуктивного цикла. С учетом данных явлений наиболее кризисная ситуация в настоящее время складывается в восточной части природных популяций *P. brutia* var. *pityusa* Горного Крыма.

Список литературы / References

- Анучин Н. П. (1982) *Лесная таксация*. М., Лесная промышленность, 512 с. [Anuchin N. P. (1982) *Forest inventory*. Moscow, Lesnaya promyshlennost', 512 p. (in Russian)]
- Антуфеев В. В. (2015) Агроклиматический потенциал субтропического садоводства в Крыму. *Известия Оренбургского государственного аграрного университета*, 4: 185–188 [Antyufeev V. V. (2015) Agroclimatic potential of subtropical gardening in Crimea. *News of the Orenburg State Agrarian University* [Izvestiya Orenburgskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta], 4: 185–188 (in Russian)]
- Вагин А. В., Ушаков А. И. (1978) *Лесная таксация и лесоустройство*. М., Лесная промышленность, 368 с. [Vagin A. V., Ushakov A. I. (1978) *Forest inventory and forest management*. Moscow, Lesnaya promyshlennost', 368 p. (in Russian)]
- Геодакян В. А. (1977) Количество пыльцы как показатель эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений. *Доклады Академии наук СССР*, 234(6): 1460–1463 [Geodakyan V. A. (1977) Pollen amount as an indicator of the evolutionary plasticity of cross-pollinating plants. *Reports of the Academy of Sciences of the USSR* [Doklady Akademii nauk SSSR], 234(6): 1460–1463 (in Russian)]
- Геодакян В. А. (1993) Асинхронная асимметрия (половая и латеральная дифференциация-следствие асинхронной эволюции). *Журнал высшей нервной деятельности им. И. П. Павлова*, 43(3): 543–561 [Geodakian V. A. (1993) Asynchronous asymmetry (sexual and lateral differentiation-a consequence of asynchronous evolution). *I. P. Pavlov Journal of Higher Nervous Activity* [Zhurnal vysshei nervnoi deyatelnosti im. I. P. Pavlova], 43(3): 543–561 (in Russian)]
- Горбунов Р. В., Горбунова Т. Ю., Дрыгваль А. В., Табунщик В. А. (2020) Изменение температуры воздуха в Крыму. *Социально-экологические технологии*, 10(3): 370–383 [Gorbunov R. V., Gorbunova T. Yu., Drygval A. V., Tabunshchik V. A. (2020) Change of air temperature in Crimea. *Environment and Human: Ecological Studies* [Sotsial'no-ekologicheskie tekhnologii], 10(3): 370–383 (in Russian)]
- Елагин И. Н. (1961) Методика определения фенологических фаз у хвойных. *Ботанический журнал*, 46(7): 985–992 [Elagin I. N. (1961) Method for determining phenological phases in conifers. *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 46(7): 985–992 (in Russian)]

Земляной А. И. (1971) Особенности микроспорогенеза у кедра сибирского на Алтае. *Известия Сибирского отделения Академии наук СССР. Серия биологических наук*, 15–3: 51–58 [Zemlyanoy A. I. (1971) Microsporogenesis in Siberian stone pine in Altai. *Proceedings of the Academy of Sciences of the USSR. Biological Sciences Series* [Izvestiya Sibirskogo otdeleniya Akademii nauk SSSR. Seriya biologicheskikh nauk], 15–3: 51–58 (in Russian)]

Коба В. П. (2004) Фенология пыления и пыльцевая продуктивность *Pinus pithyusa* Stev. в Южном Крыму. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*, 90: 37–41 [Koba V. P. (2004) Pollination phenology and pollen productivity of *Pinus pithyusa* Stev. in Southern Crimea. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* [Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada], 90: 37–41 (in Russian)]

Коба В. П. (2005) Исследование качества пыльцы *Pinus pithyusa* Stev. в естественных древостоях Южного Крыма. *Цитология и генетика*, 39(2): 34–41 [Koba V. P. (2005) Pollen quality study of *Pinus pithyusa* Stev. in natural forest stands of Southern Crimea. *Cytology and Genetics* [Tsitologiya i genetika], 39(2): 34–41 (in Russian)]

Корсакова С. П., Корсаков П. Б., Багрикова Н. А. (2020) Климатогенные изменения и прогноз сроков пыления *Juniperus deltoides* (Cupressaceae). *Наука Юга России*, 16(3): 40–52 [Korsakova S. P., Korsakov P. B., Bagrikova N. A. (2020) Climatogenic changes and forecast of blooming timing of *Juniperus deltoides* (Cupressaceae). *Science in the South Russia* [Nauka Yuga Rossii], 16(3): 40–52 (in Russian)]

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (2008) 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, 855 с. [Red Book of the Russian Federation (plants and fungi) (2008) Ministry of Natural Resources and Ecology of the Russian Federation; Federal Service for Supervision of Natural Resources; RAS; Russian Botanical Society; M. V. Lomonosov Moscow State University; Main editorial board: Yu. P. Trutnev et al.; Compiler: R. V. Kamelin et al. Moscow, KMK Publishing House, 855 p. (in Russian)]

Лакин Г. Ф. (1990) *Биометрия*. М., Высшая школа, 352 с. [Lakin G. F. (1990) *Biometrics*. Moscow, Vysshaya shkola, 352 p. (in Russian)]

Мамаев С. А. (1973) *Формы внутривидовой изменчивости древесных растений*. М., Наука, 284 с. [Mamaev S. A. (1973) *Forms of intraspecific variability of woody plants*. Moscow, Nauka, 284 p. (in Russian)]

Минина Е. Г. (1975) Пол у сосны обыкновенной. *Вопросы физиологии половой репродукции хвойных*. Красноярск, Институт леса и древесины Сибирского отделения Академии наук СССР, с. 68–89 [Minina E. G. (1975) Scotch pine sexual characteristics. *Problems of physiology of sexual reproduction in conifers*. Krasnoyarsk, Institute of Forest and Wood of the Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences, p. 68–89 (in Russian)]

Некрасова Т. П. (1957а) Семенные годы и проблема прогноза урожаев у хвойных древесных пород. *Труды по лесному хозяйству Западной Сибири. Вып. 3: Экономика лесного хозяйства, лесоведение, лесоводство и агролесомелиорация*. Новосибирск, АН СССР, Западно-Сибирский филиал, Биологический институт; Всесоюзное научно-техническое общество лесной промышленности «НТОЛЕСПРОМ», Новосибирское отделение, с. 185–191 [Nekrasova T. P. (1957a) High

seed productivity years and forecasting yields in conifers. *Proceedings on forestry in Western Siberia. Issue 3: Economics of forest management, forest science, forestry and agroforestry*. Novosibirsk, Academy of Sciences of the USSR, West Siberian Branch, Biological Institute; All-Union Scientific and Technical Society of the Forest Industry "NTOLESPROM", Novosibirsk branch, p. 185–191 (in Russian)]

Некрасова Т.П. (1957б) Урожай семян сосны в засушливых зонах Западной Сибири. *Труды Томского государственного университета*, 141: 86–95 [Nekrasova T.P. (1957b) Pine seed crops in arid zones of Western Siberia. *Proceedings of Tomsk State University* [Trudy Tomskogo gosudarstvennogo universiteta], 141: 86–95 (in Russian)]

Некрасова Т.П. (1960) Плодоношение сосны в Западной Сибири. Новосибирск, СО АН СССР, 131 с. [Nekrasova T.P. (1960) *Pine fruiting in Western Siberia*. Novosibirsk, Siberian Branch of the USSR Academy of Sciences, 131 p. (in Russian)]

Некрасова Т.П. (1983) Пыльца и пыльцевой режим хвойных Сибири. Новосибирск, Наука, Сибирское отделение, 169 с. [Nekrasova T.P. (1983) *Pollen and pollen regimen of Siberian conifers*. Novosibirsk, Nauka, Siberian Branch, 169 p. (in Russian)]

Николаева С. А. (2002) Начальные этапы онтогенеза *Pinus sibirica* (Pinaceae) в условиях средней тайги. *Ботанический журнал*, 87(3): 62–70 [Nikolaeva S. A. (2002) Early stages of *Pinus sibirica* (Pinaceae) ontogenesis in the subzone of middle taiga. *Botanical Journal* [Botanicheskii zhurnal], 87(3): 62–70 (in Russian)]

Особенности формирования популяции сосны обыкновенной (1984) Некрасов В.И. (Отв. ред.) М., Наука, 128 с. [*Scots pine population formation* (1984) Nekrasov V.I. (Ed.) Moscow, Nauka, 128 p. (in Russian)]

Плугатарь Ю.В., Корсакова С.П., Ильницкий О.А. (2015) Экологический мониторинг Южного берега Крыма. Симферополь, ИТ «Ариал», 164 с. [Plugatar Yu. V., Korsakova S.P., Pnitsky O. A. (2015) *Environmental monitoring of the southern coast of Crimea*. Simferopol, ИТ «Ariall», 164 p. (in Russian)]

Подгорный Ю.К., Ругузов И.А. (1979) Особенности микроспорогенеза и развития мужского гаметофита сосны крымской в связи с семеношением и жизнеспособностью популяций. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*, 38: 21–25 [Podgornyy Yu. K., Ruguzov I. A. (1979) Microsporogenesis and male gametophyte development in the Crimean pine in relation to seed production and population sustainability. *Bulletin of the State Nikitsky Botanical Gardens* [Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada], 38: 21–25 (in Russian)]

Самер А., Данилов Д. А., Кази И. А. (2022) Сосна брутийская (*Pinus brutia* Ten) как важный компонент лесов Сирии и стран Восточного Средиземноморья. *Леса России: политика, промышленность, наука, образование: материалы VII Всероссийской научно-технической конференции (Санкт-Петербург, 25–27 мая 2022 года)*. Санкт-Петербург, Санкт-Петербургский государственный лесотехнический университет имени С.М. Кирова, с. 20–22 [Samer A., Danilov D. A., Kazi I. A. (2022) Brutus pine (*Pinus brutia* Ten) as an important component of the Syrian and Eastern Mediterranean forests. *Forests of Russia: politics, industry, science, education: Proceedings of the VII All-Russian Scientific and Technical Conference (St. Petersburg, May 25–27, 2022)*. St. Petersburg, S. M. Kirov St. Petersburg State Forest Engineering University, p. 20–22 (in Russian)]

Санников С.Н. (1992) *Экология и география естественного возобновления сосны обыкновенной*. М., Наука, 345 с. [Sannikov S.N. (1992) *Ecology and geography of natural recovery of Scotch pine*. Moscow, Nauka, 345 p. (in Russian)]

Санников С.Н., Шлапаков П.И., Санникова Н.С. (2008) Фенология пыления – «цветения», генетическая дифференциация разновысотных популяций сосны крымской. *Роль об'єктів ПЗФ у збереженні біорізноманіття*, 144–151 [Sannikov S.N., Shlapakov P.I., Sannikova N.S. (2008) Pollination – “flowering” phenology and genetic differentiation of different height populations of the Crimean pine. *The role of NRF objects in biodiversity conservation* [Rol' ob'ektiv PZF u zberezhenni bioriznomanittya], 144–151 (in Russian)]

Черепнин В.Л. (1980) *Изменчивость семян сосны обыкновенной*. Новосибирск, Наука, 183 с. [Cherepnin V.L. (1980) *Variability of Scots pine seeds*. Novosibirsk, Nauka, 183 p. (in Russian)]

Chropenova M., Greguskova E. K., Karaskova P., Pribylova P., Kukucka P., Barakova D., Cupr P. (2016) Pine needles and pollen grains of *Pinus mugo* Turra – a biomonitoring tool in high mountain habitats identifying environmental contamination. *Ecological Indicators*, 66: 132–142

Dias M. C., Oliveira J. M. P. F., Marum L., Pereira V., Almeida T., Nunes S., Araújo M., Moutinho-Pereira J., Correia C. M., Santos C. (2022) *Pinus elliottii* and *P. elliottii* x *P. caribaea* hybrid differently cope with combined drought and heat episodes. *Industrial Crops and Products*, 176: 114428

Efimov V.V., Komarovskaya O.I. (2015) Breeze circulation in the Crimean region atmosphere. *Physical Oceanography*, 6: 69–78

López-Orozco R., García-Mozo H., Oteros J., Galán C. (2021) Long-term trends in atmospheric *Quercus* pollen related to climate change in southern Spain: a 25-year perspective. *Atmospheric Environment*, 262: 118637

Sonstebo J.H., Tollefsrud M.M., Myking T., Steffenrem A., Nilsen A.E., Edvardsen O.M., Johnskas O.R., El-Kassaby Y. A. (2018) Genetic diversity of Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst.) seed orchard crops: Effects of number of parents, seed year, and pollen contamination. *Forest Ecology and Management*, 411: 132–141

Tikhonova I. V. (2007) Changes in the sex structure of pine populations related to temperature anomalies. *Russian Journal of Ecology*, 38(5): 306–310

Vergotti M.J., Fernández-Martínez M., Kefauver S. C., Janssens I. A., Penuelas J. (2019) Weather and trade-offs between growth and reproduction regulate fruit production in European forests. *Agricultural and Forest Meteorology*, 279: 107711

Zhu P., Jia X., Zhao C., Shao M. (2022) Long-term soil moisture evolution and its driving factors across China's agroecosystems. *Agricultural Water Management*, 269: 107735