

УДК 582.477.6:581.54:574.2
DOI: 10.7868/S25000640200305

КЛИМАТОГЕННЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ И ПРОГНОЗ СРОКОВ ПЫЛЕНИЯ *JUNIPERUS DELTOIDES* (CUPRESSACEAE)

© 2020 г. С.П. Корсакова¹, П.Б. Корсаков^{1,2}, Н.А. Багрикова¹

Аннотация. Проведено исследование климатогенных изменений сезонных ритмов пыления *Juniperus deltoides* R.P. Adams на северной границе ареала и построены прогнозные фенологические модели для определения даты начала массового рассеивания пыльцы. Фенологические наблюдения выполнены в 1974–2020 гг. на территории природного заповедника «Мыс Мартьян» (44°30′–44°31′ с.ш., 34°15′–34°16′ в.д.), расположенного в приморской зоне южного макросклона Крымских гор. Анализ данных показал, что при повышении среднемесячной температуры воздуха в марте на 1 °С отрицательное смещение фенодат начала пыления *J. deltoides* составляет 4 суток. Наибольшее влияние (24 %) на продолжительность лёта пыльцы при совокупном воздействии всех факторов среды оказывает сумма осадков, выпавших во время пыления. При среднемноголетней скорости смещения на 2 суток за 10 лет установлено статистически значимое ($p < 0,001$) ускорение темпов смещения начала и массового пыления за период с 2001 по 2020 г. на более ранние сроки, до 8–9 суток, вследствие роста температур в зимне-весенние месяцы. Выявлена высокая фенологическая пластичность *J. deltoides*, позволяющая приспособиться к условиям современных климатических изменений. Протестировано 7 фенологических моделей. При высокой их адекватности (75–83 % вариации переменной) лучшие результаты прогнозирования показала ансамблевая модель. По результатам модельных расчетов воспроизведены даты начала массового пыления *J. deltoides* за исторический период 1930–1973 гг., а также получены количественные оценки возможного изменения их динамики по климатическим сценариям RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5 на 2021–2099 гг. Установлено, что в ближайшие 20–40 лет ожидаемая величина отрицательного смещения сроков массового лёта пыльцы не превысит 4–5 суток. В ближайшие десятилетия не предполагается ухудшений термических условий в период пыления *J. deltoides*, однако существует вероятность усиления лимитирующего значения влажности воздуха для процесса опыления.

Ключевые слова: можжевельник, продолжительность и ритмика пыления, опылительная капля, изменение климата, фенологические модели, Южный берег Крыма.

CLIMATOGENIC CHANGES AND FORECAST OF BLOOMING TIMING OF *JUNIPERUS DELTOIDES* (CUPRESSACEAE)

S.P. Korsakova¹, P.B. Korsakov^{1,2}, N.A. Bagrikova¹

Abstract. The current study was undertaken to estimate climatogenic changes in seasonal blooming rhythms of *Juniperus deltoides* R.P. Adams at the Northern border area of native distribution of the species as well as to build forecasting phenological models to determine the date of the mass blooming onset. Phenological observations were conducted in 1974–2020 in the “Cape Martyan” nature reserve (44°30′–44°31′N, 34°15′–34°16′E), located in the coastal zone of the southern macroslope of the Crimean mountains. Data analysis showed that the increase of average monthly air temperature in March by 1 °C caused a negative shift of the pollen release onset date of *J. deltoides*, on average, for 4 days. The amount of precipitation during the

¹ Никитский ботанический сад – Национальный научный центр Российской академии наук (Nikita Botanical Gardens – National Scientific Center, Russian Academy of Sciences, Yalta, Russian Federation), Российская Федерация, 298648, г. Ялта, пгт Никита, Никитский спуск, 52, e-mail: korsakova2002@mail.ru

² Крымское управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды, агрометеорологическая станция Никитский сад (Crimean Department of Hydrometeorology and Environmental Monitoring, agrometeorological station Nikitsky Sad, Yalta, Russian Federation), Российская Федерация, 298648, Республика Крым, г. Ялта, пгт Никита

blooming has the greatest influence (24 %) on the duration of pollen flight under the combined influence of all environmental factors. While the average long-term shift rate is 2 days over 10 years, during the period from 2001 to 2020, a statistically significant ($p < 0.001$) acceleration of the blooming onset shifting to an earlier time (8–9 days over 10 years) was observed due to an increase in the winter and spring months temperatures. The high phenological plasticity of *J. deltooides* allowing it to adapt to the conditions of modern climate changes has been revealed. Seven phenological models were tested. With their high adequacy (75–83 % of variables), the ensemble model showed the best forecasting results. Based on the results of modeling, the dates of the mass blooming onset of *J. deltooides* over the historical period 1930–1973 were reproduced, and quantitative estimates of possible changes in their dynamics were obtained for the climate scenarios RCP2.6, RCP4.5 and RCP8.5 for 2021–2099. It is established that in the next 20–40 years, the expected value of negative timing shift of the mass pollen release will not exceed 4–5 days. In the coming decades, the deterioration of thermal conditions during the blooming of *J. deltooides* is not expected, however, there is a possibility of increasing the limiting value of air humidity for the pollination process.

Keywords: juniper, blooming duration and rhythm, pollination drop, climate change, phenological models, Southern coast of the Crimea.

ВВЕДЕНИЕ

Род *Juniperus* L. (Cupressaceae Rich. ex Bartl.) является третьим по величине в классе хвойных (после *Pinus* L. и *Podocarpus* Labill.) и согласно The Plant List [1] включает 75 видов, которые встречаются преимущественно в Северном полушарии от Арктики до субтропических горных районов. Масштабные вырубки лесов, а также распространение засух и интенсификация современного глобального потепления, оказавших за последние десятилетия значительное воздействие на природную среду обитания можжевельников во всех регионах, привели к сокращению ареалов, угрозе исчезновения многих видов *Juniperus* и мест их произрастания [2]. Низкая жизнеспособность их семян и слабая всхожесть [2; 3] ограничивают естественное возобновление и устойчивое положение некоторых видов *Juniperus* в растительных сообществах [2; 4].

Juniperus deltooides R.P. Adams (можжевельник дельтовидный) является одним из пяти видов рода *Juniperus*, естественно произрастающих на Крымском полуострове [5]. Данный вид выделен из *J. oxycedrus* L. на основании молекулярно-генетических, морфологических и биохимических данных [5; 6]. Область его распространения охватывает Восточное Средиземноморье (Италия; от Западных Балкан до Леванта), Северную и Центральную Анатолию, на востоке достигает Северо-Западного Ирана и аридных областей Закавказья, на севере – Крыма и северных склонов Большого Кавказа [6; 7].

В настоящее время в Крыму распространение *J. deltooides* ограничено исключительно горной частью полуострова, преимущественно на заповедных и охраняемых территориях, в том числе в

природном заповеднике «Мыс Мартьян» [3; 8]. Вид внесен в региональные Красные книги Республики Крым и города Севастополя [8; 9].

На Крымском полуострове сообщества с участием *J. deltooides* сильно нарушены человеком, а низкая жизнеспособность его семян, слабое естественное возобновление и реликтовый дизъюнктивный ареал обуславливают повышенную уязвимость вида. Основными лимитирующими факторами успешного возобновления и распространения *J. deltooides* на северной границе ареала в условиях Крыма являются изреженность насаждений вследствие бессистемных вырубок, приведшая к накоплению генетического груза и инбредной депрессии, а также неблагоприятные условия в период опыления [3; 4]. Отсутствие опыления приводит к деструктивному типу развития тканей семязачатков и шишкоягод [4; 10]. В зависимости от генотипа, места произрастания и гидротермических условий года доля полноценных семян от свободного опыления в крымских популяциях *J. deltooides* колеблется от 0,4 до 42,7 % [3].

Одними из важнейших факторов результативного опыления у анемофильных хвойных являются объемы и жизнеспособность продуцируемой пыльцы, сроки раскрытия микроспорангиев, продолжительность периода рассеивания пыльцы, метеоусловия в период пыления, а также эффективность механизмов улавливания пыльцы рецептивными семязачатками [10]. До настоящего времени наименее изученной остается общая динамика пыльцевого режима видов *Juniperus*, которой посвящено всего несколько работ [3; 10; 11]. В отечественной литературе практически отсутствует анализ фено ритмики пыления видов *Juniperus*, охватывающий длитель-

ный временной период в несколько десятилетий, позволяющий выявить взаимосвязь между метеорологическими переменными и сроками пыления растений, оценить реакцию на изменения термического режима и уязвимость по отношению к изменению климата [9]. Исследование данной взаимосвязи представляет также большой интерес для профилактики пыльцевой аллергии, поскольку позволяет строить численные модели, направленные на прогнозирование сроков начала и окончания пыльцевого сезона, его продолжительности и интенсивности [11].

Целью настоящего исследования был анализ климатогенных изменений феноритмов пыления *J. deltooides* на северной границе ареала и построение фенологических моделей для прогнозирования сроков массового наступления фенофазы в условиях Южного берега Крыма.

РАЙОН ИССЛЕДОВАНИЯ, МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования. Исследования проведены в природном заповеднике «Мыс Мартьян» площадью 1,2 км², расположенном в приморской зоне южного макросклона Крымских гор (44°30′–44°31′ с.ш., 34°15′–34°16′ в.д.) в диапазоне высот от 0 до 240 м н.у.м. [8]. Как и на всем Южном берегу Крыма (ЮБК), климат на охраняемой территории относится к субтропическому варианту средиземноморского типа с умеренно жарким засушливым летом, преобладанием осенне-зимних осадков и мягкой зимой с частыми оттепелями и отсутствием периода с устойчивыми среднесуточными температурами ниже 0 °С. Средняя многолетняя годовая температура воздуха между верхней (северной) и нижней (приморской) границами заповедника изменяется от 12,0 до 13,6 °С. Самыми холодными месяцами года являются январь и февраль со средними температурами 3–4 °С. Самые высокие среднемесячные температуры воздуха наблюдаются в июле – августе (23–25 °С). Среднегодовое количество осадков между верхней и нижней границами заповедника уменьшается от 600 до 490 мм [8; 9].

Фенологические и метеорологические данные. Можжевельник дельтовидный – двудомный вид, который представлен в Крыму двумя жизненными формами: деревьями и кустарниками [3]. В заповеднике *J. deltooides* является характерным компонентом подлеска можжевельниковых и дубо-можжевельниковых сообществ [8].

В работе были использованы данные фенологических наблюдений за 1974–2020 гг., выполненных на постоянных объектах и маршруте, проходящем в центральной части заповедника, по программе ведения «Летописи природы» с учетом методических рекомендаций, разработанных в Никитском ботаническом саду – Национальном научном центре для хвойных растений [12]. Накопленной базой данных обеспечивалось соблюдение принципа единственного различия – меняющегося климатического режима местности. При исследовании продолжительности и сезонной ритмики пыления *J. deltooides* регистрировали начало, массовое наступление (начало и конец) и конец фенофазы. Началом фенологической фазы считался тот день, когда она была зафиксирована хотя бы на одном растении, окончанием – день, когда она завершилась у всех растений. Дата массового наступления фазы регистрировалась тогда, когда в нее вступило около 50 % органов не менее чем у 50 % особей. Объем выборки составлял 25 модельных растений.

Для изучения связей между фенологическими и климатическими показателями привлечены данные метеорологических наблюдений агрометеорологической станции Никитский сад (44°31′ с.ш., 34°15′ в.д., высота 208 м н.у.м.), расположенной в 400 м к северо-западу от фенологического маршрута.

Фенологические модели и оптимизация параметров. Для прогноза начала массового пыления применены 7 моделей, описывающих динамику фенологических процессов у древесных растений в зависимости от изменения метеопараметров: четыре однофазные, или температурно-временные, модели, учитывающие только период температурного форсинга (накопления тепла), и три последовательные двухфазные модели, охватывающие поэтапно период охлаждения (яровизации) и температурного форсинга. Было использовано несколько вариантов фенологических моделей, которые различались по уровню сложности и по типам функций реагирования на сигналы внешней среды (температуры, фотопериода).

В однофазных моделях предполагалось, что потребность в воздействии низких температур выполнена или растение не нуждается в яровизации, а массовое пыление наступает в момент времени t_2 , когда суммированные посуточно уровни температурного форсинга (Rf) достигают критического значения F^* :

$$\sum_{t_1}^{t_2} Rf(Tt) \geq F^*, \quad (1)$$

где t_1 и t_2 – даты начала накопления тепла (тепловых единиц) и наступления фенособытия; Tt – среднесуточная температура воздуха, °C; F^* – необходимая сумма тепловых единиц для наступления фенособытия, °C.

Первая модель, GDD [13], описывала линейную реакцию растений на температуру, превышающую базовую (T_b). Вторая модель, BC_{DOY} [14], являлась модифицированным продолжением модели GDD с дополнительным введением связи между удлиненным фотопериодом и усиленным температурным откликом, определяемым экспоненциальной константой (c). Период накопления тепла для моделей GDD и BC_{DOY} начинался от фиксированной даты (1 января). В остальных двух моделях, SIG_{DOY} [15] и UNI_{DOY} [13], отклик фенологических процессов на воздействие температур описывался сигмоидальной функцией с началом от параметризованного дня. Данные однофазные модели содержали от двух (GDD) до пяти (UNI_{DOY}) оптимизируемых параметров.

В двухфазных последовательных моделях предполагалось, что накопление тепла не начнется до тех пор, пока аккумуляция суточных уровней охлаждения (Rc) не достигнет критической для завершения органического покоя суммы единиц охлаждения (C^*):

$$\sum_{t_0}^{t_1} Rc(Tt) \geq C^*,$$

где t_0 и t_1 – даты начала накопления единиц охлаждения и начала температурного форсинга соответственно; Tt – среднесуточная температура воздуха, °C; C^* – необходимая сумма единиц охлаждения для выхода из состояния покоя, °C.

Подсчет сумм накопления единиц охлаждения начинали от фиксированной даты t_0 (1 ноября). Расчет второй фазы модели (температурного форсинга) до наступления фенособытия производили по (1). При этом учитывали обратную экспоненциальную зависимость между потребностью растения в охлаждении и температурном форсинге [16].

В двух моделях (SEQ [17] и $SEQBC_{DOY}$ [16]) скорость охлаждения описывалась треугольной функцией принадлежности и определялась тремя значениями температуры периода охлаждения – минимальной (–3,4 °C), оптимальной и максимальной (10,4 °C) [17]. Уровень форсинга в модели SEQ описывался сигмоидальной функцией [17], в модели $SEQBC_{DOY}$ – линейной BC_{DOY} . Оптимальные температуры для уровня охлаждения, а также

базовые для определения уровня накопления тепла определялись для каждой модели отдельно. Модели содержали пять (SEQ) и шесть ($SEQBC_{DOY}$) оптимизируемых параметров.

Самой сложной из включенных в исследование являлась унифицированная фенологическая модель $UNIChill$ [13], объединяющая последовательно две сигмоидальные функции SIG_{DOY} и UNI_{DOY} , описывающие процессы охлаждения и форсинга. В этой модели необходимо было оптимизировать восемь параметров.

Параметры фенологических моделей были определены эволюционным методом оптимизации с помощью надстройки Microsoft Excel «Поиск решения» (SolveXL) [16].

Для верификации фенологических моделей использованы данные нечетных годов, а для валидации – четных.

Оценку точности аппроксимации моделей осуществляли на основе четырех показателей эффективности: коэффициента детерминации (R^2), корня из среднеквадратичной ошибки (Root Mean Squared Error – RMSE), скорректированного информационного критерия Акаике (AICc) и смещения (Bias – Θ) [16].

Прогнозирование климатогенных сдвигов. Прогнозирование сроков начала массового пыления в историческом и в будущем климате осуществлено по осредненному ансамблю из трех фенологических моделей.

Входными данными ансамблевой модели за исторический период являлись значения среднесуточных температур воздуха с 1930 по 2020 г., измененные на агрометеостанции Никитский сад.

Входные данные среднесуточных температур для модели на будущий климатический период (с 2021 по 2099 г.) были рассчитаны по ансамблю из пяти климатических моделей семейства CMIP5 [16], хорошо воспроизводящих тренды среднегодовой и сезонных температур воздуха, а также суммы температур выше 0 °C для территории Крыма. Затем по климатическим сценариям (RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5) были построены осредненные по 20-летним периодам проекции согласованных изменений термических условий и сроков пыления.

Статистический анализ данных. Обработка и анализ полученных данных выполнены с использованием стандартных методов статистики при помощи программ MS Excel 2010 и Statistica10. Для моделирования и сглаживания двумерных данных использованы методы наименьших квадратов и

Таблица 1. Степень лабильности сроков пыления *J. deltoides* в условиях Южного берега Крыма
Table 1. The instability extent of blooming times of *J. deltoides* under conditions of the Southern coast of Crimea

Период Period	Фаза развития State of development							
	Начало пыления Blooming onset		Начало массового пыления Mass blooming onset		Конец массового пыления Mass blooming end		Конец пыления End of blooming	
	Средняя дата Average date	Δ	Средняя дата Average date	Δ	Средняя дата Average date	Δ	Средняя дата Average date	Δ
1974–2020	18,04 ± 9	0	25,04 ± 9	0	1,05 ± 8	0	5,05 ± 8	0
1974–1980	16,04 ± 7	–2	26,04 ± 5	1	3,05 ± 3	2	6,05 ± 3	1
1981–1990	21,04 ± 11	3	27,04 ± 10	2	2,05 ± 10	1	5,05 ± 10	0
1991–2000	23,04 ± 10	5	29,04 ± 10	4	4,05 ± 10	3	8,05 ± 8	3
2001–2010	20,04 ± 4	2	25,04 ± 5	0	1,05 ± 5	0	5,05 ± 6	0
2011–2020	12,04 ± 9	–6	18,04 ± 9	–7	26,04 ± 7	–5	3,05 ± 7	–2

Примечание. Δ – отклонение от среднего многолетнего (1974–2020 гг.), сутки; \pm – стандартное отклонение, сутки.
Note. Δ – deviation from the long-term average (1974–2020), day; \pm – standard deviation, day.

робастной локально-взвешенной регрессии. Все расчеты осуществляли при заданном уровне значимости $p \leq 0,05$. В таблице 1 представлены средние арифметические значения и их стандартные отклонения.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что приспособление эндогенных ритмов растительного организма к ритмике внешних условий достигается за счет адаптивного смещения фенофаз в соответствии с ритмом сезонных метеорологических процессов. Временной период пыления *J. deltoides* регламентирован прежде всего многолетним годовым ходом среднесуточных температур воздуха и в зависимости от погодных условий года на ЮБК начинается в начале апреля – середине мая [9]. Ко времени начала пыления женские шишки можжевельника уже готовы к восприятию пыльцевых зерен [3; 4]. Рецептивный период в пределах дерева длится 10–14 суток [3].

Для оценки амплитуды и динамики изменчивости (степени лабильности) ритмики пыления *J. deltoides* на фоне современного потепления климата ЮБК расчеты средних дат фенофаз пыления были выполнены за весь имеющийся непрерывный ряд наблюдений с 1974 по 2020 г., а также за отдельные отрезки в течение этого временного интервала. Массовое пыление наступает в среднем через 5–6 суток после начала фенофазы и характеризуется значительной межгодовой вариабельностью

(табл. 1). Вылет пыльцы происходит не одновременно. У единичных мужских особей *J. deltoides* он продолжается в среднем 3–4 суток, а в пределах ценопопуляции – 2–3 недели с колебаниями от 8 до 37 суток (рис. 1). Длительность массового пыления изменяется в диапазоне от 1 до 14 дней и в среднем составляет 6 суток. Средняя многолетняя температура воздуха в период лёта пыльцы составляет 12,8 °С, относительная влажность воздуха – 65 %, сумма осадков – 15 мм.

Анализ данных показал, что за 10-летние временные интервалы отклонения от средней многолетней фенодаты сроков начала и массового пыления как на более раннее время, так и на более позднее составляли 5–7 суток, а завершения рассеивания пыльцы не превышали трех. При этом за весь период наблюдений размах межгодовой изменчивости дат начала и массового пыления достигал 37 суток (04.04.2014 – 11.05.1987 и 08.04.2014 – 15.05.1987 соответственно), конца – 33 суток (22.04.2014 – 25.05.1987). Это обусловлено тем, что начало вылета пыльцы у *J. deltoides* в значительной степени определяется среднесуточными температурами марта ($R^2 = 0,51$; $p < 0,001$), которые на ЮБК характеризуются большой вариабельностью [9].

Нами установлено, что повышение средней мартовской температуры на 1 °С приводит к сдвигу на более ранние сроки начала пыления *J. deltoides* на 4 суток. Анализ тренда динамики климатогенных изменений сроков начала и массового пыления за 1974–2020 гг. показал, что средняя скорость смеще-

ния в сторону более раннего начала фенособытий в этом интервале времени составляет 2 суток за 10 лет. Однако на временном отрезке, охватывающем период 2001–2020 гг., выявлено статистически значимое ($r = -0,68$ и $r = -0,56$; $p < 0,001$) ускорение темпов отрицательного смещения начала данных фенофаз до 8–9 суток за 10 лет вследствие роста температур в зимне-весенние месяцы. За последнее десятилетие в среднем даты начала и массового пыления *J. deltoides* наступали раньше на 6–7 суток. Произошедшие сдвиги фенологических процессов хорошо согласуются с результатами детальных исследований на Южном берегу Крыма динамики временных границ климатических сезонов, проведенных нами ранее [18].

Варьирование в различные временные интервалы величины стандартного отклонения, отражающего степень лабильности ритмики фенологических показателей, от 3 до 11 суток указывает на достаточную пластичность *J. deltoides*, позволяющую приспособиться к условиям современных климатических изменений.

Оценка гидротермических условий за 1974–2020 гг. во время рассеивания пыльцы *J. deltoides* показала, что продолжительность фазы пыления в основном определяется температурным фоном и выпадением осадков. Повышение температуры воздуха на 1 °C приводит к сокращению периода пыления в среднем на 1 сутки, а выпадение осадков в сумме от 3 до 5 мм – на столько же к его пролонгации. Наибольшее влияние на продолжительность лёта пыльцы *J. deltoides* при совокупном воздействии всех факторов оказывает сумма осадков, выпавших в этот период, доля влияния которых составила 24 % ($p < 0,01$). Влияние температур на вариабельность границ периода пыления проявляется слабее ($R^2 = 0,19$; $p < 0,01$). При этом воздействие на длительность фенофазы относительной влажности воздуха в связи с ее невысокой изменчивостью статистически не значимо ($p > 0,05$). Аналогичные результаты были получены и другими авторами, которые также отмечают положительную корреляцию между количеством осадков в течение пыльцевого сезона и его продолжительностью. Дожди прерывают выброс пыльцы и обычно сопровождаются похолоданием, тем самым предотвращая сокращение сроков пыления [11].

В условиях климатической термоаридизации на территории ЮБК в первом двадцатилетии XXI века отмечена тенденция роста продолжительности пыления можжевельника в результате снижения уров-

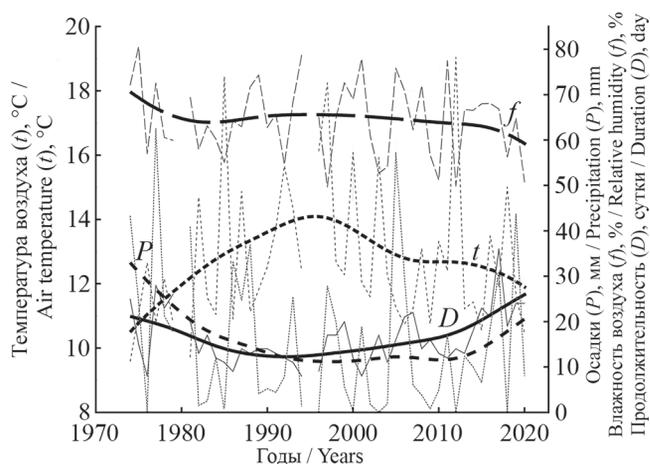


Рис. 1. Гидротермические условия в период пыления *J. deltoides* и его продолжительность.

Fig. 1. Hydrothermal conditions during blooming of *J. deltoides* and its duration.

ня температур при прохождении фенофазы за счет смещения начала вылета пыльцы на более ранние сроки (рис. 1). Выявлено уменьшение количества и частоты выпадения осадков во время пыления, что благоприятно для рассеивания пыльцы. Однако в качестве негативного фактора следует отметить существенное увеличение частоты случаев падения относительной влажности воздуха ниже 50 % в рецептивный период. При сохранении данного тренда на фоне роста температур существует вероятность усиления лимитирующей роли низкой влажности воздуха в процессе опыления у *J. deltoides*.

Существенное влияние на феноритмику развития репродуктивных структур можжевельников, которые в процессе эволюции адаптировались к местному климату, оказывают погодные условия [9; 19]. Наиболее чувствительными и уязвимыми к неблагоприятным внешним воздействиям этапами полового процесса у можжевельников являются активные стадии мейоза микроспороцитов, рецептация и опыление [3; 4; 19].

Активные фазы мейоза (метафаза I и II; анафаза I и II) у *J. deltoides* в Крыму проходят в марте и протекают без нарушений только в определенном диапазоне температур – от 7 до 13 °C [4]. Нарушения в мейозе обусловлены низкими температурами воздуха, что в дальнейшем ведет к дегенерации или стерильности формирующихся пыльцевых зерен. Однако вследствие характерной для данного вида асинхронности протекания мейоза даже в пределах микроспорангия, формируется 81–99 % жизнеспособных пыльцевых зерен. Благодаря этому во всех крымских популяциях *J. deltoides* при любых по-

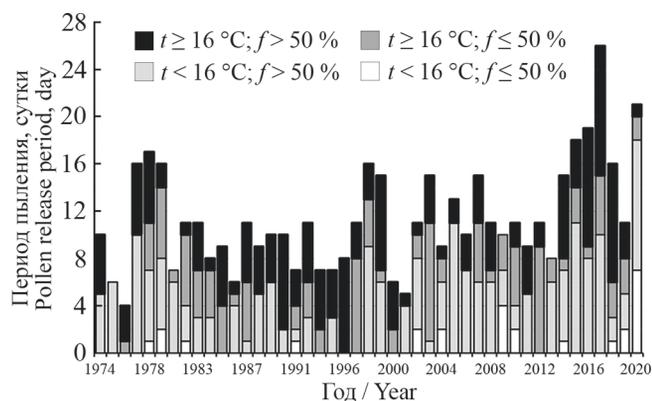


Рис. 2. Распределение гидротермических условий, лимитирующих формирование опылительной капли в период пыления *J. deltooides*.

Fig. 2. Distribution of hydrothermal conditions limiting pollination drop formation during the blooming of *J. deltooides*.

годных условиях ежегодно образуется достаточное количество жизнеспособной пыльцы для опыления семязачатков, и этот фактор не лимитирует формирование полноценных семян [3]. В результате многолетних исследований крымских популяций было установлено, что чаще всего нарушение непрерывности репродуктивного цикла можжевельника дельтовидного в условиях Крыма происходит на фазе опыления в апреле – мае вследствие отсутствия благоприятных для функционирования опылительной капли гидротермических условий: максимальной температуры воздуха не менее 16 °C (среднесуточной – выше 12 °C) и относительной влажности выше 50 % [3; 4]. При понижении температуры воздуха или его относительной влажности даже при обилии жизнеспособной пыльцы семязачатки не опыляются, что в конечном итоге приводит к пустосемянности [3].

При опылении рецептивных семязачатков пыльцой *J. deltooides* (средние размеры его пыльцевых зерен в экзине около 27 мкм) время полной ретракции экссудационного секрета было прямо пропорционально числу пыльцевых зерен и при попадании на опылительную каплю 4 штук составляло 30 минут [3]. По некоторым данным, в благоприятных гидротермических условиях при отсутствии опыления опылительная капля можжевельника функционировала от 5 [10] до 14 [3] суток.

Сопоставив многолетнюю динамику сроков начала массового пыления и завершения рассеивания пыльцы *J. deltooides* с данными агрометеостанции Никитский сад по максимальным суточным температурам воздуха (t) и его относительной влажности (f), можно сделать вывод о том, что в услови-

ях ЮБК наличие необходимых для образования опылительной капли гидротермических условий в среднем наблюдалось только в течение одной трети (34 %) периода пыления (рис. 2).

При средней многолетней продолжительности этого периода 11 суток благоприятных для опыления было около четырех. В остальные дни попадание пыльцевых зерен на нуцеллусы семязачатков было маловероятным. Оценка данных по годам показала, что за анализируемый период неблагоприятные для опыления *J. deltooides* погодные условия на ЮБК наблюдаются один раз в 11 лет, а наиболее благоприятные – один раз в 15 лет. В 37 % лет, или один раз в три года, оптимальные условия для секреторной деятельности клеток нуцеллуса во время пыления наблюдались в течение 1–3 суток. Наиболее часто лимитирующим процесс опыления погодным фактором являлась низкая температура воздуха (39 % случаев). Дни в период пыления, когда при оптимальном температурном фоне относительная влажность воздуха была ниже критических значений, составили 22 %, а сочетающие низкие и температуру воздуха, и его влажность – 5 % (рис. 2).

Выявленные особенности пыления *J. deltooides* показали, что вариативность его феноритмики под влиянием погодных условий в основном обусловлена колебаниями среднесуточных температур воздуха, что и определяет их в качестве главных прогностных и классификационных показателей.

Несмотря на наличие в доступных литературных источниках большого количества экспериментального материала и обобщений по разработке фенологических моделей для хвойных видов растений [13; 17], сведения о прогнозировании сроков пыления *J. deltooides* с целью долгосрочной оценки воздействия на них возможных климатических изменений отсутствуют.

Для подбора наиболее эффективной прогностической модели, адекватно описывающей сезонную фенодинамику можжевельника в зависимости от температуры, на основе данных многолетних наблюдений были оптимизированы параметры семи различных по уровню сложности и типам функций фенологических моделей, обеспечивающих прогноз дат начала массового пыления *J. deltooides* на ЮБК (табл. 2).

Сравнение рассчитанных и измеренных распределений дат наступления фенофазы (рис. 3, 4) позволяет заключить, что все модели удовлетворительно описывают процесс зимне-весеннего развития мужских репродуктивных структур можже-

Таблица 2. Параметры прогнозных моделей фенодат начала массового пыления *J. deltoides* на Южном берегу Крыма
Table 2. The parameters of forecast models of *J. deltoides* mass blossoming onset dates in the Southern coast of Crimea

Параметр Parameter		Фенологическая модель Phenological model						
		GDD	BC _{DOY}	SIG _{DOY}	UNI _{DOY}	SEQ	SEQBC _{DOY}	UNICHill
<i>t</i> 0, дата / <i>t</i> 0, date						01.11	01.11	01.11
<i>T</i> _b , °C		2,3	0,7	10,0	8,9	5,3	4,7	10,9
<i>F</i> [*] , °C		453	686	33	37	115	244	25
<i>T</i> _{opt} , °C						5,0	4,1	1,1
<i>C</i> [*] , °C						30	30	61
<i>t</i> 1, дата / <i>t</i> 1, date		01.01	01.01	10.01	15.01	03.01	05.01	24.01
<i>C</i>			0,782				-0,055	
<i>A</i>				-0,234				-0,247
<i>b</i> 1					-0,016			0,094
<i>b</i> 2					-0,351			-0,995
Результаты верификации / Verification results	<i>N</i>	23	23	23	23	23	23	23
	<i>R</i> ²	0,80	0,83	0,86	0,86	0,71	0,80	0,84
	RMSE, сутки / RMSE, day	4,4	3,6	3,3	3,3	5,5	4,4	3,9
	<i>AIC</i> _c	54	48	46	48	64	61	60
	θ, сутки / θ, day	-1,0	-0,3	-0,6	-0,3	0,4	0,1	0,1
Результаты валидации / Validation results	<i>N</i>	23	23	23	23	23	23	23
	<i>R</i> ²	0,51	0,68	0,69	0,71	0,79	0,72	0,77
	RMSE, сутки / RMSE, day	7,0	5,3	5,2	4,9	4,4	5,0	4,4
	θ, сутки / θ, day	0,7	0,6	1,2	0,6	0,7	0,7	0,7

Примечание. Жирным шрифтом выделены оптимизированные параметры моделей.
Note. Optimized model parameters are highlighted in bold.

вельника, объясняя от 75 до 83 % дисперсии переменной.

Оценка качества моделей на основе четырех базовых критериев показала, что более высокая точность аппроксимации получена при использовании моделей SIG_{DOY}, UNI_{DOY} и UNICHill, описывающих сигмоидальную зависимость динамики фенологических процессов от температуры. По сравнению с моделями GDD, BC_{DOY}, SEQ и SEQBC_{DOY} величины RMSE прогноза при расчетах по этим моделям ниже, различаются несущественно и составляют 3,3–5,2 суток, величина систематического смещения не превышает 0,1–1,2 суток, а значение коэффициента детерминации находится в пределах 0,69–0,86. Наилучшими на основании критерия Акаике признаны модели BC_{DOY}, SIG_{DOY} и UNI_{DOY} с наименьшими его значениями (табл. 2). Результаты валидации оцениваемых моделей показали лучшую точность прогноза, величину подгонки и меньшую величину смещения при использовании моделей SEQ и UNICHill.

Проведенный линейный регрессионный анализ (рис. 3, 4) позволил выявить возможное смещение (систематическую ошибку) прогнозируемых дат пыления по фенологическим моделям в сторону завышенных или заниженных значений. Тестирование моделей показало, что тангенс угла наклона линейной регрессии шести фенологических моделей (GDD, BC_{DOY}, SIG_{DOY}, SEQ, SEQBC_{DOY} и UNICHill) меньше единицы при параметрах сдвига от 4,45 (BC_{DOY}) до 25,54 (GDD), что указывает на то, что при расчетах по этим моделям начало массового пыления при раннем весеннем развитии растений прогнозируется с отставанием, а при позднем – с опережением реального срока наступления фенофазы. В отличие от предыдущих моделей отрицательный сдвиг линии регрессии и тангенс угла наклона несколько более единицы свидетельствуют о том, что в сравнении с фактическими данными прогноз даты пыления по модели UNI_{DOY} при очень раннем весеннем развитии имеет тен-

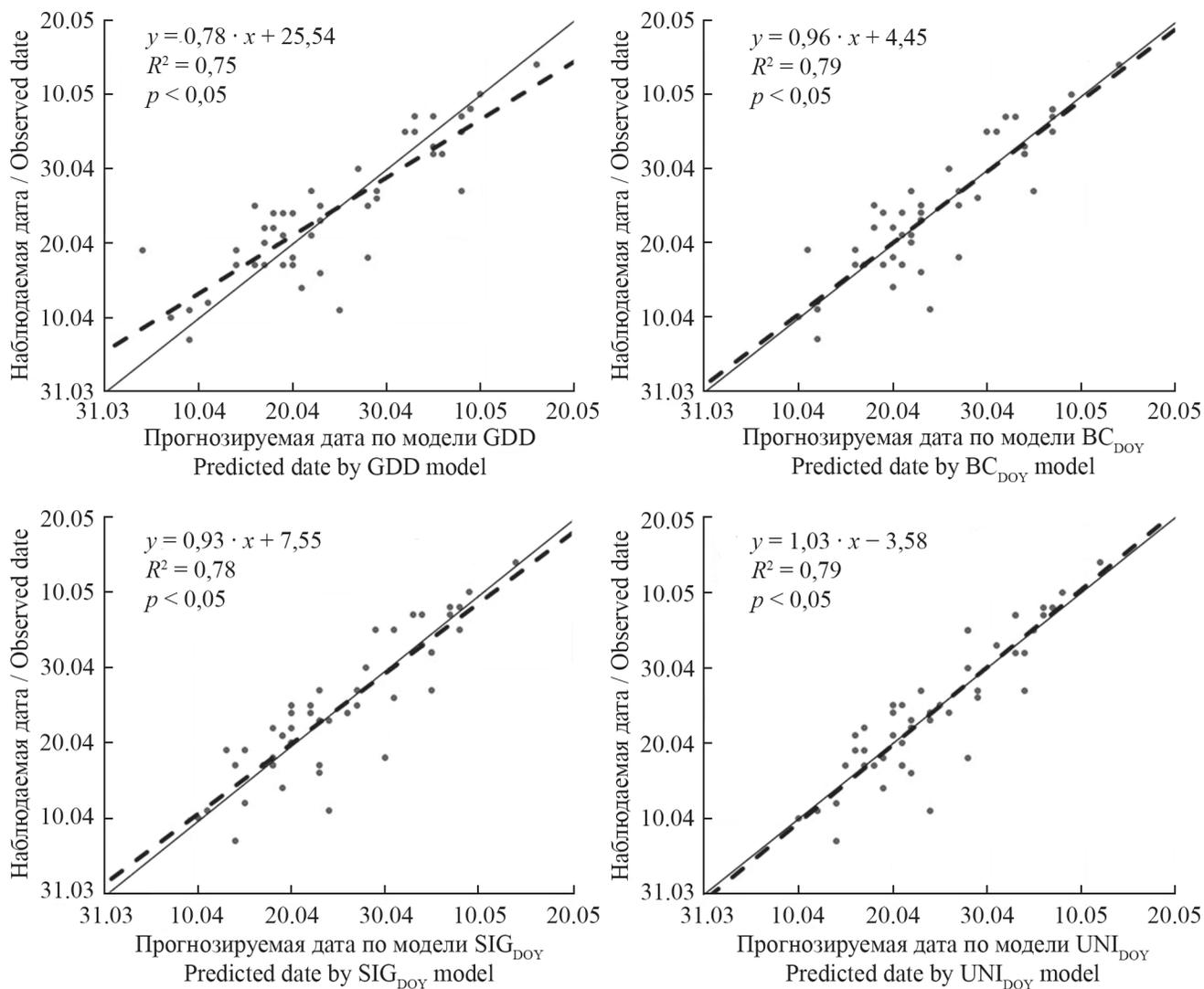


Рис. 3. Наблюдаемые и прогнозируемые по фенологическим моделям даты начала массового пыления *J. deltoides*.
Fig. 3. Observed and predicted by phenological models dates of the mass blossoming onset of *J. deltoides*.

денцию опережения, при позднем развитии – запаздывания.

Итоги оценки качества фенологических моделей и их адекватности выборочным данным по совокупности критериев эффективности указывают на то, что все они описывают межгодовую изменчивость фенодат на хорошем уровне, однако каждая из них имеет сдвиг предсказываемых значений на некоторую величину. Данный факт может способствовать усилению неопределенности при долгосрочной оценке воздействия возможных климатических изменений.

По сравнению с любой отдельной моделью ансамбли из нескольких моделей обычно улучшают прогнозирование, уменьшая смещение и дисперсию, и в контексте фенологии позволяют делать бо-

лее точные прогнозы в условиях отсутствия информации о конкретных физиологических процессах для каждого вида [20].

Путем пошаговой подстановки на основании результатов верификации был определен оптимальный для расчетов проекций фенодат начала массового пыления *J. deltoides* средневзвешенный ансамбль из трех фенологических моделей: BC_{Doy} + UNI_{Doy} + UNIChill (рис. 3, 4). Угол наклона линии регрессии для ансамблевой модели близок к биссектрисе (45°), а сдвиг (–0,29) существенно не отличается от нуля, что подтверждает отсутствие смещения.

С использованием ансамблевой модели временной ряд начала массового пыления был дополнен датами за исторический период 1930–1973 гг., а также по климатическим сценариям RCP2.6, RCP4.5 и

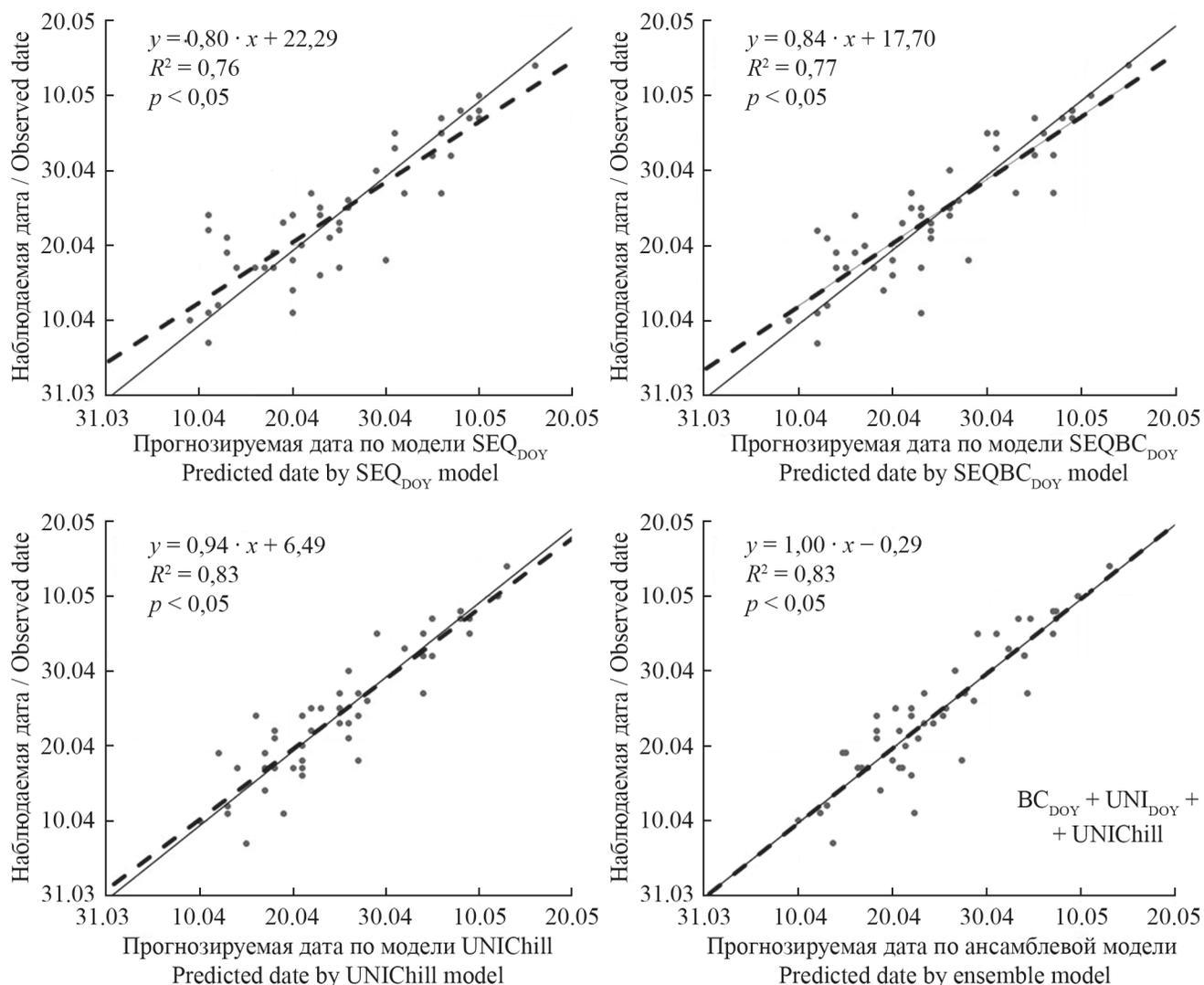


Рис. 4. Наблюдаемые и прогнозируемые по фенологическим моделям даты начала массового пыления *J. deltoides*.
 Fig. 4. Observed and predicted by phenological models dates of the mass blossoming onset of *J. deltoides*.

RCP8.5 построены проекции согласованных изменений климата и массового лёта пыльцы *J. deltoides* на 2021–2099 гг., осредненные по двадцатилетним периодам. Для оценки уязвимости процесса опыления вследствие его прохождения на фоне температур ниже критических значений для секреторной деятельности клеток нуцеллуса были определены даты устойчивого перехода среднесуточных температур воздуха весной через $12\text{ }^{\circ}\text{C}$ за исторический период и ожидаемые по климатическим сценариям в XXI веке (рис. 5).

Результаты расчетов показали, что реакция *J. deltoides* на погодно-климатическую вариативность температур осенне-зимне-весеннего сезона характеризуется тенденцией и темпами, прямо зависящими от скорости их изменения (рис. 5).

При реализации первых двух сценариев (RCP2.6 и RCP4.5), предполагающих небольшое и среднее повышение температур на ЮБК в течение осенних, зимних и весенних сезонов (в среднем на $1\text{--}2\text{ }^{\circ}\text{C}$), ожидается, что величины сдвигов начала пыления на более ранние сроки до конца XXI века составят $5\text{--}11$ суток, а в ближайшие $20\text{--}40$ лет их смещение не превысит $4\text{--}5$ суток. В случае реализации жесткого сценария RCP8.5 в связи с высоким темпом роста температур (при среднем повышении температуры сезонов на $4\text{--}5\text{ }^{\circ}\text{C}$ до конца столетия), существует вероятность отрицательного сдвига фенодат пыления до 20 суток к концу столетия.

При реализации любого из рассмотренных сценариев за исследованный временной период ухудшения термического режима во время пыления

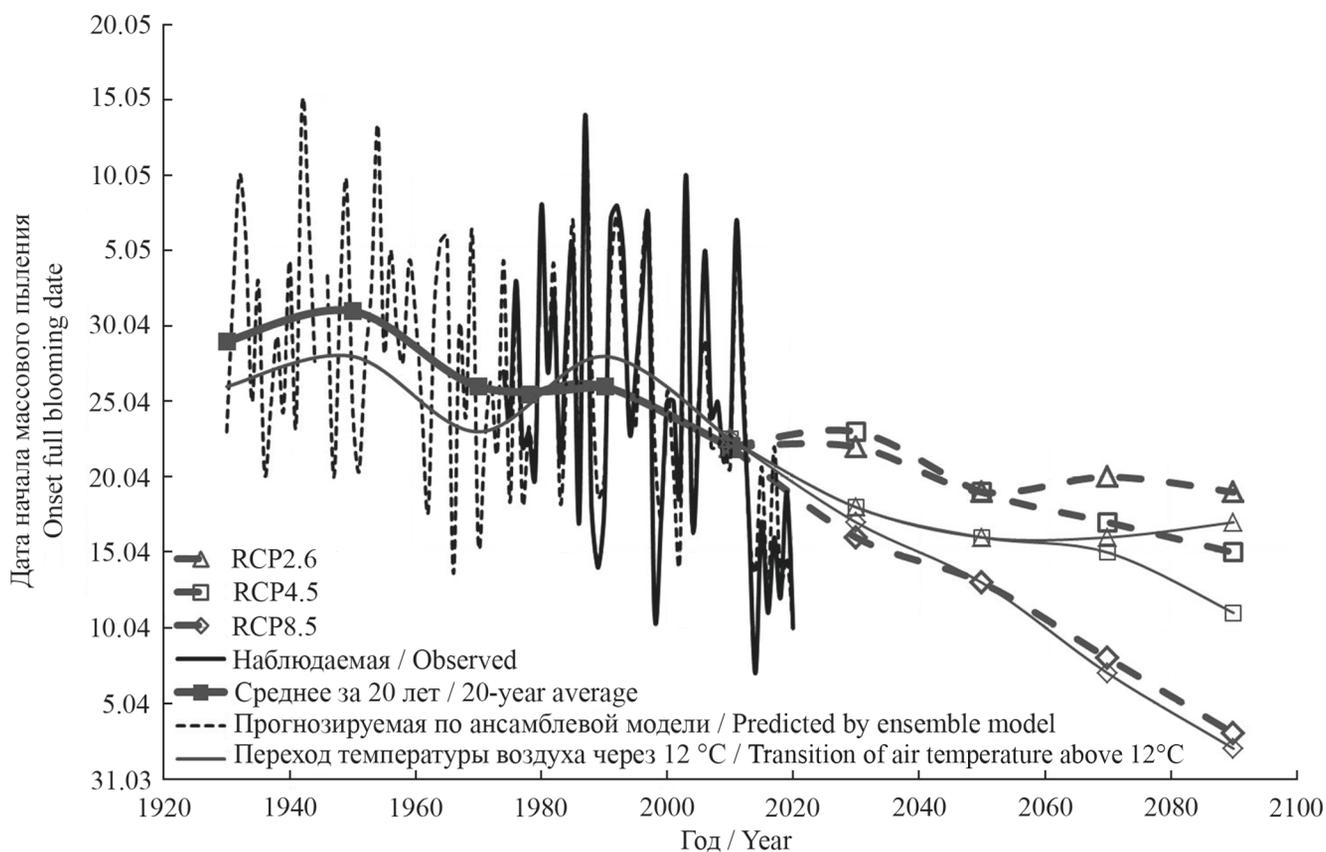


Рис. 5. Наблюдаемые (сплошные линии) и прогнозируемые по ансамблевой модели (пунктирные линии) даты начала массового пыления *J. deltoides* на Южном берегу Крыма при климатических сценариях RCP2.6, RCP4.5 и RCP8.5, а также изменения дат устойчивого перехода температур воздуха через 12 °C весной (тонкие линии).

Fig. 5. Observed (solid lines) and predicted by the ensemble model (dotted lines) *J. deltoides* mass blossoming onset dates in the Southern coast of Crimea under the future climate scenarios RCP2.6, RCP4.5 and RCP8.5, as well as temporary changes in the dates of stable transition of air temperature above 12 °C in spring (thin lines).

J. deltoides не выявлено (рис. 5). Однако с учетом общей тенденции роста температур в апреле – мае [18] существует вероятность повышения частоты неблагоприятных условий для формирования опылительной капли, связанных с низкой относительной влажностью воздуха.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Анализ связей между фенологическими и климатическими показателями позволил выявить характер воздействия межгодовых погодных флуктуаций на климатогенную динамику начала и продолжительности фенофаз пыления *J. deltoides* на северной границе ареала в условиях Южного берега Крыма. Направленные в соответствии с ритмом сезонных метеорологических процессов многолетние смещения сроков наступления фенофаз пыления отражают широкие приспособительные возможности *J. deltoides*, являются показателем высокой устойчивости расте-

ний к факторам среды и снижают их уязвимость к изменениям в глобальной климатической системе.

На основе разработанной нами универсальной методики [16] построены численные модели, с достаточной точностью описывающие процесс зимне-весеннего развития мужских репродуктивных структур *J. deltoides* в зависимости от изменений величин средних суточных температур воздуха. Лучшие результаты аппроксимации получены при использовании функций, описывающих сигмоидальную зависимость динамики фенологических процессов от температуры. Из полученных на одинаковых данных фенологических моделей сформирован оптимальный ансамбль для успешного прогнозирования сроков начала массового пыления в условиях изменения климата.

По результатам модельных расчетов временной ряд за 1930–1973 гг. дополнен данными сроков начала массового пыления в ценопопуляциях *J. deltoides* на территории мыса Мартыян, а также

получены количественные оценки возможного изменения их динамики в течение XXI столетия. Установлено, что в ближайшие 20–40 лет при реализации любого из рассмотренных сценариев ожидаемая величина отрицательного смещения сроков массового лёта пыльцы не превысит 4–5 суток.

С учетом сопряженности динамики фенофаз с вариабельностью температур воздуха весеннего периода в ближайшие десятилетия не предполагается ухудшений термических условий в период пыления *J. deltoides*, однако существует вероятность усиления лимитирующего значения влажности воздуха для процесса опыления.

Достаточно высокая точность данных по температуре воздуха в современных прогнозах погоды позволяет эффективно использовать разработанные модели в целях краткосрочного и среднесрочного прогнозирования сроков пыления можжевельника. Представленная методика оптимизации моделей развития растений может быть применена для любых видов на основе фенологических и метеорологических наблюдений.

Работа выполнена в рамках тем госзадания ФГБУН «НБС-ННЦ» № 0829-2019-0021 и № 0829-2019-0028.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *The Plant List. Version 1.1*. 2013. URL: <http://www.theplantlist.org/> (дата обращения: 20.03.2020).
2. Rodriguez-García E., Olano J.M., Leroux O., Mezquida E.T. 2019. Deciphering the role of reproductive investment, pollination success and predispersal seed predation on reproductive output in *Juniperus thurifera*. *Plant Ecology & Diversity*. 12(1): 37–49. doi: 10.1080/17550874.2018.1549119
3. Ругузова А.И. 2002. Формирование семян и семенная продуктивность у *Juniperus oxycedrus* L. в Крыму. *Научный вестник Чернивецкого университета. Биология*. 145: 121–125.
4. Ругузов И.А., Склонная Л.У., Костина В.П. 1994. Цитоэмбриологические основы сохранения редких видов рода *Juniperus* L. в Крыму. *Украинский ботанический журнал*. 51(2/3): 211–217.
5. Ена А.В. 2012. *Природная флора Крымского полуострова*. Симферополь, Н. Орианда: 232 с.
6. Adams R.P. 2014. Morphological comparison and key to *Juniperus deltoides* and *Juniperus oxycedrus*. *Phytology*. 96(2): 58–62.
7. Boratyński A., Wachowiak W., Dering M., Boratyńska K., Sękiewicz K., Sobierajska K., Jasińska A.K., Klimko M., Montserrat J.M., Romo A., Ok T., Didukh Ya. 2014. The biogeography and genetic relationships of *Juniperus oxycedrus* and related taxa from the Mediterranean and Macaronesian regions. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 174(4): 637–653. doi: 10.1111/boj.12147
8. Плугатарь Ю.В., Багрикова Н.А., Белич Т.В., Костин С.Ю., Крайнюк Е.С., Маслов И.И., Садогурский С.Е., Садогурская С.А., Саркина И.С. 2018. *Природный заповедник «Мыс Мартыан»*. Симферополь, Ариал: 104 с.
9. Корсакова С.П., Саркина И.С., Багрикова Н.А. 2019. Биология опыления *Juniperus excelsa* и *J. deltoides* (Cupressaceae) на Южном берегу Крыма. *Ботанический журнал*. 104(10): 1574–1587. doi: 10.1134/S0006813619100077
10. Сурсо М.В. 2019. Опыление и рост пыльцевых трубок у можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis* L.: Cupressaceae Rich. ex Bartl.). *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*. 12(1): 48–70. doi: 10.17516/1997-1389-0288
11. Sabariego S., Cuesta P., Fernández-González F., Pérez-Badia R. 2012. Models for forecasting airborne Cupressaceae pollen levels in central Spain. *International Journal of Biometeorology*. 56(2): 253–258. doi: 10.1007/s00484-011-0423-8
12. Ярославцев Г.Д., Булыгин Н.Е., Кузнецов С.И., Захаренко Г.С. 1973. *Фенологические наблюдения над хвойными (методические указания)*. Ялта, Никитский ботанический сад: 48 с.
13. Chuine I., Kramer K., Hänninen H. 2003. Plant development models. In: *Phenology: an integrative environmental science*. Milwaukee, Kluwer Press: 217–235. doi: 10.1007/978-94-007-0632-3_14
14. Blümel K., Chmielewski F.-M. 2012. Shortcomings of classical phenological forcing models and a way to overcome them. *Agricultural and Forest Meteorology*. 164: 10–19. doi: 10.1016/j.agrformet.2012.05.001
15. Migliavacca M., Sonnentag O., Keenan T.F., Cescatti A., O’Keefe J., Richardson A.D. 2012. On the uncertainty of phenological responses to climate change, and implications for a terrestrial biosphere model. *Biogeosciences*. 9(6): 2063–2083. doi: 10.5194/bg-9-2063-2012
16. Корсакова С.П. 2018. Фенологическая реакция *Quercus pubescens* Willd. на климатические изменения в условиях сухих субтропиков. *Труды Карадагской научной станции им. Т.И. Вяземского – природного заповедника РАН*. 2(6): 30–46.
17. Hänninen H. 1990. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forestalia Fennica*. 213: 1–47. doi: 10.14214/aff.7660
18. Корсакова С.П., Корсаков П.Б. 2018. Динамика временных границ климатических сезонов на Южном берегу Крыма в условиях изменения климата. *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада*. 127: 107–115. doi: 10.25684/NBG.boolt.127.2018.15
19. Сурсо М.В. 2018. Адаптация мужской репродуктивной сферы можжевельника обыкновенного к климату. *Лесной журнал*. 6: 57–69. doi: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.57
20. Dormann C.F., Calabrese J.M., Guillera-Arroita G., Matechou E., Bahn V., Bartoň K., Beale C.M., Ciuti S., Elith J., Gerstner K., Guelat J., Keil P., Lahoz-Monfort J.J., Pollock L.J., Reineking B., Roberts D.R., Schröder B.,

Thuiller W., Warton D.I., Wintle B.A., Wood S.N., Wüest R.O., Hartig F. 2018. Model averaging in ecology: A review of bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. *Ecological Monographs*. 88(4): 485–504. doi: 10.1002/ecm.1309

REFERENCES

1. *The Plant List. Version 1.1*. 2013. Available at: <http://www.theplantlist.org/> (accessed 20 March 2020).
2. Rodriguez-García E., Olano J.M., Leroux O., Mezquida E.T. 2019. Deciphering the role of reproductive investment, pollination success and predispersal seed predation on reproductive output in *Juniperus thurifera*. *Plant Ecology & Diversity*. 12(1): 37–49. doi: 10.1080/17550874.2018.1549119
3. Ruguzova A.I. 2002. [Seed formation and seed productivity in *Juniperus oxycedrus* L. in the Crimea]. *Naukovij visnik Chernivec'kogo universitetu. Biologiya*. 145: 121–125. (In Russian).
4. Ruguzov I.A., Sklonnaya L.U., Kostina V.P. 1994. [Cytoembryological principles of conservation, of threatened species of genus *Juniperus* L. in the Crimea]. *Ukrainskij botanicheskij zhurnal*. 51(2/3): 211–217. (In Russian).
5. Yena A.V. 2012. [*Spontaneous flora of the Crimean peninsula*]. Simferopol, N. Orianda: 232 p. (In Russian).
6. Adams R.P. 2014. Morphological comparison and key to *Juniperus deltooides* and *Juniperus oxycedrus*. *Phytology*. 96(2): 58–62.
7. Boratyński A., Wachowiak W., Dering M., Boratyńska K., Sękiewicz K., Sobierajska K., Jasińska A.K., Klimko M., Montserrat J.M., Romo A., Ok T., Didukh Ya. 2014. The biogeography and genetic relationships of *Juniperus oxycedrus* and related taxa from the Mediterranean and Macaronesian regions. *Botanical Journal of the Linnean Society*. 174(4): 637–653. doi: 10.1111/boj.12147
8. Plugatar Yu.V., Bagrikova N.A., Belich T.V., Kostin S.Yu., Krainyuk E.S., Maslov I.I., Sadogurskiy S.E., Sadogurskaya S.A., Sarkina I.S. 2018. *Prirodnyy zapovednik "Mys Mart'yan"*. [*"Cape Martian" Nature Reserve*]. Simferopol, Arial: 104 p. (In Russian).
9. Korsakova S.P., Sarkina I.S., Bagrikova N.A. 2019. [Pollination biology of *Juniperus excelsa* and *J. deltooides* (Cupressaceae) in the South Coast of the Crimea]. *Botanicheskii Zhurnal*. 104(10): 1574–1587. (In Russian). doi: 10.1134/S0006813619100077
10. Surso M.V. 2019. [Pollination and growth of pollen tubes in common Juniper (*Juniperus communis* L.: Cupressaceae Rich. ex Bartl.)]. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 12(1): 48–70. (In Russian). doi: 10.17516/1997-1389-0288
11. Sabariego S., Cuesta P., Fernández-González F., Pérez-Badía R. 2012. Models for forecasting airborne Cupressaceae pollen levels in central Spain. *International Journal of Biometeorology*. 56(2): 253–258. doi: 10.1007/s00484-011-0423-8
12. Yaroslavtsev G.D., Bulygin N.E., Kuznetsov S.I., Zakharenko G.S. 1973. *Fenologicheskie nablyudeniya nad khvoynymi (metodicheskie ukazaniya)*. [Phenological observations on conifers (methodological guidelines)]. Yalta, Nikita Botanical Garden: 48 p. (In Russian).
13. Chuine I., Kramer K., Hänninen H. 2003. Plant development models. In: *Phenology: an integrative environmental science*. Milwaukee, Kluwer Press: 217–235. doi: 10.1007/978-94-007-0632-3_14
14. Blümel K., Chmielewski F.-M. 2012. Shortcomings of classical phenological forcing models and a way to overcome them. *Agricultural and Forest Meteorology*. 164: 10–19. doi: 10.1016/j.agrformet.2012.05.001
15. Migliavacca M., Sonnentag O., Keenan T.F., Cescatti A., O'Keefe J., Richardson A.D. 2012. On the uncertainty of phenological responses to climate change, and implications for a terrestrial biosphere model. *Biogeosciences*. 9(6): 2063–2083. doi: 10.5194/bg-9-2063-2012
16. Korsakova S.P. 2018. [Phenological response to the climate change of *Quercus pubescens* Willd. under conditions of dry subtropical]. *Trudy Karadagskoy nauchnoy stantsii im. T.I. Vyazemskogo – prirodnogo zapovednika RAN*. 2(6): 30–46. (In Russian).
17. Hänninen H. 1990. Modelling bud dormancy release in trees from cool and temperate regions. *Acta Forestalia Fennica*. 213: 1–47. doi: 10.14214/aff.7660
18. Korsakova S.P., Korsakov P.B. 2018. [Dynamics in the temporal boundaries of climatic seasons in the Southern Coast of the Crimea under climate change]. *Byulleten' Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada*. 127: 107–115. (In Russian). doi: 10.25684/NBG.boolt.127.2018.15
19. Surso M.V. 2018. [Adaptation of male reproductive sphere of common juniper to climate]. *Lesnoy Zhurnal*. 6: 57–69. (In Russian). doi: 10.17238/issn0536-1036.2018.6.57
20. Dormann C.F., Calabrese J.M., Guillera-Aroita G., Matechou E., Bahn V., Bartoň K., Beale C.M., Ciuti S., Elith J., Gerstner K., Guelat J., Keil P., Lahoz-Monfort J.J., Pollock L.J., Reineking B., Roberts D.R., Schröder B., Thuiller W., Warton D.I., Wintle B.A., Wood S.N., Wüest R.O., Hartig F. 2018. Model averaging in ecology: A review of bayesian, information-theoretic, and tactical approaches for predictive inference. *Ecological Monographs*. 88(4): 485–504. doi: 10.1002/ecm.1309

Поступила 28.08.2020