

Т Р У Д Ы
Чаткальского
биосферного
государственного
заповедника

МИНИСТЕРСТВО ПРИРОДОПОЛЬЗОВАНИЯ И ОХРАНЫ
ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ СССР

ТРУДЫ
ЧАТКАЛЬСКОГО БИОСФЕРНОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

Выпуск 4

Ю. С. ЛЫНОВ

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ
И СТРУКТУРА СЕЗОННОСТИ
ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ
(НА ПРИМЕРЕ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ)

Ленинград Гидрометеиздат 1991

Рецензенты:

д-р геогр. наук, проф. А. Г. Исаченко,
канд. биол. наук С. В. Щеголева

Дана характеристика сезонов и подсезонов с использованием материалов полевых наблюдений в среднегорном и высокогорном поясах Сары-Челекского и Чаткальского (Западный Тянь-Шань) заповедников и частично заповедника «Рамит» (Памиро-Алай). Охарактеризовано воздействие основных внешних факторов — термического и увлажнения, а также эндогенных (наследственных) причин применительно к сезонам и субсезонам. Перераспределение условий внешней среды во времени и в пространстве в горной местности следует считать правилом, а не исключением, поэтому потребовался анализ фенологических аномалий и инверсий. Описаны выявленные закономерности, а также особенности сезонного развития растений в связи с их приуроченностью к разным высотным поясам, регионам и широтным зонам.

Книга предназначена для фенологов, биологов, агрометеорологов.

Л $\frac{1805040900-102}{069(02)-91}$ 71-91 (2)

© Чаткальский биосферный государственный заповедник, 1991 г.

ISBN 5-286-00845-3

ПРЕДИСЛОВИЕ

Все времена года бесполезны для пустыни:
каждое приносит ей только муки.

Э. Фромантен. Одно лето в Сахаре

Идёт-гудёт Зеленый Шум!

А. Н. Некрасов

Неотъемлемым свойством ландшафта как природной системы являются закономерно чередующиеся сезонные изменения, воспринимаемые как смена времен года. Ритмичность — общая черта всех действующих систем. Сезонная ритмика захватывает все компоненты ландшафта — рельеф, климат, растительный покров и др., но более всего она проявляется в биоте — мире растений и животных, жизнедеятельность которых необходимо рассматривать как постоянное приспособление к сезонной ритмике абиотических и биотических компонентов природных комплексов, ибо следование ритмическому изменению внешней среды определяет потенциал выживания видов (Наринян, 1974).

Знание фенологических закономерностей имеет большое практическое значение: служит делу оптимизации и рационального использования природных ресурсов, помогает планировать сроки проведения сезонных работ в различных отраслях народного хозяйства, решать вопросы интродукции растений, организации труда и отдыха людей, соблюдать интересы охраны природы.

Исследования, связанные с проблемой сезонности, являются интегральным направлением фенологии. При изучении проблемы сезонности потребовалось провести подробный анализ экзогенных (факторы внешней среды) и эндогенных (наследственные факторы) причин сезонности хода развития растений. Фенология чаще всего рассматривается как прикладная наука. Поэтому результаты фенологических наблюдений и исследований, как правило, используются в качестве дополнительной характеристики в работах по экологии, ботанике, географии (в частности, агроклиматологии и биоклиматологии). Следствием этого является отсутствие самостоятельных обобщающих работ по фенологии по большинству районов Средней Азии, особенно горных территорий. Это послужило причиной критического осмысления фенологических работ по другим регионам

и природным зонам (умеренной зоны, Средиземноморья) с целью разработки иных подходов, применения новых показателей для более полной феноклиматической характеристики.

При обработке собранного материала автор пользовался квалифицированной помощью сотрудников Среднеазиатского регионального научно-исследовательского гидрометеорологического института (САНИГМИ) И. С. Кима и Н. С. Коноваловой. Всемирную поддержку на завершающей стадии подготовки книги и при ее редактировании оказали проф. А. Г. Исаченко, проф. Н. Е. Булыгин, канд. биол. наук С. В. Щеголева. В процессе сбора материала (в горной местности это связано с определенными трудностями) автор всегда опирался на помощь, поддержку и доброе расположение лесников и лаборантов Сары-Челекского, Рамитского и Чаткальского заповедников. Автор глубоко признателен им и, пользуясь случаем, приносит всем глубокую благодарность.

1. ПРОБЛЕМА СЕЗОННОСТИ. СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ВОПРОСА

При обобщении материалов фенологических исследований, в частности, по фенологической индикации, были выявлены понятия естественных сезонов и их подразделений как одной из теоретических проблем учения о ритмике ландшафтов (Щеголева, 1984). Но, с другой стороны, сезоны существуют объективно, их влияние на динамику живой и косной природы значительно, а в некоторых случаях определяюще. Некоторая противоречивость этих положений обусловлена сложностью проблемы, ее интегральным характером, складывающимся из взаимодействия различных теоретических исследований и практических разработок не только в фенологии, но и в смежных науках, а также незавершенностью установления принципов периодизации годового круга природы (Шульц, 1981), критериев разделения на сезоны и субсезоны, их характеристик, которые на разных широтах количественно и качественно не совпадают (Галахов, 1959). Проблема периодизации, объективно отражающей сезонно-ритмическую структуру года, ее изменчивость в пространстве и во времени, как считает Н. Е. Булыгин (1980), далека от своего научно обоснованного разрешения. Остается актуальной задача унификации систем и номенклатуры сезонов и субсезонов, установления объективных границ фенологических периодов разной дробности (Шульц, 1970а).

Различный подход к выделению сезонов с их разными «служебными» характеристиками — по астрономическим, климатическим, синоптическим, агроклиматическим критериям, неодинаковые требования при разработке структурных схем, нередко преследующих сугубо прикладные цели, — все это хотя и оправдано, но наводит на мысль о субъективности, искусственности построений.

По Г. Э. Шульцу (1965), естественные (феноклиматические, биоклиматические) сезоны — это качественно отличные этапы годового круга природы с однотипными и однородно направленными взаимосвязями между компонентами, со специфическим для каждого этапа набором сезонных явлений, общими и частными аспектами природы. Из этого определения следует, насколько должны быть сложными подходы к выделению сезонов, к их характеристике. Простейшее деление на сезоны — ниже 0°C — зима, выше 15°C — лето и два переходных сезона — весна и осень — не удовлетворяет запросам климатической периодизации даже в ориентировочных целях. В климатологии и биоклиматологии подход к периодизации основан на комплексе показателей или на одном интегральном показателе. Климатические сезоны выделяются исходя из анализа повторяемости различных классов погоды с учетом особенностей основных климатообразующих факторов: радиационного режима, циркуляции воздушных масс, условий подстилающей поверхности (Галахов, 1959; 1964; Ильичева, Шварева, 1972) либо с учетом одного-двух факторов: циркуляции воздушных масс, распределения полей приземного давления. При этом к статистической обработке привлекается значительный исходный материал (Райтенбах, Козулин, 1982). Подсезоны (субсезоны) — временные отрезки более узкого ранга, чем сезоны, со свойствами только им чертами (Шульц, 1970а).

Решение задачи объективной периодизации годового круга природы приемлемо и вполне возможно, если основываться на способности растений и растительных сообществ интегрально индцировать внешние условия; но усложнение задачи связано с «трудночитаемостью» взаимосвязей, с инерционным воздействием внешних условий на растения и прочими трудностями (Бабушкин, 1954; Бойко, 1965).

В южных регионах СССР, климатически тяготеющих к Средиземноморью, сезонная структура года зависит не столько от термического режима, сколько от режима осадков (Бабушкин, 1964а). Это нашло отражение в разработке совершенно иной схемы сезонов для равнинной пустынной зоны Средней Азии: год делится на микротермический, мезотермический и ксеротермический сезоны (Бабушкин, 1954; Борисов, 1967).

По мнению Г. Э. Шульца (1970а), в Средней Азии, на равнинах и в нижнем горном поясе, год делится на пять сезонов; объясняется это тем, что лето состоит из двух контрастных периодов: влагообеспеченного и сухого. Это положение учитывается и при разработке схем сезонности в других регионах со сходными климатическими условиями. Так, в восточных провинциях Афганистана принята пятисезонная схема: зима, весна, лето, муссонный период и осень (Rathjens, 1974). В засушливых районах показатель обеспеченности влагой вводится в характеристику сезонов наравне с показателем теплообеспеченности. Так, по классификации Л. Н. Бабушкина (1954), зимы могут быть холодные и теплые, дождливые и сухие; вёсны — с ранней или поздней почвенной засухой; лето — со слабой или сильной засухой; осень — необеспеченная или обеспеченная осадками (другие признаки здесь не упоминаются). Контрастность климата Средней Азии обуславливает контрастность сезонов: зима обычно холодная (относительно — для своего южного положения); весна в пределах нормы — теплая, дождливая; лето сухое, знойное; осень с резкими колебаниями температур (Бродский и др., 1979).

Тот или иной сезон характеризуется набором фенологических фаз, сменой аспектов (Пясецкая, 1981). В областях с аридным и близким к нему климатом, где в теплое время года фазы угасания преобладают над активными фазами сезонного развития (в период с июня по ноябрь—декабрь это особенно заметно), потребовались более углубленные характеристики каждого сезона: выделение индикаторных фенологических фаз, привлечение показателей разногодичной изменчивости сроков фенофаз, показателей скорости фенологического процесса (темпов развития), показателей неустойчивости условий. Другие феноклиматические показатели, принятые в иных зонах за основные, в частности термические (Буторина, Крутовская, 1972), в районах, лежащих в субтропической и переходной зонах, приобретают вспомогательное значение.

Особенности сезонов сказываются на различных сторонах жизни растений и растительных сообществ, в частности на их продуктивности. Изменчивость фенологических фаз по срокам, ответная реакция растений на погодные аномалии зависит от приуроченности к оп-

ределенному периоду — сезону или субсезону (Шульц, 1970б). Сама сезонность, т. е. общее число сезонов, их продолжительность, контрастность, является существенным фактором, влияющим на ход сезонного развития растений и растительных сообществ (Лынов, 1986в). Продолжительность сезонов, особенно весеннего периода, служит одной из значимых характеристик биоклимата (Шульгин, 1966). Установлено (Булыгин, 1980), что естественные сезоны сохраняют свое структурно-индикационное значение на территориях планетарной размерности, а периоды в ранге субсезонов — на региональном уровне.

5. ФЕНОКЛИМАТИЧЕСКИЕ СЕЗОНЫ

5.1. СООТНОШЕНИЕ ПЕРИОДОВ КРУПНОГО ПОРЯДКА. СХЕМА СЕЗОННОСТИ

Объективность существования сезонов (см. раздел 1) требует объективных подходов при построении схем сезонности, классификации и типизации их, а также схем периодов более крупных, чем сезоны, и периодов с большей дробностью: субсезонов, фаз, этапов. На юге СССР, в районах с аридным климатом или близким к нему, существуют трудности и сложности при решении проблем вегетационного периода — его продолжительности и границ, интенсивности фенологического процесса в организмах, популяциях, сообществах, экосистемах. В районах с выраженным холодным периодом за начало вегетационного периода обычно принимается начало сокодвижения, возобновление деятельности камбия (Елагин, 1972; Картелев, Саядян, 1972), а за его окончание — время массового расцветивания листьев деревьев и кустарников (Пясецкая, 1981). Напомним, что с точки зрения климатологов вегетационный период охватывает время со средними суточными температурами выше 0°C или от схода снежного покрова до его установления. Г. Н. Зайцев (1979) совместным решением уравнений кривых температур и продолжительности дня нашел, что границы вегетационного периода примерно совпадают с временем перехода температуры воздуха через 0°C весной и соответствуют выпадению первого снега осенью.

Черты климата подгорных равнин, выраженные в нижней полосе среднегорного пояса, — летне-осенняя засуха и связанная с ней депрессия в сезонном развитии растений, а также проявление вегетационных зим, сводящих на нет явления зимнего (вынужденного) покоя, — определяют сложность в установлении границ вегетационного периода. В мягкие зимы, когда осенневегетирующие растения (летне-зимнезеленые, озимые эфемероиды и гемиефемероиды) остаются зелеными (такой была зима 1987/88 г.), начало и конец вегетационного периода

устанавливается по возобновлению и прекращению пророста проростков и всходов, а в обычные зимы — по замерзанию и оттаиванию почвы, утрате или возобновлению тургорного состояния у растений, остающихся на зиму зелеными, по интенсификации зеленой окраски стеблей и листьев, по появлению проростков и всходов у весенне-летнезеленых растений и набуханию почек у деревьев и кустарников (осенью — по окончании листопада у них) (Лынов, 1984б).

В аридных областях определяющее значение имеет не весь период общей вегетации, а период активной вегетации (Hashemi, 1974). В среднегорье он заканчивается с началом летне-осенней засухи, в высокогорье — с началом осеннего угасания. Окончание периода активной вегетации в нижней полосе среднегорного пояса знаменуют явления: прекращение осадков, интенсивное накопление балластных температур, переход ГТК через 0,8—1,0. При движении вверх, из среднегорья в высокогорье, укорачиваются периоды общей и активной вегетации. Наибольшая продолжительность активной вегетации отмечается в верхней полосе среднегорного пояса, например, в Сары-Челеке — на высотном уровне 1700—1900 м, в Башкызылсае — в диапазоне высот 1700—2200 м. Дискомфортность условий произрастания в районах с рано наступающей засухой проявляется в окончании периода активной вегетации до наступления летнего солнцестояния, в районах со слабым проявлением засухи активная вегетация совпадает с наиболее продолжительным световым днем (апрель—июль и май—август).

При сокращении вегетационного периода (активной вегетации), вызванном передвижением от среднегорного пояса (как в высокогорье, так и в низкогорье), сезонное развитие растений форсируется. В высокогорье вегетация трав начинается сразу после схода снежного покрова, а у некоторых видов наблюдается подснежное развитие. При движении вниз время начала вегетации все более отдалается от времени окончания снеготаяния (Федосеев, 1964) и в нижней полосе среднегорья этот интервал может достигать 25 дней (Лынов, 1981б). Разумеется, это касается тех районов, где снежный покров устанавливается ежегодно. Форсирование сезонного развития в большей мере наблюдается в префлоральной стадии (Шульц, 1974) (табл. 5.1). Как указывает

Продолжительность фенологических интервалов в среднегорье и высокогорье Сары-Челека (1972 г.)
и Башкызылсай (1978 г.)

Растение, биоморфа, экологическая группа	Пункт	Высота над ур. моря, м	Продолжительность интервалов, сут				
			префло- ральный	цветение	плодосо- зревание	вегетация	
						активная	общая
<i>Malus sieversii</i> , дерево, ксеро- мезофит	Сары-Челек	1200,	31	23	85	160	217
	Башкызылсай	2400, 1200,	15 11	23 15	65 75	113 118	147 230
		2300	20	17	70	107	180
<i>Cotoneaster multiflorus</i> , кустарник, ксерофит	Сары-Челек	1200,	72	20	79	176	214
	Башкызылсай	2500, 1200,	58 42	22 12	47 89	127 163	143 227
		2300	44	15	56	120	175
<i>Vicia tenuifolia</i> , травянистый мезофит	Сары-Челек	1200,	64	28	—	164	184
	Башкызылсай	2300, 1200,	51 48	29 20	— —	119 115	143 130
		2000	50	28	—	92	125
<i>Ziziphora pedicellata</i> , ксерофит- многолетник с древеснеющим стволником	Сары-Челек	1200,	105	83	—	164	210
	Башкызылсай	2300, 1250, 2300	86 95 60	72 64 60	— — —	181 156 125	195 180 186

Примечание. Начало вегетации у деревьев и кустарников — распускание почек; конец вегетации — оконча-
ние листопада; конец вегетации у трав — полное усыхание надземной части травостоя, не считая прикорневой
розетки.

Г. Э. Шульц (19706), если позволяют условия, то для растений более выгоден сдвиг цветения на поздний срок — на период летнего солнцестояния. Растения в определенной мере способны перестраивать свое сезонное развитие таким образом, чтобы генеративный этап пришелся на благоприятное время (Ан, Грингоф, 1974). В высокогорье, несмотря на резкое уменьшение периодов активной и общей вегетации по сравнению с поясом среднегорья, длительность цветения растений не уменьшается (табл. 5.1 и 6.4), а у ряда видов даже возрастает вследствие повышенного фона увлажнения (см. п. 6.2). Сокращение продолжительности фазы цветения в районах с коротким периодом активной вегетации связано с необходимостью завершения генеративного цикла до наступления летней засухи (см. п. 4.3). С длительностью периода активной вегетации прямо связана продолжительность разгара цветения в растительных сообществах: в среднегорье 2—3,5 месяца, в высокогорье — 1—1,5 месяца. В районах с продолжительным периодом вегетации фаза летнего листопада, а также время сохранения окрашенной листвы осенью удлиняется. Продолжительному периоду активной вегетации соответствует увеличенное количество феноритмотипов в сообществах, уменьшенная доля видов растений с заранее сформированными органами в почках. Краткостью периода оптимального развития (активной вегетации) в комплексе с повышенной засушливостью (что имеет место в среднегорье Башкызылсая) обуславливается увеличение доли растений короткой вегетации, активных осенью, весной и ранним летом: эфемеров, эфемероидов и гемиэфемероидов. В отдельных растительных сообществах, приуроченных к склонам южной экспозиции, 85—95 % состава приходится на эти феноритмотипы.

Контрастность в тепло- и влагообеспеченности позволяет в среднегорном поясе выделить из годового цикла различающиеся периоды: оптимального роста и развития растений (весна и раннее лето), летне-осенней засухи, зимнего покоя, а в теплообеспеченных районах (Башкызылсай, Рамит) — добавочно период осенней вегетации трав, т. е. по аналогии с равнинными пустынями Средней Азии: мезотермический, ксеротермический и микротермический периоды (Бабушкин, 1954). Как будет показано далее, границы между субсезонами, входящими в эти укрупненные периоды, менее четки, чем

между субсезонами, принадлежащими разным периодам.

Исходя из различных критериев — условия гидротермического режима, аспекты ландшафтов, набор фенологических явлений, инерционное воздействие на последующие периоды, интенсивность и направленность эколого-физиологических реакций растений разных экологических типов и групп (включая степень влияния гидротермических факторов и эндогенного фактора и сопряженность временных границ с индикаторными явлениями) — представляется возможным разделить в среднегорье годовой цикл на сезоны и субсезоны (табл. 5.2, рис. 5.1).

Довольно сложная картина сезонности в среднегорье обусловлена контрастностью гидротермических условий по периодам, изменчивостью влияния эндогенного фактора, несходством реакций растений различных экологических групп и типов на внешние условия.

Определяющим требованием при выделении фенологических периодов — сезонов и субсезонов, как считает Н. Е. Булыгин (1980), должна быть существенность различий средних многолетних фенодат-индикаторов начала предыдущего и последующего в доверительном интервале $P=0,95$. Для узкого круга индикаторных фаз, характеризующих определенный субсезон, сохраняется, как увидим ниже, устойчивость показателей разнородной изменчивости (σ) и интерквартильной области кумуляты (γ), что, наряду с феноклиматическими показателями ГТК и ПНУ, позволяет иметь систему характеристик для каждого субсезона (Лынов, 1987б). Климатические особенности аридных областей накладывают специфический отпечаток на схемы сезонности, разработанные и применяемые в различных регионах этой обширной территории. И дело не в наименованиях или числе периодов, главное — в содержании, в характеристиках и показателях. Поскольку вся работа основана на фитофенологических данных, для наименования того или иного субсезона использована наиболее распространенная фенологическая фаза, хотя эта «определяющая» фаза встречается не только в последующих смежных субсезонах, но и в отдаленных (цветение травянистых растений, например, фиксируется от весны до начала осени). Схема сходных по времени и по некоторым характеристикам фенологических периодов, кото-

Таблица 5.2

Схема сезонов в среднегорном поясе Сары-Челека (над чертой) и Башкызлса (под чертой)

Сезон	Субсезон		Начало (декада, месяц)	Продолжительность, сут	Укрупненные периоды в Башкызлсае и их продолжительность
	в данной работе	в умеренном поясе			
Зима	Малоснежная и многоснежная	Зимний	3; XI 1-3; XII	100—110 50—55	Зимний покой, около 2 мес.
	Зимняя консервация вегетирующих трав				
Весна	Начало вегетации	Ранняя весна	1-2; III 2-3; II	25—35 30—50	Весенне-раннелетний optimum развития растительности, 4 мес.
	Цветение деревьев и кустарников	Полная весна	1-2; IV 3; III—I; IV	40—45 45—50	
Лето	Цветение травянистых растений	Раннее лето	3; V 2; V	28—33 30—32	Летне-осенняя засуха (депрессия), 3,5 мес.
	Летний листопад	Полное (сухое) лето	2-3; VII 2-3; VI	35—45 70—75	
Осень	Осеннее расцвечивание листьев	Ранняя осень	3; VIII 1; IX	28—30 30—32	Осенняя вегетация трав, около 2,5 мес.
	Осенний листопад	Полная осень	3; IX 1; X	45—50 35—40	
	Глубокая осень	Глубокая (поздняя) осень	2; XI 2; XI	20—25 30—40	
	Осенняя вегетация трав				

Примечание. В Сары-Челеке осенняя вегетация трав не выражена, название соответствующего субсезона — глубокая осень.

рые тем не менее не идентичны «аридной» схеме, приведены в той же табл. 5.2.

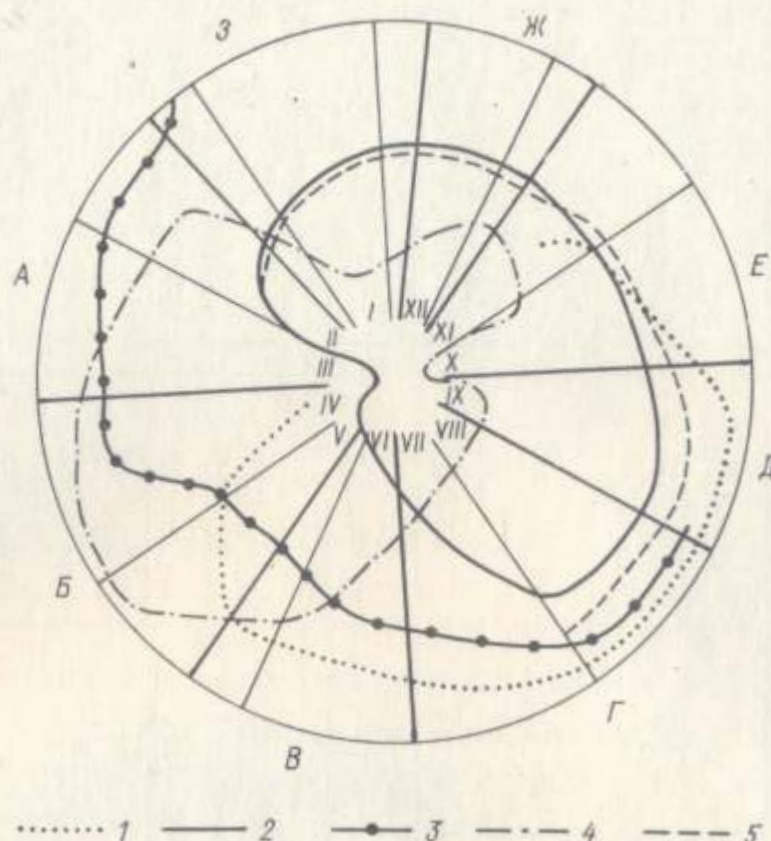


Рис. 5.1. Сезонное развитие растительности в нижней полосе среднегорья Башкызылсая (1200 м, ассоциация *Amygdalus spinosissima*).

Субсезоны: А — начало вегетации, Б — цветение деревьев и кустарников, В — цветение травянистых растений, Г — летний листопад, Д — осенняя расцветка листьев, Е — осенний листопад, Ж — осенняя вегетация травянистых растений, З — зимняя консервация травянистых вегетирующих растений.

1 — гидротермический коэффициент (ГТК), градации от 0 до 6; 2 — доля вегетирующих растений (видов), от 0 до 100 %; 3 — доля цветущих, от 0 до 100 %; 4 — доля выпавших или затронутых процессами угасания, от 0 до 100 %; 5 — доля вегетирующих осенью розеточных трав и всходов, от 0 до 100 %.

В высокогорье схема сезонности упрощена, сезоны по отношению друг к другу менее контрастны (табл. 5.3). Характеристике сезонов и субсезонов будут посвящены следующие подразделы.

5.2. ЗИМА

Вследствие неблагоприятных погодно-климатических условий зимой на всем высотном профиле состояние

Таблица 5.3

Схема сезонов в высокогорье Сары-Челека (над чертой) и Башкызылсая (под чертой)

Сезон	Субальпийский пояс		Альпийский пояс	
	субсезон	начало (декада, месяц)	субсезон	начало (декада, месяц)
Зима	Малоснежная зима	$\frac{3; X}{3; XI}$	Зимний	$\frac{1-2; X}{3; X-1; XI}$
	Многоснежная зима	$\frac{1-2; XII}{2; XII}$		
Весна	Цветение деревьев и кустарников	$\frac{3; IV-1; V}{3; IV}$	Отрастание многолетних трав	$\frac{1; VI}{3; V}$
	Цветение травянистых растений	$\frac{2; VI}{1; VI}$	Цветение травянистых растений	$\frac{1; VII}{3; VI}$
Осень	Осеннее угасание	$\frac{3; VIII}{3; VIII}$	Осеннее угасание	$\frac{2-3; VIII}{3; VIII}$

растений определяет одна фаза — покой. Даже в нижней полосе среднегорья, где на южных экспозициях отмечаются все явления, сопутствующие вегетационным зимам, многие мезотермные травянистые растения, а также деревья и кустарники из-за органического покоя не дают проростков, всходов, у них не набухают и не распускаются почки, а растения, начавшие вегетацию осенью, находятся в состоянии зимней консервации, т. е. не дают прироста в оттепели. При движении из среднегорья в высокогорье возрастает доля растений с органическим покоем (Голубев, Кобечинская, 1975). В нижней полосе среднегорного пояса Башкызылсая продолжительность залегания постоянного снежного покрова на склонах северной экспозиции — до 2—2,5 месяца, на южных — до 1—0,5 месяца (в мягкие зимы снег на солнцепечных склонах не держится). С перемещением из среднегорья в высокогорье продолжительность залегания снежного покрова возрастает, и в Сары-Челеке в альпийском поясе на затененных склонах снег не сходит 8—9 месяцев. В том же направлении возрастает продолжительность холодного периода. Л. Н. Бабушкин (1964а), исходя из агрометеорологических позиций, считает периодом зимы сезоны с температурой воздуха ниже $+5^{\circ}\text{C}$. Сумма отрицательных температур за зиму в среднегорье Сары-Челека составляет $500\text{—}1000^{\circ}\text{C}$, в Башкызылсае на том же высотном уровне гораздо меньше — до 300°C , а дней без оттепели всего 22. Абсолютные минимумы тем не менее близки — соответственно — 27°C и 24°C . В высокогорье можно выделить два субсезона — малоснежной и многоснежной зимы. Первому субсезону повсеместно соответствует состояние органического покоя, а в субсезон многоснежной зимы в оттепели возможны ранневесенние явления, прерываемые возвратом холодов. Разногодичные колебания климатических условий весьма значительны; например, коэффициенты вариации средних месячных температур января и февраля достигают $100\text{—}150\%$. Л. Н. Бабушкин (1964б) установил, что число вегетационных зим на высотном уровне 1300 м не превышает 13% , т. е. только в одну зиму из восьми условия благоприятствуют развитию летне-зимнезеленых травянистых растений, озимых эфемероидов и гемизэфемероидов.

В этот сезон лимитирующим фактором развития является снежный покров. В большинстве случаев именно

с установлением снежного покрова прекращаются процессы фотосинтеза в листьях розеток травянистых летне-зимнезеленых растений, так как вегетация еще возможна при небольших отрицательных температурах приземного слоя воздуха и почвы (Нахуцришвили, 1974). Под снежным покровом продолжается рост подземных органов, особенно у луковичных (Wilson, Peterson, 1982). Под тонким слоем снега работают устьица, образуется хлорофилл, происходит дифференциация тканей и образование органов (Kimball, Salisbury, 1974). В субальпийском поясе, на высоте 2700 м, на склоне северной экспозиции интенсивный рост этиолированных, розоватоокрашенных побегов травянистых растений начинается за 7—10 дней до схода снега.

Успех перезимовки розеток некоторых летне-зимнезеленых травянистых растений и всходов озимых эфемероидов зависит от степени осеннего отрастания и закалывания (Кочетова, Глумова, 1979), а также от длительности воздействия снежного покрова (табл. 5.4). Из таблицы видно, что для ячменя эта зависимость проявляется четко. На сохранность всходов неравноцветника она не влияет. Для «законсервированных» ростков

Таблица 5.4

Изменение числа сохранившихся в зимний период листьев розеток и всходов травянистых растений. Башкызылсай, 1200 м, зима 1981/82 г.

Экспозиция	20 XII	23 I			15 II			25 II		
	начало зимы	1	2	%	1	2	%	1	2	%

Hordeum bulbosum

Ю	126	95	7	81	38	40	62	38	23	48
З	103	44	32	74	25	30	53	18	22	39
С—В	64	25	20	70	22	12	53	17	5	34

Anisantha tectorum

Ю	15	12	—	80	11	—	73	10	—	67
С—В	9	8	—	89	7	—	78	6	—	67

Примечание. 1 — листья розетки (для ячменя) и всходы (особи костра); 2 — сохранившиеся базальные части листьев ячменя. Для ячменя процент сохранности исчислялся по совокупности целых листьев и базальных частей.

губительны морозы на обнаженных, обеснеженных склонах, особенно если почва замерзает на глубину узла кущения и ниже корневой шейки. Если зимой погода неустойчивая (морозы сменяются оттепелями, провоцирующими возобновление вегетации), то зеленые растения выходят из зимовки ослабленными. В табл. 5.4 приведены данные, взятые в среднем по 10 площадкам размером 1 дм² для костра и по 12 склонам — для ячменя. Листья прикорневых розеток недоразвиты — у ячменя не более 10 см, всходы озимых эфемероидов к зиме также не достигают значительной длины — у костра не более 8 см, поэтому сравнение отдельных листьев и особей-всходов вполне допустимо. В зиму 1981/82 г., когда проводились подсчеты, в нижней полосе среднегорья (1200 м) снежный покров по длительности залегания различался в зависимости от экспозиции склона: на южной он составлял 18 дней, на западной — 27, на северо-восточной — 67 дней.

Сроки схода снега влияют определяюще на возобновление вегетации и первые весенние фенологические фазы при непродолжительном вегетационном периоде, свойственном высокогорью (Canada, Fonda, 1974). Там, где зима многоснежна на всем высотном профиле (Сары-Челек), сдвиг сроков таяния снега четко улавливается растениями, и его влияние сказывается в последующие 1,5—2 месяца в высокогорье и среднегорье, но на нижней границе среднегорного пояса сроки таяния отражаются в меньшей степени на весенних фенофазах, а начало вегетации не совпадает по времени со снегосходом. При непостоянстве снежного покрова время схода снега определяет узкий круг фенологических фаз на ближайшие 15—20 (25) суток (см. табл. 4.11). В субальпийском поясе на склонах северной экспозиции при бурной весне возобновление вегетации и зацветание у некоторых кустарников (*Salix tianschanica*, *Berberis integerrima*) наблюдается одновременно с образованием проталин.

Инерционное влияние термического режима зимы в той или иной мере сказывается на сезонном развитии растений, особенно в первых весенних фенофазах. В районах с суровыми зимами (например, в степях Казахстана) при наборе значительного количества отрицательных температур за зиму возобновление вегетации травянистых растений сдвигается на 20—40 дней (Беда-

рев, 1979). В районах с мягкой зимой (несуровая зима типична для аридных гор) влияние повышенного термического фона зимой носит провокационный характер, ослабляет растения, вследствие чего имеет место отставание сроков ранневесенних фенофаз (Томкус, 1966; Сумочкина, 1979). Использование термических ресурсов теплой зимы возможно, если растения не находятся в состоянии покоя (Бабушкин, 1948, 1954; Шульц, 1979). Простое сравнение сроков фенофаз после суровой зимы с среднемноголетними, а также проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показали, что в условиях среднегорья зимние условия не влияют на сроки ранневесенних фаз (см. табл. 4.11). Однако проведенный факторный анализ на большем материале такое влияние подтвердил (см. табл. 4.6). Причина расхождения кроется в основном в том, что при факторном анализе учитывается взаимодействие факторов, которое может оказаться сильнее влияния отдельного фактора (Владимирский, 1983).

Помимо термического фактора инерционное влияние зимы сказывается в накоплении влаги. Необходимо учесть, что снег при таянии в горах утилизируется почвой и растениями в большей степени, чем летние осадки: таяние происходит по высотным ступеням и в большинстве случаев постепенно, термический режим в этот период не способствует интенсивному испарению.

Остатки снежных лавин — «рука» зимы среди жаркого лета. Об особенностях сезонного развития приснежных лужаек сказано выше (см. п. 4.1).

5.3. ВЕСНА

Продолжительность весны — один из существенных показателей биоклимата (Галахов, 1943; Шульгин, 1966). Климат южных горных областей в этот сезон определяют характеристики, которые можно отнести к циклоническому типу: обилие осадков, неустойчивость погоды, затяжные холода. Теплообеспеченность в первый субсезон весны — начало вегетации — незначительная; теплоресурсы местности за счет адвекции — относя воздушными потоками с высокогорий, где еще господствует зима, — даже меньше, чем ФАР (см. табл. 4.13). К концу весны положение иное — усиление солнечной радиации

губительны морозы на обнаженных, обеснеженных склонах, особенно если почва замерзает на глубину узла кущения и ниже корневой шейки. Если зимой погода неустойчивая (морозы сменяются оттепелями, провоцирующими возобновление вегетации), то зеленые растения выходят из зимовки ослабленными. В табл. 5.4 приведены данные, взятые в среднем по 10 площадкам размером 1 дм² для костра и по 12 склонам — для ячменя. Листья прикорневых розеток недоразвиты — у ячменя не более 10 см, всходы озимых эфемероидов к зиме также не достигают значительной длины — у костра не более 8 см, поэтому сравнение отдельных листьев и особей-всходов вполне допустимо. В зиму 1981/82 г., когда проводились подсчеты, в нижней полосе среднегорья (1200 м) снежный покров по длительности залегания различался в зависимости от экспозиции склона: на южной он составлял 18 дней, на западной — 27, на северо-восточной — 67 дней.

Сроки схода снега влияют определяюще на возобновление вегетации и первые весенние фенологические фазы при непродолжительном вегетационном периоде, свойственном высокогорью (Canaday, Fonda, 1974). Там, где зима многоснежна на всем высотном профиле (Сары-Челек), сдвиг сроков таяния снега четко улавливается растениями, и его влияние сказывается в последующие 1,5—2 месяца в высокогорье и среднегорье, но на нижней границе среднегорного пояса сроки таяния отражаются в меньшей степени на весенних фенофазах, а начало вегетации не совпадает по времени со снегосходом. При непостоянстве снежного покрова время схода снега определяет узкий круг фенологических фаз на ближайшие 15—20 (25) суток (см. табл. 4.11). В субальпийском поясе на склонах северной экспозиции при бурной весне возобновление вегетации и зацветание у некоторых кустарников (*Salix tianschanica*, *Berberis integerrima*) наблюдается одновременно с образованием проталин.

Инерционное влияние термического режима зимы в той или иной мере сказывается на сезонном развитии растений, особенно в первых весенних фенофазах. В районах с суровыми зимами (например, в степях Казахстана) при наборе значительного количества отрицательных температур за зиму возобновление вегетации травянистых растений сдвигается на 20—40 дней (Беда-

рев, 1979). В районах с мягкой зимой (несуровая зима типична для аридных гор) влияние повышенного термического фона зимой носит провокационный характер, ослабляет растения, вследствие чего имеет место отставание сроков ранневесенних фенофаз (Томкус, 1966; Сумочкина, 1979). Использование термических ресурсов теплой зимы возможно, если растения не находятся в состоянии покоя (Бабушкин, 1948, 1954; Шульц, 1979). Простое сравнение сроков фенофаз после суровой зимы с среднемноголетними, а также проведенный двухфакторный дисперсионный анализ показали, что в условиях среднегорья зимние условия не влияют на сроки ранневесенних фаз (см. табл. 4.11). Однако проведенный факторный анализ на большем материале такое влияние подтвердил (см. табл. 4.6). Причина расхождения кроется в основном в том, что при факторном анализе учитывается взаимодействие факторов, которое может оказаться сильнее влияния отдельного фактора (Владимирский, 1983).

Помимо термического фактора инерционное влияние зимы сказывается в накоплении влаги. Необходимо учесть, что снег при таянии в горах утилизируется почвой и растениями в большей степени, чем летние осадки: таяние происходит по высотным ступеням и в большинстве случаев постепенно, термический режим в этот период не способствует интенсивному испарению.

Остатки снежных лавин — «рука» зимы среди жаркого лета. Об особенностях сезонного развития приснежных лужаек сказано выше (см. п. 4.1).

5.3. ВЕСНА

Продолжительность весны — один из существенных показателей биоклимата (Галахов, 1943; Шульгин, 1966). Климат южных горных областей в этот сезон определяют характеристики, которые можно отнести к циклоническому типу: обилие осадков, неустойчивость погоды, затяжные холода. Теплообеспеченность в первый субсезон весны — начало вегетации — незначительная; теплоресурсы местности за счет адвекции — относа воздушными потоками с высокогорий, где еще господствует зима, — даже меньше, чем ФАР (см. табл. 4.13). К концу весны положение иное — усиление солнечной радиации

подкрепляется удлинением дня. Ненастье приносит похолодание, особенно в субсезон начала вегетации: «парниковый» эффект от сплошной облачности создается лишь во второй субсезон весны. В субсезон начала вегетации часты туманы. Доля пасмурных дней доходит до 60—80 %. Весной преобладает рассеянный солнечный свет. И при ясной, и при пасмурной погоде повсеместно наблюдаются термические инверсии, возникающие в основном от наличия потоков воздуха по долинам. Весной существенны экспозиционные различия: в сроках таяния снега, в испарении, в теплообеспеченности. Снеговая линия отступает по высоте неравномерно: в среднегорье относительно быстро (градиент 3—5 сут на 100 м высоты), в субальпийском поясе замедленно (градиент до 8 сут), в альпийском поясе вновь ускоряется. Однако в высокогорье весна проходит бурно, если сравнивать со среднегорьем.

Разница между температурами воздуха и почвы минимальная: к концу субсезона начала вегетации температуры выравниваются, в последующий период почва прогревается больше. Поглощение талой воды и обилие осадков обуславливают к концу весны максимальные запасы почвенной влаги: влажность верхних горизонтов почвы в ореховом лесу в конце мая достигает 45—50 % массы почвы; по тальвегам, даже незначительным, появляется верховодка. В нижней полосе среднегорья Башкызылсая в мелких в иное время безводных лощинах (саях) весной текут ручьи. В реках и крупных ручьях — половодье, максимум воды наблюдается обычно в середине апреля, с началом таяния снега в верхней полосе среднегорного пояса. В апреле отмечаются суточные и месячные максимумы в выпадении осадков. К концу весны дожди приобретают ливневый характер, что приводит к эрозии на склонах, покрытых изреженной растительностью и сложенных щебенкой с мелкоземом. В лесу же вся влага пропитывает мощный слой почвы, тем самым создается ресурс для развития растений в длительную летне-осеннюю засуху. С повышением теплообеспеченности изменяется в благоприятную сторону показатель сочетания тепла и влаги: в субсезон начала вегетации ощущается недостаток тепла, и ГТК достигает 4,0—6,0, к концу весны ГТК за полумесячные периоды снижается до 1,2—1,0.

5.3.1. Субсезон начала вегетации

В субсезон начала вегетации наблюдаются следующие индикаторные фенофазы: возобновление вегетации летне-зимнезеленых растений, озимых эфемероидов и гемиефемероидов, появление всходов и проростков, набухание и распускание почек деревьев и кустарников, цветение эфемеров и эфемероидов, т.е. имеет место абсолютное преобладание активных фаз развития над пассивными. Единственная фаза угасания — продолжающееся отмирание перезимовавших травянистых растений, — хотя и становится интенсивнее (табл. 5.5), но носит частный характер. Начало субсезона означает начало вегетационного периода. Субсезон входит составной частью в период весенне-раннелетнего оптимума развития растительности, хотя по своим характеристикам несколько дискомфортен сравнительно с последующими субсезонами.

Выход из состояния покоя происходит под воздействием повреждений, фотопериода и термических условий (Леопольд, 1968), однако приоритетное значение имеет термический фактор (Федоров, 1976). «Порог» выхода из покоя для большинства травянистых и деревянистых растений составляет около 0°C, для летнезеленых трав длительного развития и неозимых гемиефе-

Таблица 5.5

Изменение числа листьев розетки у летне-зимнезеленых растений и гемиефемероидов в весенне-летний период (Башкызылсай, 1200 м, южная экспозиция, среднее по 10—15 экз.)

Растение	II	III	IV	V	VI	VII
	декада					
	3-я	2-я	1-я	3-я	3-я	1-я
<i>Hordeum bulbosum</i>	63	72+	57+	7	0	0
<i>Eremostachys speciosa</i>	2	8	8	8	1	0
<i>Alcea nudiflora</i>	6	8+	9+	10+	10	11
<i>Salvia sclarea</i>	10	15+	17+	16	15	13
<i>Centaurea squarrosa</i>	70	90+	85	68	66	70
<i>Achillea filipendulina</i>	25	75+	78+	70	70	65

Примечание. Знаком «+» отмечено одновременное прохождение фенофаз отпада и возобновления.

мероидов (*Haplophyllum perforatum*, *Eremurus sogdianus*) — в пределах 0; 5 °С, но для некоторых мезотермных злаков (*Bothriochloa ischaemum*) пороговое значение близко к 10 °С. Уровня балластных температур растения в субсезон начала вегетации не достигают и не испытывают, но для ранневесенних фаз этот уровень, по-видимому, гораздо ниже средней суточной температуры 20 °С. Коррелятивная связь сроков генеративных фенофаз с суммами активных температур (от 0 или от 5 °С) в субсезон начала вегетации наиболее тесная (см. табл. 4.1). При рано начинающихся вёснах имеет место замедление развития: сдвигаются сроки начала фенологических фаз, замедляются темпы роста (Давитая, 1964; Елагин, 1977). Коротковегетирующие растения в рано начинающиеся вёсны цветут дольше (Короткова, 1957). Запаздывание или опережение в сроках, образующееся весной, остается длительный период — до конца весны (Лынов, 1980). При сравнении фенологии растений в теплообеспеченных районах и в районах с затяжным снеготаянием (Лынов, 1986г) выяснилось, что весеннее опережение в первом случае сохраняется до середины — конца лета, что имеет место и в других регионах (Roller, 1962). Темпы роста и развития растений невысоки, что выражается в растянутости сроков начала фенологических фаз (табл. 5.6). Так, у *Crocus alatavisus* в иные годы период зацветания растягивается с конца января до начала марта — продолжительность интерквартильной области кумуляты 18 сут. Разногодичные колебания в сроках также значительные — 5—10 сут, что говорит в пользу преимущественного воздействия внешних условий, которые, как указано выше, в субсезон начала вегетации отличаются неустойчивостью. Эндогенное влияние, хотя и слабое, выражается в неустойчивости требующихся для той или иной фенофазы сумм температур (см. табл. 4.1): в холодную весну требуется меньшая сумма температур, в теплообеспеченную — сумма увеличивается. На северных экспозициях, а в высокогорье повсеместно, сроки фенологических явлений зависят от внешних условий, в основном от времени схода снежного покрова: распускание почек деревьев и кустарников в среднегорье отстает на затененных склонах по сравнению с освещенными на 5—11 сут, но в дальнейшем сроки этой фенофазы сближаются. Существенные различия в местных условиях в субсезон начала вегетации

Показатели сезонного развития растений в первую половину вегетации в среднегорье Башкызлысай и Сары-Челека

Таблица 5.6

Растение	Фенофаза	Башкыздысай, 1977—1983 гг.			Сары-Чалек, 1967—1974 гг.		
		A	σ	γ	A	σ	
<i>Crocus alata</i> vicius	Зацветание	22 II	18,3	9	1 III	8,5	
<i>Exochorda tianschanica</i>	Распускание почек	Не произрастает			29 III	4,8	
<i>Shibateranthis longistipitata</i>	Зацветание	—	—	—	28 III	7,8	
<i>Spiraea hypericifolia</i>	Распускание почек	20 III	8,7	6	3 IV	8,5	
<i>Prunus sogdiana</i>	Зацветание	5 IV	3,5	3	15 IV	6,4	
<i>Malus sieversii</i>	Зацветание	18 IV	4,1	4	25 IV	4,2	
<i>Juglans regia</i>	Зацветание	21 IV	4,6	3	2 V	3,3	
<i>Crataegus turkestanica</i>	Зацветание	30 IV	5,5	2	15 V	3,9	
<i>Eremurus regelii</i>	Зацветание	1 V	2,1	2	—	—	
<i>Eremurus fuscus</i>	Зацветание	Не произрастает			22 V	2,3	
<i>Rosa canina</i>	Зацветание	16 V	1,8	2	31 V	5,3	
<i>Eremurus regelii</i>	Окончание цветения	22 V	3,8	4	—	—	
<i>Eremurus fuscus</i>	Окончание цветения	Не произрастает			10 VI	2,5	
<i>Inula macrophylla</i>	Зацветание	28 V	1,7	4	10 VI	4,1	
<i>Origanum tyttanthum</i>	Зацветание	13 VI	3,5	5	22 VI	4,0	
<i>Vicia tenuifolia</i>	Окончание цветения	—	—	—	22 VI	3,2	
<i>Centaurea squarrosa</i>	Зацветание	13 VI	4,8	8	10 VII	6,4	
<i>Eremurus fuscus</i>	Отпад надземной части	Не произрастает			24 VII	5,8	
<i>Eremostachys speciosa</i>	Отпад надземной части	7 VI	3,3	11	29 VII	5,8	
<i>Ferula tenuisecta</i>	Отпад надземной части	17 VI	3,4	13	Не произрастает		

Примечание. Здесь A — средняя дата; σ — среднее квадратическое отклонение, сут; γ — продолжительность интерквартильной области кумуляты, сут. Прочерк в графах означает отсутствие наблюдений.

в годы, аномальные по погоде, сдвиги от среднего многолетнего срока достигают 10—15 сут.

В составе фенофаз преобладают фазы активного развития. В этот субсезон отмечается максимум вегетирующих видов — в зеленом, цветущем состоянии находятся представители всех феноритмотипов — от озимых эфемероидов до мезотермных весенне-летнезеленых травянистых растений (см. рис. 5.1). Индикаторные фазы — цветение и облиствение деревьев и кустарников, цветение эфемероидов и некоторых гемиэфемероидов, к концу субсезона — отпад эфемеров (*Draba huetii*, *Capsella bursa-pastoris*). Индикатор начала субсезона в среднегорье — зацветание *Prunus sogdiana*, окончания — зацветание *Vicia tenuifolia*. Аспект ландшафтов весенний, развивающийся, светло-зеленый. К концу субсезона в древостоях происходит смыкание крон, листва приобретает зеленую, летнюю окраску. В травяных сообществах кривая цветения на графиках сезонного развития идет горизонтально или с небольшим повышением: эфемеры прекращают цветение, а травы длительного развития еще не начинают.

В сезонном развитии все еще велико влияние термических инверсий и местных условий (см. табл. 4.9), в частности, ускоряющее воздействие на сроки явлений оказывает приуроченность к скалам, осыпям, сухим почвам, повышающим термический уровень. Коэффициенты корреляции сроков зацветания с суммами активных температур достигают 0,7—0,9 (см. табл. 4.1), т. е. связи наиболее тесные сравнительно с другими субсезонами.

Внешние условия в субсезон цветения деревьев и кустарников оказывают существенное инерционное воздействие на ход сезонного развития в последующие субсезоны: происходит накопление тепла (суммы активных температур) и накопление почвенной влаги. Определенное инерционное значение имеет рост и развитие корневой системы и надземной части растений — от успешности развития этих систем, их подготовленности зависит дальнейшее развитие. В связи с интенсификацией фенологического процесса частота посещения объектов наблюдения в субсезон цветения деревьев и кустарников должна быть дробной по сравнению с предыдущим субсезоном — 2—4 сут (Лынов, 1987а). Продвижение фенологических явлений в верхнюю полосу среднегорья и в высокогорье во вторую половину весны несколько

сказываются как ни в какой иной субсезон (см. табл. 4.9). Ранней весной наиболее проявляются и фенологические инверсии, основанные на термических инверсиях (см. п. 4.5). В отдельных сообществах кривые цветения имеют весеннюю выпуклость за счет вспышки цветения ранневесенних растений (эфемеров и эфемероидов): в миндальнике, орешнике, прангоснике (Лынов, 1975, 1981б). Из-за таяния мощных запасов снега в высокогорье весна сюда приходит с опозданием, поэтому высотный фенологический градиент в фазе цветения подснежников, в возобновлении вегетации наибольший — 3—6 сут на 100 м высоты (см. ниже п. 6.3).

Ввиду замедленных темпов сезонного развития в субсезон начала вегетации возможно редкое посещение объектов наблюдения — через 4—6 сут (Лынов, 1987а).

5.3.2. Субсезон цветения деревьев и кустарников

Этот субсезон, являясь составной частью периода весенне-раннелетнего оптимального развития, представляет собой продолжение субсезона начала вегетации на более высоком термическом уровне. Теплообеспеченность возрастает, сочетание тепла и влаги близко к комфортному — ГТК к концу субсезона стремится к показателю 3,0—2,0. Резче, чем в начале весны, проявляется неоднородность внешних условий внутри сезона — ПНУ составляет 0,28—0,40 (Лынов, 1987а), а это, в свою очередь, вызывает высокие темпы развития растений: переход в фенологические фазы происходит дружно, цветение деревьев и кустарников непродолжительное (Пономарева, 1959), продолжительность интерквартильной области кумуляты при переходе через фенологическую межу составляет 3—6 сут. Разногодичная изменчивость потребных пороговых температур и сумм активных температур в зависимости от хода весны указывает на определенное воздействие на ход сезонного развития эндогенных причин. Возрастающее (по сравнению с предыдущим субсезоном) влияние эндогенного фактора подтверждается и снижением значения среднего квадратического отклонения σ в многолетних рядах сроков фенологических фаз: для сроков зацветания большинства деревьев и кустарников σ составляет 3—6 сут. Но

ускоряется — высотный фенологический градиент в фазе цветения деревьев и кустарников равняется 3—4 сут на 100 м высоты (см. ниже табл. 6.5).

5.4. ЛЕТО

5.4.1. Субсезон цветения травянистых растений

Хотя первый летний субсезон и входит вместе с весенним в период весенне-раннелетнего оптимума, он существенно отличается от предшествующих. Резко возрастает теплообеспеченность, а с ней и испаряемость. К концу субсезона возрастает вероятность достижения в отдельных фазах уровня балластных температур (см. рис. 4.4). В нижней полосе среднегорья Башкызыл-сая за субсезон поступает 360—400 МДж/м², а накопление положительных температур — до 1400 °С (см. табл. 4.13). Колебания в суммах положительных температур относительно не велики, коэффициент вариации не превышает 18—20 % (для сравнения — в субсезоне начала вегетации этот показатель достигает 100 %). В начале субсезона в верхней полосе среднегорья возможны резкие похолодания. Термические инверсии мало заметны. Постепенно сглаживаются экспозиционные различия в теплообеспеченности. В относительно влагообеспеченных районах этот субсезон приурочен к летнему солнцестоянию — периоду с длинными днями; в засушливых районах в среднегорье летнее солнцестояние совпадает с окончанием субсезона. Резко убывает количество осадков, выпадение которых принимает ливневый характер. Сочетание тепла и влаги наиболее благоприятно для развития растительности: ГТК, рассчитанный на полумесячные периоды, снижается с 3,0—1,5 до 0,9—0,7. Нестабильность этого показателя внутри сезона наивысшая сравнительно с другими субсезонами — ПНУ равняется 0,7—1,1 (см. ниже табл. 5.16). Сочетание пониженного количества осадков, их интенсивного стока по склонам во время ливней с высокой испаряемостью приводит к иссушению почвы, особенно почвенных разностей с легким механическим составом. В нижней полосе среднегорья в засушливых районах к концу субсезона влажность верхних горизонтов почвы падает до уровня, близкого к коэффициенту

завядания — до 6—10 % массы почвы. Но в целом в субсезон цветения травянистых растений создаются самые благоприятные условия для развития растений большинства экологических групп и феноритмотипов, особенно в местообитаниях с мощной почвенной толщей, аккумулирующей значительные запасы влаги, а также под пологом леса.

Набор фенофаз в субсезон цветения травянистых растений самый разнообразный, однако преобладающими остаются фазы активного развития. К индикаторным фенологическим фазам относятся цветение травянистых растений, начало созревания плодов у некоторых кустарников, отпад эфемероидов, начало отмирания надземной части некоторых гемиэфемероидов. В этот субсезон из-за благоприятного сочетания тепла и влаги, высокой скорости изменения внешних условий процессы роста и развития динамичны: физиологические процессы в растениях (транспирация, фотосинтез, перенос и отложение пластических веществ) отличаются наивысшей интенсивностью в фенофазы бутонизации и цветения (Насыров, Рахманина, 1963; Алексеенко, 1975). Цветение — ответственный и самый динамичный период в сезонной жизни растительных сообществ (Семенова-Тян-Шанская, 1976); в рассматриваемый субсезон наступает разгар цветения в растительных сообществах, а он, как известно (Голубев, 1965), маркирует границы эколого-биологического оптимума в жизни сообществ. Преобладает аспект развитого весенне-летнего ландшафта — зеленые тона, но к концу субсезона на склонах южной экспозиции становятся заметнее желтые и бурые тона усохшей растительности. Цветение травянистых и полукустарниковых растений летом длительное (Пономарева, 1959), у ксерофитов растягивается и переходит на следующий субсезон. В ходе накопления зеленой массы и фитомассы в сухом состоянии кульминация обычно наступает в этот субсезон, и только в аномально влажные летние сезоны пик смещается на более поздний срок (Лынов, 1984б). Содержание влаги в зеленой массе постоянно уменьшается: к концу июня в среднегорье оно составляет 50—60 %, в июле — 40—35 %. Отпад текущего года в травостое еще незначительный и состоит в основном из остатков коротковегетирующих растений. Отмечается максимум листовой поверхности (Борисова-Гуленкова, 1960). На графиках сезонного

развития кривая цветения в этот субсезон достигает кульминации: в теплообеспеченных районах — в начале субсезона, в менее теплообеспеченных — в середине субсезона (Лынов, 1986з).

Тепло, как и в предыдущие субсезоны, продолжает играть лимитирующую роль в сезонном развитии растений, однако коррелятивные связи со сроками фенологических фаз слабые (см. табл. 4.1). К началу лета в нижней полосе среднегорья снижается значение среднего квадратического отклонения σ в генеративных фенофазах. В то же время изменчивость накапливающихся сумм температур, как указано выше, незначительная, что создает иллюзию устойчивой связи между сроками и суммами активных температур именно к началу лета. Разногодичные колебания в сроках фенодат летом имеют тенденцию к уменьшению (Юркевич, Ярошевич, Козло, 1982), в районах с наступающей летом засухой на их значении сказывается эндогенное, упреждающее воздействие засухи (см. п. 4.3), что приводит к уменьшению среднего квадратического отклонения до самых низких значений (сравнительно с другими субсезонами). Упреждающее воздействие летне-осенней засухи через эндогенный механизм отмечается за 1—1,5 месяца (Лынов, 1986в). В засушливых районах эндогенное влияние в субсезон цветения травянистых растений весомее, что говорит в пользу лучшей подготовки растений к летней засухе. Весенняя разница в сроках одноименных фенологических фаз в Сары-Челеке и Башкызылсае (18—20 сут) в начале лета увеличилась до 22—26 сут, что также свидетельствует об ускоряющем влиянии засухи на прохождение генеративного цикла в наиболее засушливых районах. С особой остротой приближающуюся засуху «чувствуют» растения короткой вегетации: эфемероиды и гемиефемероиды, а также травянистые мезофиты длительного развития. Разница в высыхании надземной части в сообществах указанных пунктов у растений короткой вегетации составляет до месяца. Отпад эфемероидов и отдельных видов гемиефемероидов, в частности злаков, происходит в короткие сроки: на освещенных склонах период между окончанием и началом усыхания *Hordeum bulbosum* длится 10—12 сут. У большинства же гемиефемероидов усыхание надземной части растянуто и отмирание начинается с отдельных органов — листьев прикорневой розетки, недоразвитых стеблей.

В относительно влагообеспеченном районе от начала усыхания листьев прикорневой розетки *Egremigus fuscus* до полного отпада всей надземной части проходит около месяца — с 15—20 июля до 10—18 августа.

Скорость фенологического процесса, темпы прохождения фенофаз в этот субсезон, иллюстрируемые продолжительностью интерквартильной области при прохождении популяции растений (или иной совокупности особей, стеблей, прочих учетных единиц) через фенологическую межу, в субсезон цветения трав наивысшие (Лынов, 1985в). Но это положение относится только к генеративным фазам; в пассивных же фазах, применительно к гемизфемероидам и мезофитам длительного развития, интерквартильная область остается продолжительной — до 8—13 сут (табл. 5.6). Сроки отмирания, так же как и продолжительность интерквартильной области, при сравнении генеративных и вегетативных особей у многолетних трав — поликарпиков и монокарпиков — различаются: плодоносящие особи отмирают в короткие сроки из-за мобилизации пластических веществ в репродуктивные органы. Подсчетами в популяции *Ferula tenuisecta* установлено, что последние генеративные особи высохли на 15 дней раньше, чем самые последние неплодоносящие экземпляры.

Во второй половине рассматриваемого субсезона засуха, точнее ее проявления — прогревание и иссушение, сказываются уже непосредственно на сроках фенологических фаз. В репродуктивных фазах избыточная теплообеспеченность воздействует тормозяще или нейтрально, в результате этого влияние засухи не выражено. В табл. 5.7 представлены исходные данные и результат дисперсионного анализа, который подтверждает наличие влияния фактора засухи на фазы угасания и отсутствие такового для генеративных фенофаз. Как показано выше (см. п. 4.4), на сроки генеративных фаз (зацветание *Alcea nudiflora*) продолжает оказывать влияние термический фактор (см. табл. 4.7). Определенное инерционное воздействие предшествующих субсезонов, в частности, накопление тепла, влаги в почве, степень развития корневой массы, готовность надземной части растений к очередной стадии органогенеза и прочее, сказывается на ходе сезонного развития и в начале лета. Внешние условия субсезона цветения травянистых растений, в свою очередь, сказываются инерционно на последую-

Влияние первых явлений летней засухи на ход сезонного развития растений в конце субсезона цветения травянистых растений в среднегорье Башкызылсая

Растение	Фенофаза	Дисперсионные комплексы по фенофазам	
		окончание дождей	
		1 VI 1980	16 VI 1978

Фенофазы угасания

<i>Ferula tenuisecta</i>	Отпад надземной части	5 VI	15 VI
<i>Eremurus sogdianus</i>	Отпад надземной части	5 VI	21 VI
<i>Anisantha tectorum</i>	Отпад надземной части	8 VI	22 VI
<i>Lonicera altmannii</i>	Начало летнего побурения листьев	17 VI	7 VII
<i>Spiraea hypericifolia</i>	Начало летнего побурения листьев	25 VI	12 VII

$n=5$, $\eta^2=0,41$ (41 %), $F=5,6$, $F_{\text{табл}}=5,3$ при $P>0,95$

Генеративные фенофазы

<i>Amygdalus spinosissima</i>	Начало созревания плодов	23 VI	22 VI
<i>Cerasus erythrocarpa</i>	Начало созревания плодов	19 VI	23 VI
<i>Ziziphora pedicellata</i>	Зацветание	12 VI	15 VI
<i>Centaurea squarrosa</i>	Зацветание	13 VI	10 VI
<i>Origanum tyttanthum</i>	Зацветание	14 VI	17 VI

$n=5$, $\eta^2=0,02$ (2 %), $F=0,16$, $F_{\text{табл}}=5,3$ при $P>0,95$

Примечание. Здесь n — число фенологических фаз; η^2 — степень факторного влияния; F — критерий Фишера достоверности влияния; P — уровень значимости.

ший субсезон — летнего листопада. Существенным фактором является запас влаги, зависящий от выпадения осадков и испаряемости.

В связи с интенсивным фенологическим процессом частота посещения объектов наблюдения должна быть самая дробная — через 1—2 сут: за этот период успевают накопиться изменения, заметные для глаза наблюдателя.

5.4.2. Субсезон летнего листопада

С прекращением летних дождей над обширной территорией Средней Азии и соседних аридных областей, в том числе и над высокогорными районами, устанавливается режим антициклонического типа погоды, продолжительность которого в среднегорном поясе засушливых районов до 4—5 месяцев (в среднегорье Сары-Челека 2(1)—3 месяца). В отдельные годы в Сары-Челеке летнее ненастье смыкается с осенним, т. е. циклонический тип погоды длится круглый год. Слабые осадки, выпадающие в период с середины июня по начало октября, в среднегорном поясе не могут ослабить картины засухи, господствующей на склонах и в долинах. Безоблачное небо, а также адвекция дополнительного тепла, приносимого с подгорных равнин дневными потоками воздуха, способствуют повышенной инсоляции, иссушению и перегреву — этими признаками характеризуется засуха. Мгла, висящая в воздухе, суховеи («афганец», «кокандская пыль»), проникающие в среднегорье, усугубляют неблагоприятное воздействие засухи, придают ей особую жесткость. К началу засухи разница между суммой осадков, исчисляемых с начала осенних дождей, и испаряемостью близка к нулю (Бабушкин, 1964а). Реально засуха на склонах южной экспозиции наступает раньше, так как значительное количество осадков стекает по склонам. ГТК, рассчитанный за полумесячные периоды, стремится к 0, а в годы с небольшим количеством осадков равен 0,3—0,5(0,7). Период летне-осенней засухи характеризуется устойчивостью внешних условий, застоем, депрессией: ПНУ, рассчитанное по колебаниям ГТК, равно 0,18—0,22 (см. ниже табл. 5.16). Влажность почвы, зависящая кроме осадков от экспозиции, крутизны склона, механического состава, закрытости растительностью, неуклонно падает к концу засухи и в годы

с особенно жесткими условиями в нижней полосе среднегорья снижается в верхних горизонтах (на глубину до 30 см) до 5(2) — 8 % массы почвы. Однако при некоторых условиях (на мощных почвах, под пологом орехового или яблоневого леса) влажность верхних горизонтов почвы держится на высоком уровне — достаточном для развития эумезофитов и ксеромезофитов. Так, в орешниках Сары-Челека этот показатель в середине июля составляет 12—15 % массы почвы.

За начало засухи принято время окончания летних дождей, графическое изображение на климадиаграмме примерно соответствует ему (см. рис. 3.1). Летняя засуха в засушливых районах проявляется по всему высотному профилю; в относительно влагообеспеченных районах явления, сопутствующие засухе, в высокогорье проявляются не ежегодно, что видно из климадиаграммы, приведенной на рис. 3.1.

Субсезон летнего листопада, несмотря на то что он соседствует с периодом оптимального развития растений, с самым динамичным периодом — субсезоном цветения травянистой растительности, обособлен от других субсезонов. Инерция предшествующего субсезона в накоплении активных температур, в иссушении почв сказывается в начальный период засухи, когда растения еще активно развиваются и не погрузились в покой или состояние депрессии. В большей мере инерция сказывается в подготовке самих растений к трудному, дискомфортному периоду — в росте корневой системы, в законченности определенных стадий развития надземной части.

Один из способов приспособления к надвигающейся засухе — сокращение периода вегетации (Григорьев, 1975). Под воздействием засухи большинство травянистых сообществ в среднегорье на склонах южной экспозиции после плодоношения выгорает полностью, за исключением прикорневых розеток у некоторых летне-зимнезеленых растений. Относительно слабую депрессию вегетации у деревьев и кустарников в сравнении с травами можно объяснить глубокой корневой системой, приуроченностью к местам с благоприятным водным режимом — к руслам водотоков, к выходу грунтовых вод, что характерно для среднегорья засушливых районов Башкызылсая и Рамита. Высокая температура и обезвоживание тканей в летнюю засуху приводят к структурным и функциональным нарушениям — к отмиранию листьев

(Альтергот, Мордкович, 1975). Бурая окраска опадающих листьев указывает на определяющее влияние на летний листопад условий увлажнения (Галахов, 1949). Физиологические процессы в субсезон летнего листопада у травянистых тропифитов и ксерофитов, продолжающих вегетировать, отличаются пониженной интенсивностью, но ассимиляция в количественном выражении преобладает над процессами диссимиляции. В этот период у большинства травянистых ксерофитов (*Cicer songaricum*, *Нурегисум scabrum*) завершается цветение, созревают плоды, закладываются зачатки органов на будущий год.

Летнему листопаду в наибольшей мере подвержены мезофиты и виды с рано закончившимся облиствением. К ним относится *Exochorda tianschanica*, облиствение которой проходит весной высокими темпами. Некоторые виды мезофильного облика (*Prunus sogdiana*, *Malus sieversii*) противостоят воздействию летней засухи за счет повышенной транспирации и в связи с произрастанием на мощных почвах с большими запасами влаги (Верник, 1973). У этих видов в Сары-Челеке наблюдается позднее побурение листьев — с середины августа, а начало листопада — несколько позднее (табл. 5.8). Слабо заметен летний листопад у ряда ксерофитов: *Celtis caucasica*, *Acer semenovii*; у других ксерофитов (*Amygdalus spinosissima*) приспособление к летней засухе выражается в изменении структуры тканей: листья становятся жесткими, ксероморфной структуры — это отмечается и в других районах (Елагин, 1977). Листья в период засухи приобретают бурую окраску равномерно во всех частях кроны, но сначала окрашиваются и опадают старые листья в основании побегов (Елагин, 1963). По нашим наблюдениям, у некоторых видов и в последующий субсезон осеннего расцветивания листьев листопад продолжается по «летнему» типу — за счет буроокрашенных листьев. Интенсивность летнего листопада невысокая, хотя окрашивание у ряда видов (*Atraphaxis pyrifolia*, *Amygdalus petunnikovii*) к концу августа достигает 60—70 %, опад листьев не превышает в обычные годы 10 %. Экзохорда в среднегорье обнажается на 40—60 %, и ее заросли на склонах выделяются в это время светло-фиолетовой окраской стволиков. В засушливых районах в нижней полосе среднегорья в годы с жесткой засухой на сухих почвах и на освещенных

Показатели сезонного развития растений в субсезон летнего листопада в среднегорье Башкызлысай и Сары-Челека

Растение	Фенофаза	Башкызлысай, 1976—1983 гг.			Сары-Челек, 1966—1973 гг.	
		A	σ	γ	A	σ
<i>Abelia corymbosa</i>	Начало созревания плодов	Не произрастает			2 VIII	7,0
<i>Exochorda tianschanica</i>	Начало летнего побурения листьев	То же			6 VIII	5,8
<i>Spiraea hypericifolia</i>	Начало летнего листопада	3 VII	6,3	4	21 VIII	5,3
<i>Eremurus sogdianus</i>	Отпад надземной части (конец)	8 VII	5,7	7	Не произрастает	
<i>Prunus sogdiana</i>	Начало созревания плодов	17 VII	5,3	9	6 VIII	10,1
<i>Malus sieversii</i>	Начало созревания плодов	20 VII	6,0	9	5 VIII	10,1
<i>Origanum tyttanthum</i>	Окончание цветения	29 VII	8,7	11	7 IX	10,7
<i>Malus sieversii</i>	Начало летнего листопада	18 VIII	9,4	9	20 VIII	7,5
<i>Salvia sclarea</i>	Отпад надземной части (конец)	19 VIII	5,5	9	29 VIII	6,1
<i>Harpophyllum latifolium</i>	Отпад надземной части (конец)	22 VIII	11,7	13	—	—

Примечание. Здесь A — средняя дата; σ — среднее квадратическое отклонение, сут; γ — продолжительность интерквартильной области кумуляты, сут.

склонах *Amygdalus spinosissima* и *Spiraea hypericifolia* обнажаются до 80—90 %.

Хотя термические различия на склонах разной экспозиции выравниваются к середине—концу июня (Щербаков, Кириллова, 1968), однако из-за различий во влажности и мощности почвы летний листопад деревьев и кустарников на склонах северной экспозиции менее выражен, чем на освещенных склонах. У верхней границы распространения лиственных деревьев и кустарников в засушливых районах (эта граница совпадает зачастую с верхней границей среднегорного пояса) летний листопад сдвинут на поздние по сравнению со среднегорьем сроки — высотный градиент составляет 2—3 сут на 100 м высоты.

При сравнении фенологии по районам, различающимся по засушливости, выясняется, что листопад в среднегорье Башкызылсая начинается раньше, чем в Сары-Челеке и проходит с большей интенсивностью (табл. 5.8). Однако очередность в наступлении этой фазы нарушается: у видов, произрастающих преимущественно на инсолируемых склонах (*Crataegus turkestanica*, *Crataegus pontica*), сбрасывание листьев начинается на месяц раньше, чем у яблони (*Malus sieversii*), алычи (*Prunus sogdiana*), магалевки (*Padellus mahaleb*), произрастающих в Башкызылсае на склонах северной экспозиции или во влажных местообитаниях. В Сары-Челеке эти виды встречаются и на склонах южной экспозиции.

Комплексное влияние условий тепло- и влагообеспеченности в период засухи анализировалось в фазах плодосозревания и фазах угасания. Проведен однофакторный дисперсионный анализ по данным 1972, 1973, 1977 и 1981 гг. В разгар засухи ее влияние проявляется в фенофазах угасания (38 %) и недостоверно в фенофазах плодосозревания (табл. 5.9).

Летний листопад как реакция на ежегодно повторяющиеся неблагоприятные условия летней засухи имеет наследственную природу. Приспособительный характер летнего листопада подтверждает переход пластических веществ из листьев в многолетние органы перед летним побурением листьев (Nilsen, Schlesinger, 1981). Но на слабость воздействия эндогенного фактора указывают широкие разногодичные колебания в сроках фенологических фаз, особенно в фазе начала плодосозревания. Так,

Влияние засухи на сезонное развитие растений (однофакторный дисперсионный анализ)

Растение	Фенофаза	Дисперсионные комплексы по фенофазам	
		фактор засухи	
		жесткая засуха	лето с дождями

Репродуктивные фенофазы

Среднегорный пояс Башкызылсая

<i>Acer semenovii</i>	Начало созревания плодов	1 VIII	5 VIII
<i>Rosa canina</i>	То же	5 VIII	9 VIII
<i>Celtis caucasica</i>	"	13 VIII	31 VIII
<i>Crataegus turkestanica</i>	"	14 VIII	26 VIII
<i>Crataegus pontica</i>	"	28 VIII	7 IX

$$n=5, \eta^2=0,17, F=1,6, F_{\text{табл.}}=5,3 \text{ при } P>0,95$$

Фенофазы угасания

Среднегорный пояс Сары-Челека

<i>Eremostachys speciosa</i>	Отпад надземной части	14 VII	30 VII
<i>Eremurus fuscus</i>	То же	24 VII	3 VIII
<i>Crupina oligantha</i>	"	24 VII	9 VIII
<i>Potentilla moorcroftii</i>	"	26 VII	14 VIII
<i>Hordeum bulbosum</i>	"	5 VIII	22 VIII
<i>Aegilops cylindrica</i>	"	13 VIII	26 VIII

$$n=6, \eta^2=0,38 (38 \%), F=6,2, F_{\text{табл.}}=5,0 \text{ при } P>0,95$$

Примечание. Фактор засухи представлен в двух градациях: жесткая засуха — лето без дождей, ГТК за период 15 VI—31 VIII равен нулю; лето с дождями — сумма осадков за этот период равна 20—150 мм, ГТК — 0,3—0,5. Условные обозначения: n — число фенологических фаз; η^2 — степень факторного влияния; F — критерий Фишера достоверности влияния; P — уровень значимости.

в среднегорье Сары-Челека σ за 8 лет составила для плодо созревания *Prunus sogdiana* 17,1 сут. Определенное эндогенное воздействие отмечается в фазах отмирания поздних гемиэфемероидов: в аномально-холодный сезон 1972 г. в среднегорье Сары-Челека отпад надземной части гемиэфемероида *Prangos rabularia* запоздал на 7—11 сут, хотя срок окончания летних дождей был сдвинут на месяц.

Слабые дожди в июне—июле не сказываются существенно на ходе сезонного развития: листопад у некоторых видов начался даже раньше (табл. 5.10). Августовские ливни не оказывают тормозящего действия на листопад. Таким образом, несмотря на очевидную роль засухи в прохождении летних фаз угасания определенное место занимает и эндогенная регуляция, механизм которой срабатывает при отсутствии и слабом выражении засухи. В условиях жесткой засухи, казалось бы, наоборот, должны «проявить» себя гидротермические факторы, однако из-за повышенной адаптации реакция травянистых и деревянистых ксерофитов неадекватна уровню балластных температур или воздействию выпадающих в иные годы в этот период осадков. Как указано выше (см. п. 4.4), факторный анализ хотя и выявил тормозящее влияние засухи на ход сезонного развития, однако коэффициенты корреляции оказались низкими (см. табл. 4.8).

Коррелятивная связь между сроками начала летнего листопада и сроками погодных явлений, предположительно оказывающих влияние, невысокая: в среднегорье Сары-Челека для двух рядов — сроков начала листопада *Eriogonum tianschanica* и окончания летних дождей (средняя дата 1 VIII, $\sigma=14,9$ сут) — связь низкая ($r=0,49$) и недостоверная ($t=1,8$).

С помощью интегрального метода в Башкызылсае в 1981 г. проведено исследование темпов угасания в сезонном развитии кустарников на разных высотах (табл. 5.11). За 100 % учетных единиц взято 10—16 особей. Даты сняты с точностью до 0,1 суток с графика кривой накопления частот, имеющей форму огибы. Как видно из табл. 5.11, интерквартильная область кривой накопления (25—75 %) в верхней полосе среднегорья всегда менее продолжительна, что связано с экспрессивным развитием растительности в высотных поясах высокогорья по сравнению с нижней полосой среднегорья.

Сроки наступления летнего листопада у древесных и кустарниковых пород в различных пунктах

Растение	Рамит, 1975 г.	Сары-Челек			Башкызылсай		
		A	σ	1972 г.	A	σ	1981 г.
<i>Lonicera lanata</i>		13 VIII	3,6	17 VIII	Не произрастает		
<i>Lonicera altmannii</i>		Не произрастает			1 VII	7,6	22 VI
<i>Exochorda alberti</i>	29 VI	Не произрастает			Не произрастает		
<i>Exochorda tianschanica</i>	Не произрастает	10 VIII	12,3	15 VIII	Не произрастает		
<i>Malus sieversii</i>	5 VIII	20 VIII	7,5	25 VIII	16 VIII	4,8	23 VIII
<i>Prunus sogdiana</i>	28 VII	22 VIII	7,1	н/в	5 VIII	6,4	1 VIII
<i>Juglans regia</i>	31 VII	22 VIII	5,8	20 VIII	11 VIII	5,9	24 VIII
<i>Crataegus turkestanica</i>	20 VIII	23 VIII	6,2	н/в	13 VII	7,7	8 VII
<i>Padellus mahaleb</i>	15 VIII	25 VIII	5,6	"	11 VIII	10,4	16 VIII
<i>Rosa canina</i>	14 VIII	н/в		"	5 VIII	6,0	2 VIII
<i>Celtis caucasica</i>	н/в	"		"	24 VIII	6,3	16 VIII

Примечание. Здесь A — средняя за 6—8 лет дата наблюдения; σ — среднее квадратическое отклонение, сут; н/в — листопад не выражен; 1972 и 1981 гг. — аномально влажные годы.

Темпы летнего и осеннего угасания некоторых кустарниковых видов по высотному профилю в Башкызылсае в 1981 г.

Высота над ур. моря, м	Дата перехода феномежи количеством особей			γ	Средняя раз- ность, сут
	25 %	50 %	75 %		
Начало летнего листопада <i>Lonicera altmannii</i> — <i>L. tianschanica</i>					
1200	22,2 VI	24,8 VI	28,1 VI	5,9	34,1
2250	26,5 VII	29,8 VII	31,0 VII	4,5	
Разность, сут	34,3	35,0	32,9	—	
Начало осенней раскраски листьев <i>Padellus mahaleb</i>					
1200	8,0 IX	10,2 IX	12,5 IX	4,5	—9,0
2250	31,5 VIII	1,2 IX	2,1 IX	1,6	
Разность, сут	7,5	9,0	10,4		

Примечание. γ — продолжительность интерквартильной области кумуляты, сут.

Продолжительность интерквартильной области в фазах плодосозревания весьма значительная — для *Rgopus sogdiana* растягивается до 8—12 сут, и темпы сезонного развития в субсезон летнего листопада замедленные, сопоставимые с таковыми лишь в субсезоны начала вегетации и осенней вегетации трав (см. табл. 5.8). Растительность в этот субсезон находится в состоянии депрессии.

Цветение травянистых ксерофитов идет на убыль. Длительноцветущие растения (*Origanum tyttanthum*, *Ziziphora pedicellata*, *Galatella coriacea*) в сезоны с наиболее жесткими условиями засухи (сумма накопленных положительных температур к середине августа достигает в среднегорье 2700—2900 °С, гидротермический коэффициент равен 0, влажность верхних горизонтов почвы на склонах разных экспозиций 0—5 %, период без дождей 2,5 месяца) прекращают цветение, с тем, чтобы с начала сентября, с падением уровня средних суточных температур дать цветки из оставшихся цветочных почек. В нижней полосе среднегорья на склонах западной экспозиции зацветание *Galatella coriacea* в такие засушливые сезоны отодвигалось с начала июля на начало

сентября и заканчивалось в последней декаде сентября (Лынов, 1986д). На графиках сезонного развития для сообществ среднегорного пояса нисходящая ветвь кривой цветения обычно повторяет кривую падения влажности почвы верхних горизонтов (см. рис. 4.1). Кривые начала отмирания и полного высыхания на графиках сезонного развития травяных типов растительности в субсезон летнего листопада имеют тенденцию к расхождению, т. е. время полного высыхания у растений, выпадающих поздно, увеличивается сравнительно с раннелетним периодом, когда выпадают преимущественно гемизафемероиды. Для растений, продолжающих в этот период вегетацию, характерно совмещение на одной особи (это относится и в целом к сообществу) разнохарактерных фенологических фаз: цветения, плодосозревания, начала высыхания, полного высыхания отдельных органов, а для некоторых видов и появления розетки новых листьев. Несмотря на такое разнообразие фенологических фаз аспект ландшафта, особенно на освещенных склонах, определяется отмирающей или высохшей растительностью, точнее ее надземной частью.

Следует отметить, что глубина летнего покоя коррелирует с интенсивностью процессов осенней вегетации и готовностью вегетировать зимой (Ceccarelli, Somarogo, 1983).

Примером активного приспособления и переживания летней засухи является сезонное развитие орехового леса *Juglans regia* — *Brachypodium sylvaticum*. Запас влаги в мощных почвах даже в середине июля огромен — в слое 50 см около 100 мм, в слое 200 см — около 350 мм. В начале июля разница температур под пологом леса и на открытом склоне южной экспозиции достигает 10—12 °C утром и 6—9 °C после полудня, относительная влажность воздуха в начале августа под пологом леса не снижается ниже 35 %, а на открытых склонах может быть в пределах 15—25 %. Явления летнего листопада в ореховом лесу менее заметны, чем в кустарниках по соседству; прекращение вегетации у половины растений отмечено только в конце сентября — начале октября. В Башкызылсае в нижней полосе среднегорья прекращение вегетации половины растений под пологом яблонника (*Malus sieversii* — *Impatiens parviflora*) отмечается к концу августа, а летний листопад более заметен.

В субсезон летнего листопада из-за понижения скорости фенологического процесса, депрессии в сезонном развитии допускается редкое посещение объектов наблюдения — через 4—6 сут.

Ввиду охвата засухой значительных пространств по высотному профилю высотный фенологический градиент в субсезон летнего листопада наименьший — в пределах 1,2—2,0 сут, хотя в пределах высокогорья его значение остается относительно высоким (см. ниже табл. 6.5).

5.5. ОСЕНЬ

5.5.1. Субсезон осеннего расцвечивания листьев

В начале осени продолжается засуха, но резкое снижение теплообеспеченности, в том числе и балластного тепла, отличает первый ее субсезон по гидротермическим условиям от предшествующего летнего субсезона. Субсезон осеннего расцвечивания листьев начинается с первой волной холода, охватывающей обширную территорию Средней Азии (Бабушкин, 1964а) в конце августа—начале сентября. В некоторые годы ночные понижения температур запаздывают на 10—12 дней. Режим погоды по-прежнему устойчивый, антициклонический. В иные годы в сентябре продолжается накопление балластных температур (средние суточные выше 20 °С) за счет высоких дневных. Минимальные ночные температуры понижаются в среднегорье до 8—12 °С. Понижение температур обуславливает некоторое смягчение засухи, хотя на северных экспозициях и под пологом леса продолжается дальнейшее истощение запасов почвенной влаги до уровня 2—7 % массы почвы. Уменьшается продолжительность дня — фактор дискомфорта в развитии растительности. К концу субсезона выпадают в виде ливней дожди, коэффициент ГТК за полумесячные периоды резко колеблется от 0 до 1,0 (в Сары-Челеке — до 3,0), соответственно показатель неустойчивости, рассчитанный по этому коэффициенту, один из самых высоких — в пределах 1,08—1,80 (см. ниже табл. 5.16).

Продолжающаяся засуха определяет состояние растений и растительности: в этот субсезон отмечается максимальное (для всего года) количество видов растений в сообществах, находящихся в покое или частично

затронутых фазами угасания (Лынов, 1984б); в аспектах растительных сообществ преобладают желтые и бурые тона отмирающей растительности даже на склонах северной экспозиции; в наборе фенофаз преобладают фазы угасания. Кроме индикаторных фенологических фаз, к которым следует отнести фазы высыхания надземной части, осеннее расцветивание листьев, осенний листопад, плодосозревание, в этот субсезон отмечаются фазы окончания цветения травянистых ксерофитов, появление возобновления — листочков розеток некоторых летне-зимнезеленых растений (*Alcea nudiflora*, *Origanum tyttanthum* и др.), окончание листопада у некоторых кустарников (*Lonicera altmannii*, *Lonicera lanata*, *Amygdalus petunnikovii*). Как отмечалось выше (см. п. 5.4.2), в начале осени при снижении уровня температур возобновляется цветение у некоторых травянистых ксерофитов (*Galatella coriacea*, *Origanum tyttanthum*). Интересный пример — цветение *Atraphaxis virgata*; эта фаза продвигается сверху вниз, с высотного уровня 1800 м до подножия гор, т.е. в направлении, противоположном весеннему движению, с градиентом 0,4—0,8 сут на 100 м высоты. По всему высотному профилю отмечается высыхание растительности на склонах северной экспозиции, а также под пологом леса.

Осенний листопад в среднегорье начинается немногим позже, чем листопад одноименных видов в нижней полосе субальпийского пояса: градиент продвижения фазы вниз составляет 0,8—1,0 сут. В сезон с особо жесткими условиями летней засухи, каким в Башкызылсае был 1977 г., наблюдается инверсия в фенологических фазах начала и массового окрашивания: листья желтой и оранжевой окраски вначале появляются на высотном уровне 1500—1700 м, затем — у верхней границы среднегорного пояса (2200—2500 м) и в последнюю очередь — в нижней полосе среднегорного пояса. Это позволяет предполагать, что условия летней засухи в определенной мере сказываются на сроках начала осенних фаз. Практически одновременно — в первых числах сентября — начинается осенний листопад в разных пунктах на одной широте. Осенняя окраска листьев — желтая, оранжевая и их различные вариации — позволяет растениям полнее использовать солнечную энергию (Одишария, 1974). Листья большинства ксерофитов (*Celtis caucasica*, *Crataegus pontica*, *Rosa maracandica*) приоб-

ретают желто-бурую окраску, что можно объяснить продолжающимся воздействием засухи, которая прекращается в конце сентября—начале октября. В табл. 5.12

Таблица 5.12

Соотношение (%) опавших и оставшихся листьев в кронах деревьев и кустарников на высотном профиле в Башкызылсае
14—15 сентября 1981 г.

Растение	Высота над ур. моря, экспозиция		
	1200 м, южная	1400 м, северная	2250 м, южная
<i>Malus sieversii</i>	20/25/18/12/25	23/22/10/12/33	5/0/56/18/21
<i>Prunus sogdiana</i>	20/23/22/22/13	20/18/11/23/28	1/0/0/8/91
<i>Spiraea hypericifolia</i>	61/26/0/13/0	18/41/11/26/4	1/3/26/18/52
<i>Lonicera nummulariifolia</i>	42/42/16/0/0	36/24/16/2/22	12/11/38/12/27
<i>Celtis caucasica</i>	8/8/20/22/42	6/12/25/18/39	Не произрастает
<i>Sorbus persica</i>	Не произрастает	35/24/23/18/0	4/3/24/37/32
<i>Berberis integrifolia</i>	То же	Нет наблюдений	12/7/26/42/13

Примечание. Цифры (в процентах) означают: опад/летнеокрашенные листья/светло-зеленые/осеннеокрашенные/зеленые.

показано, с какой интенсивностью на разных высотах и экспозициях проходят в середине сентября летний и осенний листопады. В ней представлены средневзвешенные значения из подсчета по 5—10 особям. Из анализа данных следует, что в начальный период осени у верхнего предела распространения лиственных деревьев и кустарников преобладают признаки осеннего листопада, а в нижней полосе среднегорья — признаки летнего. У *Malus sieversii*, встречающейся на верхней границе распространения на открытых склонах, зеленых листьев в процентном отношении оказалось меньше, чем в среднегорье, где деревья растут у родников и на склонах северной экспозиции. В холодновлажном Сары-Челеке кроны деревьев и кустарников у верхней границы их распространения окрашиваются ярко, по-осеннему. Расцветивание листьев начинается под пологом леса, однако темпы фаз угасания здесь не велики, и листопад

завершается на 10—15 дней позже (Елагин, 1963; Пясецкая, 1981).

Разногодичные колебания в осенних фазах угасания: расцвечивания листьев и начала осеннего листопада — незначительные; средние квадратические отклонения σ , как и в сезон цветения травянистых растений (см. п. 5.4.1), небольшие (табл. 5.13), что говорит о возросшем влиянии эндогенных причин. На определяющее значение эндогенного фактора на сезонное развитие в начале осени указывают исследователи в других регионах (Елагин, 1963; Шульц, 1970б; Anderson, 1974; Булыгин, 1980). Повышение роли эндогенного фактора в фазах начала осени следует рассматривать как необходимую меру в плане подготовки растений к неблагоприятным условиям внешней среды, которые могут оказаться для них катастрофическими.

В среднегорье отмечается тесная связь между сроками начала осенней расцветки листьев *Juglans regia* и ночными понижениями температур воздуха до 8—10 °C ($r=0,87$ при $t=2,1$), т.е. чем позже приходят эти температуры, тем позже и начало расцвечивания. Однофакторный дисперсионный анализ показал значительное влияние фактора «минимальные температуры воздуха» в районах с низкой теплообеспеченностью и отсутствие такого влияния в засушливых районах (табл. 5.14), где разногодичные колебания внешних условий в последнюю декаду августа не достигают больших значений, а осеннее расцвечивание листьев выражено не так ярко, как в первом случае.

Для субсезона осеннего расцвечивания характерны высокие темпы развития, особенно в фазах угасания (расцвечивания листьев, листопада), продолжительность интерквартильной области кумуляты при переходе межи совокупностью особей одного вида снижается до 2—4 сут (табл. 5.13), т.е. примерно того же порядка, что и в субсезон цветения травянистых растений. Снижение величины этого показателя обусловлено колебанием внешних условий внутри сезона (Лынов, 1985в), а также связано с уменьшением разногодичных колебаний в фенологических фазах — с величиной σ . Хотя вхождение в фазу происходит быстро, сама фаза (расцвечивание, листопад) проходит малоинтенсивно; в фазе массового расцвечивания листьев интерквартильная область удлиняется у *Juglans regia* до 12 сут. Тем не менее

Таблица 5.13

Показатели сезонного развития растений осенью в среднегорье Башкызлысая и Сары-Челека

Растение	Фенофаза (межа)	Башкыздысай, 1976—1983 гг.			Сары-Челек, 1966—1973 гг.	
		A	σ	γ	A	σ
Субсезон осеннего расцветивания листьев						
<i>Prunus sogdiana</i>	Начало осеннего расцветивания	1 IX	3,7	4	1 IX	4,0
<i>Juglans regia</i>	То же	1 IX	3,1	3	3 IX	3,5
<i>Armeniaca vulgaris</i>	"	3 IX	5,3	2	20 IX	3,9
<i>Crataegus pontica</i>	Начало созревания плодов	10 IX	4,0	3	20 IX	4,2
<i>Lonicera lanata</i>	Конец листопада	Не произрастает			21 IX	6,4
Субсезон осеннего листопада						
<i>Lonicera altmannii</i>	Конец листопада	10 X	6,2	5	Не произрастает	
<i>Abelia corymbosa</i>	То же	Не произрастает			15 X	4,5
<i>Cerasus erythrocarpa</i>	"	26 X	10,9	7	23 X	7,3
<i>Armeniaca vulgaris</i>	"	30 X	5,6	5	8 XI	6,1
<i>Juglans regia</i>	"	31 X	5,2	11	20 X	4,6
<i>Prunus sogdiana</i>	"	22 XI	10,3	14	11 XI	6,6

Примечание. Здесь A — средняя дата; σ — среднее квадратическое отклонение, сут.; γ — продолжительность интерквартильной области кумуляты, сут.

**Термический режим и начало осеннего расцветивания листьев
в среднегорье Сары-Челека и Башкызылсая**

Растение	Дисперсионные комплексы по фенофазам			
	Сары-Челек		Башкызылсая	
	1969 г., 8—10 °C	1970 г., 15—18 °C	1978 г., 11—12 °C	1980 г., 15—16 °C
<i>Prunus sogdiana</i>	25 VIII	2 IX	3 IX	3 IX
<i>Padellus mahaleb</i>	29 VIII	11 IX	2 IX	1 IX
<i>Crataegus pontica</i>	2 IX	14 IX	1 IX	30 VIII
<i>Rosa canina</i>	6 IX	5 IX	31 VIII	30 VIII
<i>Ulmus androssovii</i>	6 IX	20 IX	Не произрастает	
<i>Ulmus carpini-folia</i>	—	—	24 VIII	25 VIII
<i>Juglans regia</i>	8 IX	6 IX	27 VIII	31 VIII

$$n=6, \eta^2=0,43 \text{ (43 \%)}, F=7,5, F_{\text{табл.}}=5,0 \text{ при } P>0,95$$

$$n=6, \eta^2=0,01, F=0,08, F_{\text{табл.}}=5,0 \text{ при } P>0,95$$

Примечание. Здесь n — число фенологических фаз; η^2 — степень факторного влияния; F — критерий Фишера достоверности влияния; P — уровень значимости. Минимальные температуры воздуха взяты в третьей декаде августа — в первой декаде сентября; дисперсионные комплексы строились отдельно для Сары-Челека и Башкызылсая.

и расцветивание и листопад в субсезон осеннего расцветивания листьев проходят интенсивнее, чем идентичные фазы в предшествующий субсезон летнего листопада. Если начало осенних фаз угасания вызывается в основном эндогенными причинами, то их ход и интенсивность зависят от внешних условий: темпы листопада ускоряются от заморозков — это характерно и для последующего субсезона (Шульц, 1979), — от совместного воздействия усиленного дневного освещения и ночных понижений температур (Шульц, 1957), от колебаний в теплообеспеченности (Томкус, 1966), от понижения температуры почвы (Елагин, 1976). Вновь, как и весной, в начальный субсезон осени, так же как и в последующие, проявляются термические инверсии, в частности, в котловинах, у подошвы склона расцветивание листьев

начинается несколько раньше, что имеет место и в других регионах (Галахов, 1956). Дожди, начинающиеся несколько раньше обычных сроков (в начале—середине сентября), ускоряют листопад, но не влияют на возобновление вегетации летне-зимнезеленых трав, озимых эфемероидов и гемиефемероидов: розетки и всходы появляются не раньше третьей декады сентября.

Осенние явления, как указано выше, более выражены в районах с пониженной теплообеспеченностью, чему способствуют внешние условия, несущие отпечаток осени; в засушливых районах первый субсезон осени — это скорее всего продолжение летней засухи на пониженном термическом уровне. Следует добавить, что в среднегорье Гиссарского хребта осень по-настоящему начинается с выпадением осенних дождей — в конце сентября—начале октября.

Как указано выше, определенная инерция условий субсезона летнего листопада ощущается в начале осени, хотя степень влияния несравнимо ниже, чем это отмечается в период оптимального развития. Условия субсезона осеннего расцветивания на последующее развитие, в частности, на ход осенней вегетации травянистых растений, не влияют — субсезон обособлен.

Как отмечает Н. Е. Булыгин (1980), осенью фазы угасания обособлены, а фазы плодосозревания связаны с предыдущими субсезонами: в этих фазах сохраняется определенная связь с термическим фактором.

Вследствие высоких темпов развития посещения объектов наблюдения рекомендуются частыми — через 1—2 сут: в начальный субсезон накопление изменений, уловимых глазом, происходит быстро (Лынов, 1987а).

5.5.2. Субсезон осеннего листопада

С выпадением первых осенних дождей прекращается летне-осенняя засуха, резко понижается теплообеспеченность, уменьшается продолжительность дня. За полтора месяца субсезона осеннего листопада поступление тепла (от уровня 0 °С) на метеостанции Башкызылсай (1200 м) равно 360 °С, за счет адвекции теплоресурсы снижены даже по сравнению с ФАР (см. табл. 4.13). Режим погоды неустойчивый, циклонический, контрастность с предыдущим субсезоном значительная, такая же, как при переходе между субсезонами цветения трав и летнего

листопада. ГТК повышается до значений 1,5—3,0. Колебания внешних условий внутри сезона, наоборот, снижаются: ПНУ, рассчитанный на базе полумесячных ГТК, равен 0,56 (см. ниже табл. 5.16). После прохождения над Средней Азией второй волны холода (Бабушкин, 1964а) термическая напряженность резко уменьшается: средняя суточная температура в среднегорье Башкызылсая опускается с 15°C в начале октября до 5°C в середине ноября. Температура поверхностных слоев почвы выравнивается с температурой воздуха, в дальнейшем почва отдает тепло в большей степени, чем воздух приземных слоев атмосферы.

Недостаток тепла ускоряет процессы листопада деревьев и кустарников (Елагин, 1963), отпада надземной части длительновегетирующих трав. Большой разброс сроков массового листопада по годам, что видно из табл. 5.15 (средние квадратические отклонения для мно-

Таблица 5.15

Фенологическая характеристика осеннего листопада (1200 м, южная экспозиция)

Растение	Сары-Челек				Башкызылсай	
	массовое		окончание		массовое	
	A	σ	A	σ	A	σ
<i>Malus sieversii</i>	10 X	9,7	11 XI	7,3	23 X	3,4
<i>Celtis caucasica</i>	15 X	12,4	13 XI	3,6	21 X	7,5
<i>Padellus mahaleb</i>	24 X	8,5	6 XI	6,3	20 X	7,5
<i>Crataegus pontica</i>	23 X	12,3	9 XI	7,1	16 X	4,6
<i>Rosa canina</i>	14 X	5,0	9 XI	4,7	15 X	6,5

Растение	Башкызылсай		Рамит, 1975 г.	
	скончание		массовое	окончание
	A	σ		
<i>Malus sieversii</i>	22 XI	19,2	27 X	28 XI
<i>Celtis caucasica</i>	20 XI	9,6	17 XI	10 XII
<i>Padellus mahaleb</i>	18 XI	8,5	2 X	10 XI
<i>Crataegus pontica</i>	10 XI	6,2	8 XI	20 XI
<i>Rosa canina</i>	6 XI	3,7	27 X	18 XI

Примечание. Здесь A — средняя дата за 7—8 лет; σ — среднее квадратическое отклонение, сут.

гих пород достигают 7—12 сут), помимо лабильности в сроках внешних факторов, может быть объяснен и технической причиной — невозможностью точно зарегистрировать межу (рубеж) массового листопада (Батманов, 1967). Анализ данных из табл. 5.13 и 5.15 говорит о том, что в районе с теплообеспеченной осенью окончание листопада регистрируется позже, чем в Сары-Челеке с его холодной осенью. Менее устойчиво окончание листопада и по срокам: средние квадратические отклонения в целом выше, чем в необеспеченном теплорайоне (табл. 5.15), и различие двух рядов из (Сары-Челек и Башкызылсай), рассчитанное по критерию χ^2 , оказалось существенным только при малоприемлемом значении вероятности $P > 0,10$, что подтверждает мысль о неустойчивости фенодат. В Башкызылсае, как показала проверка интегральным методом, окончание листопада растягивается: продолжительность интерквартильной области кумуляты (25—75 %) при устойчивой ясной погоде у разных видов равна 5—12 сут (Лынов, 1984а). Еще более значительна разница в пользу теплообеспеченных районов в сроках окончания листопада при сравнении одноименных растений в субальпийском поясе. Сроки окончания листопада в среднегорье, по-видимому, регулируются эндогенно, поскольку большинство видов сбрасывают листву задолго до установления постоянного снежного покрова: подсезон глубокой осени (осенней вегетации травянистых растений), когда деревья и кустарники находятся в безлиственном состоянии, составляет 15—30 сут в холодновлажном районе и 20—45 сут в теплообеспеченном Башкызылсае. В аномально теплую осень сроки окончания листопада ненамного отличаются от средних многолетних (см. табл. 4.9). За счет эндогенной регуляции достигается упреждение неблагоприятных внешних условий поздней осени — снегопадов и морозов. На нечеткость воздействия эндогенных причин указывает растянутость сроков окончания листопада: у *Cerasus erythrosagra* интерквартильная область перехода межи окончания листопада продолжается 8—11 сут.

Первые обложные дожди служат толчком для возобновления вегетации: начинается отрастание прикорневых розеток летне-зимнезеленых трав (*Centaurea squarrosa*, *Achillea millefolium*), появляются всходы озимых эфемероидов и гемиефемероидов, а в иные годы всходы эфе-

меров (только при условии высокой теплообеспеченности). Осенний оптимум вегетации существенно отличается от основной весенне-летней вегетации отсутствием цветущих трав, ограниченным числом вегетирующих видов — не более 45—50 % числа весенних, незначительной продуктивностью зеленой массы даже по сравнению с весенним периодом (конец февраля — середина апреля) с такими же гидротермическими условиями. Возобновление вегетации — появление розеток листьев и всходов — растягивается у отдельных видов (а также у особей одного вида) на 30—40 сут и не связано с гидротермическим режимом, что указывает на внутренние причины — на необходимость прохождения стадии органического покоя. В районах с низкой теплообеспеченностью осенняя вегетация травянистых растений не проявляется ежегодно даже на склонах южной экспозиции в среднегорье.

Набор фенологических фаз, в частности индикаторных, ограничен пассивными — осеннего расцветивания, листопада, высыхания надземной части — и фазой возобновления вегетации. Все фазы, как указано выше, характеризуются широкими разногодичными колебаниями в сроках и значительной интерквартильной областью кумуляты — этим период осеннего оптимума развития отличается от весенне-раннелетнего периода оптимального развития. Переход к субсезону резкий — 1—2 дня обложного дождя и начинают зеленеть склоны. Но разногодичные колебания и в индикаторной фазе начала субсезона и в индикаторной фазе его окончания (опад последних листьев *Prunus sogdiana* и *Malus sieversii*) значительны. Внешние условия субсезона осеннего листопада в определенной мере влияют на развитие растений в последующем: инерция сказывается через накопление тепла и через развитие надземной части вегетирующих растений. Последнее обстоятельство сказывается на перезимовке и весеннем развитии растений (Русанова, Кочетова, 1979). В субсезон осеннего листопада существенное значение приобретают экспозиционные различия в распределении тепла и термические инверсии. Из-за депрессии в развитии допускается редкое посещение объектов наблюдения — через 2—4 сут.

5.5.3. Субсезон осенней вегетации травянистых растений (глубокой осени)

Двойное название субсезона обусловлено тем, что в районах с недостаточной теплообеспеченностью осенняя вегетация не выражена. Последний осенний субсезон является продолжением субсезона осеннего листопада на пониженном термическом уровне. Соотношение тепла и влаги неблагоприятно для растений из-за низкой теплообеспеченности. Ненастная погода приобретает характер снегопадов, а после ненастья обычны продолжительные — по несколько суток — морозы. В верхней полосе среднегорья в декабре, как правило, устанавливается зимний режим, в нижней полосе зима вначале закрепляется на склонах северной экспозиции. В иные годы субсезон сокращается до нуля, т. е. листопад смыкается с обильными снегопадами, после чего устанавливается зима. Таким образом, разногодичные колебания погодных явлений имеют весьма широкие пределы. При теплообеспеченной осени усиленно вегетируют травянистые растения, и склоны южных экспозиций приобретают зеленый аспект. Рост травянистых растений продолжается до начала—середины декабря и прекращается с установлением постоянного снежного покрова, но чаще при понижении температуры воздуха до отрицательных значений: при промерзании почвы вегетация прекращается, растения «консервируются» на зиму. Эпизодические кратковременные заморозки не приостанавливают накопления зеленой массы, в иные годы представляющей значительный вклад в общую фитомассу, продуцируемую в течение года (Каримов, 1981). Рост и накопление зеленой массы определяет температурный фактор. Проведенный дисперсионный анализ по материалам, характеризующим условия и продуктивность осенней вегетации в ассоциации *Amygdalus spinosissima* за шесть лет, не выявили существенного влияния осадков, но показали влияние сумм температур и совместное влияние температуры и осадков. При низких температурах в ноябре и первой половине декабря увлажнение становится сдерживающим фактором. Как указано выше, в районах с низкой теплообеспеченностью на склонах южной экспозиции осенняя вегетация травянистых растений наблюдается не ежегодно, продуктивность зеленой массы в середине ноября здесь ниже, чем в среднегорных сообществах теплообеспеченных районов — соответственно

4—8 и 6—27 г/м² в воздушно-сухом состоянии (Лынов, 1981в). На склонах северной экспозиции в верхней полосе среднегорья (1800—2200 м) травянистые растения, как правило, не вегетируют.

В северных и центральных районах горной Средней Азии растения в период осенней вегетации наращивают массу, но новообразования органов, внешне заметного, нет. Развитие растений в преддверии относительно суровой зимы сдерживается здесь эндогенными причинами. Но в отличие от эндогенного воздействия в начале лета и в начале осени эти причины в субсезон глубокой осени основываются на воздействии холодом. В Таджикистане, в предгорьях и в низкогорье, осенняя вегетация продолжается и зимой; здесь, наряду с накоплением фитомассы, происходит и новообразование органов, которое правомерно принять за фенологические фазы: кущение и колошение злаков, бутонизация разнотравья (Каримов, 1981).

Если в ноябре после продолжительных морозов устанавливается теплая погода, то создаются условия для бутонизации, облиствения и зацветания некоторых кустарников: *Lonicera altmannii*, *Lonicera lanata*, *Spiraea hypericifolia*, что отмечено в среднегорье Башкызылсая в 1986 г.

Считается, что период безлиственного состояния характеризует суровость зимы: чем раньше опали листья и дольше безлиственное состояние, тем суровее зима (Oredsson, 1975). Однако в Сары-Челеке зима гораздо суровее, чем в Башкызылсая, но субсезон глубокой осени в первом пункте короче в среднем на 15 сут. Как указано выше (см. п. 5.5.2), успешность развития осенневегетирующих трав во многом обуславливает успех их перезимовки, а также последующего весеннего развития.

Если долго не выпадает снег и не устанавливается снежный покров — граница субсезона — переход к зиме продолжительный, не резкий. Индикатор окончания субсезона — замерзание верхнего слоя почвы.

5.6. СЕЗОНЫ В ВЫСОКОГОРЬЕ

5.6.1. Весна

В верхней полосе среднегорья, в субальпийском и особенно в альпийском поясах, ход сезонного развития в первую половину вегетации во многом определяется

сроками схода снежного покрова, которые определяются, в свою очередь, его мощностью, теплообеспеченностью в конце зимы—начале весны (Восканян, 1982; Онипченко, 1983). Сдвиги в сроках фенофаз, образовавшиеся в результате позднего схода снежного покрова, сохраняются, конечно, постепенно уменьшаясь, до конца активной вегетации — до конца лета. Из-за обилия тающих масс снега весна в высокогорье обычно холоднее симметричного ей периода осени (Бабушкин, 1964а). Другим фактором, определяющим ход сезонного развития, в особенности весной, является краткость вегетационного периода в высокогорье — она обуславливает форсированные темпы развития, «сгущение» фенологических фаз, принадлежащих в среднегорье разным субсезонам и даже сезонам. Как считает А. П. Васьковский (1975), смещение сезонов наблюдается повсеместно в районах с пониженной теплообеспеченностью. В таком климате растения приспосабливаются, физиологически перестраиваясь, интенсивно используя энергетические ресурсы. Как правило, пороговые значения температур, суммы потребных активных температур для одноименных фенологических фаз в высокогорье ниже, чем в среднегорье, а коэффициенты корреляции сроков с суммами температур выше (см. табл. 4.1). Приспособлением к непродолжительному вегетационному периоду можно объяснить заложение и глубокую дифференциацию почек в предшествующий год — такое предварительное заложение наблюдается у большинства высокогорных видов растений, до 80—90 % (Восканян, 1982; Гамцелидзе, 1979). В этом же направлении «работает» и подснежное развитие растений (Калеткина, 1961). Несмотря на укороченный вегетационный период и интенсивный фенологический процесс генеративные фенологические фазы, в частности цветение, растянуты. Как упоминалось выше, растения способны сдвигать время цветения на период с благоприятными условиями (Ан, Грингоф, 1974). Ритмика растений в высокогорье пассивная, полностью определяется внешними агентами-синхронизаторами (Наринян, 1974); показатель эндогенного фактора $1/\sigma$ для весенних фаз в высокогорье значительно ниже, чем в среднегорье. Разногодичная изменчивость зависит, как указано выше, от сроков таяния снега. И если в среднегорье показатели влияния эндогенного фактора и темпов сезонного развития (σ и γ) свя-

когорье в определенной мере компенсируется интенсивной солнечной радиацией (Малышев, 1960, 1965; Чирков, Шаблевская, 1962). Физиология высокогорных растений существенно отличается в сравнении со среднегорными (Беденко, 1971); как правило, у них отмечается предварительная закладка и глубокая дифференциация почек (Нахуцришвили, Гамцемлидзе, 1984). В период цветения в растительных сообществах отмечается максимальная листовая поверхность (Поньомарева, 1959) и максимальный хозяйственный урожай (Коробова, 1982). Разгар цветения в растительных сообществах приходится на самое теплое время. Продолжительность цветения в популяциях отдельных растений увеличивается с высотой: по некоторым данным происходит удвоение продолжительности через 1200 м по высоте (Аггоуо et al, 1981). Увеличение продолжительности цветения заметно в районах с выраженной в верхних поясах засухой для эфемероидов и гемиэфемероидов, которые в условиях высокогорья переходят в разряд весенне-летнезеленых растений (см. табл. 3.3). Цветущие поздним летом растения сокращают продолжительность цветения под влиянием ранних августовских заморозков, а в субальпийском поясе засушливых районов сокращение продолжительности цветения объясняется воздействием проникающей в высокогорье засухи. Из-за краткости вегетационного периода в растительных сообществах в разгар цветения цветут большинство видов, несмотря на их принадлежность к разным экологическим группам, а зачастую и феноритмотипам; кульминация кривой цветения достигает 80—90 % (см. рис. 4.1). Из приводимого графика видно, что большинство растений отцветают летом; по данным для высокогорий Гиссарского хребта (Калеткина, 1974) летом цветут до 86 % видов. Как в начале лета, так и в конце имеет место накладка соседних сезонов — заметно участие весенних и осенних фенофаз, что объясняется пониженной теплообеспеченностью и краткостью теплого периода (Biebl, 1957; Васьковский, 1975). Выпадение из травостоя растений, относящихся в среднегорье к эфемероидам и гемиэфемероидам (*Corydalis ledebouriana*, *Solenanthus circinnatus*), приурочено к концу лета; в августе в наземной фитомассе появляется отпад текущего года (Лынов, 1984б). Незначительное участие весенних и осенних фенофаз только подчеркивает индикаторную роль типич-

заны прямой зависимостью (Лынов, 1985в), то в высокогорье такой связи нет из-за слабого влияния эндогенного фактора. Из внешних условий весной в высокогорье важнейшее — накопление тепла. Несмотря на приспособленность растений к низким температурам, сдвиги в сроках фенологических фаз от холодных аномалий могут быть весьма существенными. Кривые цветения на графиках сезонного развития высокогорных сообществ в весенний период круто вздымаются вверх, что говорит об интенсивном фенологическом процессе.

Интенсивное развитие растений весной предполагает частую посещаемость объектов фенологии либо обуславливает применение при наблюдениях редких посещений с корректировкой данных элементами интегрального метода фенологических наблюдений (Лынов, 1985а).

Из-за обилия снега в высокогорье весенний ландшафт почти в течение всего периода разрушающийся (таяние снега) и лишь к концу периода устанавливается развивающийся — весенний тип, с преобладанием зеленых аспектов.

5.6.2. Лето

В субальпийском и альпийском поясах в годовом цикле можно выделить один период оптимального развития растений — поздневесенне-летний — и один длительный период покоя, охватывающий осень, зиму и начало весны. Из-за низкой теплообеспеченности оптимального периода развития в высокогорье зачастую выражается сомнение в правомерности выделения летнего сезона. Однако поскольку в высокогорье набор типично летних фенологических фаз достаточно широк (цветение, плодосозревание у растений, гнездование у птиц и др.), лето как сезон довольно четко ограничивается от соседних сезонов (Борисова, 1972), хотя и характеризуется пониженной по сравнению со среднегорьем термической напряженностью. Летом высотный термический градиент составляет в Западном Тянь-Шане $0,4\text{--}0,5^{\circ}\text{C}$ (Лынов, 1981а), на Памиро-Алае $0,7^{\circ}\text{C}$ (Подольский, 1974) на 100 м высоты. На ход сезонного развития растений, в том числе и летом, существенно сказываются факторы продолжительности вегетационного периода и сроков схода снежного покрова, которые связаны между собой. Недостаток тепла в первую половину вегетации в высо-

вегетации. Но вхождение в фазу цветения для некоторых растений замедленное — для *Geranium ferganense* 5—13 сут. Объяснение следует искать в повышенной энергоемкости репродуктивных процессов (Larcher, 1983), что выражается и в замедлении темпов и в продолжительном цветении. В августе между окончания цветения, так же как и между высыхания надземной части, большинство растений проходит за длительный промежуток времени — 7—13(15) сут.

Частое явление в высокогорных долинах — отложение и последующее таяние остатков снежных лавин. Напряженность в термическом режиме высокогорий, разумеется, усугубляется охлаждающим влиянием снежных залежей, которые местами сохраняются до нового снега. Приснежные лужайки имеют своеобразный видовой состав: ритмика лужаек зависит от времени таяния и схода снега. Сравнивая графики сезонного развития приснежных лужаек и растительных сообществ на склонах (см. рис. 4.2), можно прийти к выводу, что различия в начале вегетации постепенно уменьшаются, но не исчезают до конца вегетации. Яркозеленый аспект — отличие лужайки от склоновых светлозеленых или побуревших лугов. Темпы сезонного развития лужаек отличаются интенсивностью, экспрессией.

Высокие темпы развития, интенсивный фенологический процесс в растительных сообществах высокогорья требуют частого посещения объектов наблюдения — через 2—4 сут, что не всегда возможно, учитывая трудоемкость исследований в высокогорье. В этих условиях неплохо зарекомендовал способ наблюдений, сочетающий элементы традиционного, условно-стандартного метода и интегрального метода, позволяющий получать достоверные результаты при полустационарной организации работ (Лынов, 1985а).

5.6.3. Осень

Осень, хотя и считается переходным сезоном, но в высокогорье в это время года преобладают фазы угасания, а в конце сезона — покой. Непродолжительность осени в высокогорье лишь подчеркивает форсированный характер сезонного развития растительности и всей живой природы. Недостаток тепла в сентябре в дальнейшем с установлением режима циклонического типа усугубляется.

ных летних — цветения, плодосозревания. Индикатор начала лета в альпийском поясе — сход снежного покрова на склонах северной экспозиции (исключая пригребневые надувы) или начало разгара цветения в растительных сообществах; индикатор окончания — начало рыжения лугов на склонах северной экспозиции. Сроки начала по годам широко колеблются, окончание — четко «привязано» к третьей декаде августа. В большей степени завися от теплообеспеченности, растения в летних фенологических фазах имеют повышенные коррелятивные связи с суммами температур, тем не менее к середине—концу лета значения коэффициента корреляции неуклонно снижаются (см. табл. 4.1). В высокогорье суммы потребных для вхождения в ту или иную фазу температур снижены по сравнению с одноименными фазами в среднегорье (табл. 4.1), пороговые значения температур также ниже. Температура засыхания травянистых растений в высокогорье по сравнению со среднегорьем понижена (Ан, Грингоф, 1974). Влияние эндогенного фактора в высокогорье ослаблено (Наринян, 1974), но уменьшение колебаний в сроках по годам к концу лета говорит в пользу его усиления (Лынов, 1980). В целом средние квадратические отклонения в сроках фенологических фаз в субальпийском и особенно в альпийском поясах выше, чем для сходных или одноименных фенофаз в среднегорье — летом в пределах 5—20 сут, что связано, как указано выше, с колебанием в сроках схода снежного покрова. Несмотря на короткий вегетационный период (активная его часть в альпийском поясе не превышает 2,5 месяца), фенологические аномалии при затяжных похолоданиях или, наоборот, при повышении температур могут достигать 20—25 сут (Лынов, 1980). Расхождения в сроках одноименных фаз на ключевых участках при одинаковом высотном уровне не слишком велики. Инерционное влияние условий предшествующего сезона (весны), в частности, сроков схода снега, как указывалось, довольно значительно и продолжительно. Пониженная теплообеспеченность в высокогорье, в диапазоне высот 2200—3300 м объясняет устойчивость высоких значений высотных фенологических градиентов — 4—5 сут (см. ниже табл. 6.5). Краткость вегетационного периода способствует интенсификации темпов сезонного развития, фенологического процесса; особенно это сказывается в первую половину

**Феноклиматическая характеристика сезонов и субсезонов
и Сары-Челека**

Сезон, субсезон	Период	ПНУ	σ	γ	Индикатор начала
Весна					
начало вегета- ции	$\frac{\text{II—IV}}{\text{III—IV}}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{5—9}{7—10}$	$\frac{8—10}{\text{до } 8}$	Всходы <i>Eremurus regelii</i> , <i>E. fuscus</i>
цветение дере- вьев и кустар- ников	$\frac{\text{IV—V}}{\text{IV—V}}$	$\frac{0,28}{0,40}$	$\frac{3—6}{4—6}$	$\frac{3—5}{4—6}$	Зацветание <i>Prunus sogdiana</i>
Лето					
цветение тра- вянистых ра- стений	$\frac{\text{V—VI}}{\text{V—VII}}$	$\frac{1,07}{0,73}$	$\frac{1—4}{1—4}$	$\frac{1—4}{2—4}$	Зацветание <i>Vicia tenuifolia</i>
летний листо- пад	$\frac{\text{VI—VIII}}{\text{VII—VIII}}$	$\frac{0,18}{0,22}$	$\frac{4—9}{4—10}$	$\frac{5—10}{7—14}$	Окончание дож- дей
Осень					
осеннее рас- цвечивание листьев	IX	$\frac{1,08}{1,80}$	$\frac{1—4}{1—4}$	$\frac{2—5}{—}$	Начало осеннего расцвечивания ли- стьев
осенний листо- пад	X—XI	$\frac{0,56}{—}$	$\frac{4—10}{4—8}$	$\frac{5—12}{—}$	Конец желтения листьев <i>Rhamnus cathartica</i>
осенняя веге- тация трав (глубокая осень)	$\frac{\text{XI—XII}}{\text{XI}}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{\text{до } 14}{\text{до } 15}$	$\frac{\text{до } 18}{—}$	Конец листопада <i>Prunus sogdiana</i>
Зима					
зимняя кон- сервация веге- тирующих трав	$\frac{\text{XII—II}}{\text{XII—III}}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{\text{до } 18}{—}$	$\frac{\text{до } 20}{—}$	Промерзание поч- вы Установление по- стоянного снежно- го покрова

Примечание. Здесь ПНУ — показатель нестабильности усло-
(в период XI—III вычислить не представляется возможным из-за
каторных фенофазах, сут; γ — продолжительность интерквартильной
какого-либо вида

Таблица 5.16

в среднегорном поясе (1200 м) Башкызылсая (над чертой)
(под чертой)

Преобладающие фенофазы	Аспект ландшафта	Влияние условий на последующие периоды
Распускание почек, возобновление вегетации трав	Буро-зеленый	Накопление влаги
Цветение деревянистых растений, эфемероидов и гемизфемероидов	Пестрый	
	Зеленый	Накопление тепла и влаги
Цветение гемизфемероидов и трав-мезофитов. Отпад эфемеров и эфемероидов	Светло-зеленый	Накопление тепла и влаги. Иссущение почв
Созревание плодов. Отпад трав. Цветение трав-ксерофитов. Летний листопад	Бурый на освещенных склонах	Накопление балластного тепла. Иссущение почв
Осеннее расцветивание листьев. Созревание плодов. Осенний листопад	Бурый и буро-зеленый	Нет
Листопад. Отпад трав. Осенняя вегетация	Бурый	Накопление тепла
Осенняя вегетация трав	Буро-зеленый	Нет
Покой	Бурый	
Покой	Пестрый	Накопление отрицательных температур
	Белый	

вий — колебание гидротермического коэффициента внутри субсезонов низких температур); σ — средние квадратические отклонения в индикаторных фенофазах, сут.

также представляет смену контрастных фенологических фаз, аспектов и состояний. Так, М. И. Пряхин (1963) установил, что в сухих разнотравных степях имеют место смены аспектов влажного луга, луга, степи и полупустыни. Смена «ликов» в растительных сообществах в течение вегетационного периода рассматривается К. В. Станюковичем (1982) как один из критериев при классификации растительности аридных областей.

Сезоны связаны между собой, причем влияние сказывается не только в смежных периодах, но и в отдаленных, с контрастным гидротермическим режимом (Лынов, 1986в). Как указано выше (см. п. 5.4.2), имеется связь между субсезоном летнего листопада и зимой, в частности между глубиной летнего покоя и интенсивностью процессов вегетации в так называемые вегетационные зимы. В большинстве субсезонов на сезонное развитие растений влияет инерция условий предшествующих периодов; субсезоны с дискомфортными внешними условиями через механизм эндогенной регуляции влияют упреждающе на ход сезонного развития: так сказывается влияние летне-осенней засухи, позднеосеннего неблагоприятного погодного режима.

Из предшествующей характеристики, а также из рис. 5.3 следует, что между внешними факторами, воздействием внутренних причин и темпами сезонного развития растений обнаруживается определенная связь. Термический режим (летом — условия засухи) существенно сказывается на фазах угасания: расцветивании листьев (летом — побурении), листопаде, отпаде надземной части растений. Эндогенный фактор влияет на сроки фенологических фаз, предшествующих листопаду и отпаду надземной части травянистых растений, сами же фазы угасания растянуты. Темпы сезонного развития растений возрастают в периоды с быстро меняющимися внешними условиями, интегральным показателем которых является ГТК, — в субсезоны цветения травянистых растений и осенней расцветки листьев.

На сезонное развитие растений в высокогорье оказывают воздействие внешние факторы, в первую очередь термический. Скорость фенологического процесса форсируется, однако в отдельных фазах и в конце лета темпы сезонного развития замедляются. Соответствие условий сезонному развитию в отдельные периоды показано на рис. 5.4.

ствия эндогенных причин на сезонное развитие растений далеко не одинакова (Шнелле, 1961). Вся кропотливая работа по расчету статистических показателей может оказаться бесполезной, если подобранные растения-ин-

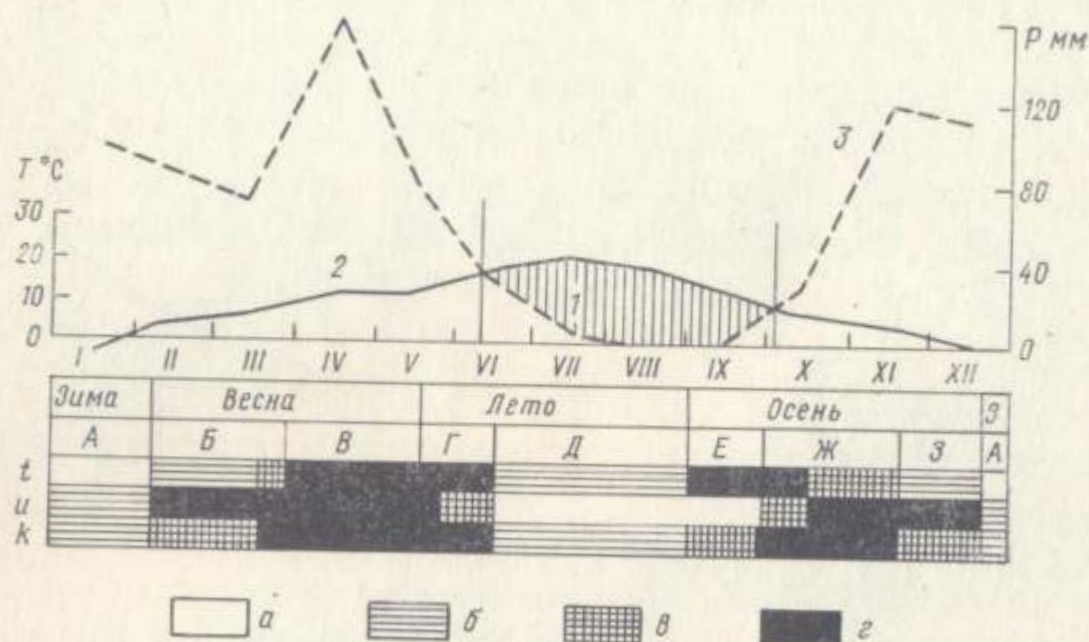


Рис. 5.4. Условия для развития растений в различные сезоны в среднегорном поясе Башкызылсайского участка (1200 м) Чаткальского заповедника.

1 — период засухи; 2 — средняя месячная температура, $^{\circ}\text{C}$; 3 — месячные суммы осадков, мм. Субсезоны: А — зимняя консервация вегетирующих трав, Б — начало вегетации, В — цветение деревьев и кустарников, Г — цветение травянистых растений, Д — летний листопад, Е — осенняя расцветка листьев, Ж — осенний листопад, З — осенняя вегетация трав. Условия: t — тепло, u — влага, k — комфортность для растений: а — минимум, б — пессимум, в — переходные, г — оптимум.

дикаторы не связаны тесно с сезонной ритмикой ландшафта в разрезе отдельных субсезонов (Шульц, 1970а). Сопряженность с субсезонами или фенологическими этапами должна подтверждаться математически — применением критериев Стьюдента и Фишера при принятом в биологии 5 %-ном уровне значимости (Булыгин, 1980).

Выявленные связи следует рассматривать как тенденции, так как применяемые показатели не отличаются математической строгостью. Продолжительность

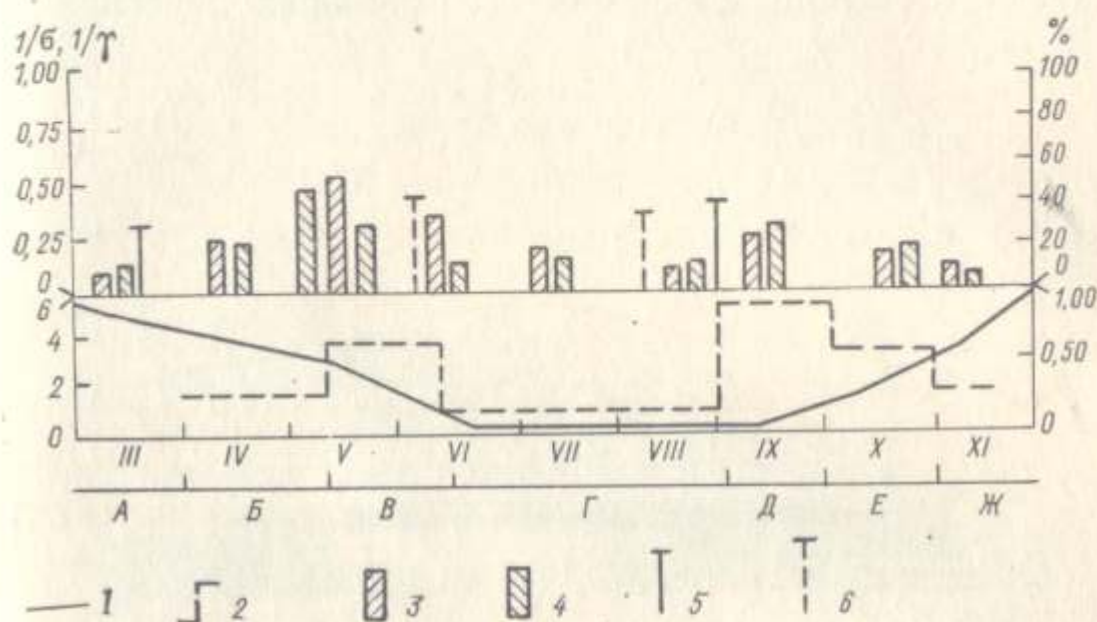


Рис. 5.3. Соотношение внешних условий, эндогенных причин ($1/\sigma$) и темпов сезонного развития ($1/\gamma$) растений в различные субсезоны вегетационного периода в среднегорном поясе Башкызлысайского участка Чаткальского заповедника.

Субсезоны: А — начало вегетации, Б — цветение деревьев и кустарников, В — цветение травянистых растений, Г — летний листопад, Д — осенняя расцветка листьев, Е — осенний листопад, Ж — осенняя вегетация травянистых растений. 1 — ход ГТК (выровненный), 2 — колебания ГТК по сезонам, 3 — показатель влияния эндогенного фактора ($1/\sigma$), 4 — показатель скорости изменения фенологического состояния ($1/\gamma$), 5 — влияние термического фактора, 6 — влияние фактора засухи на фенофазы отпада надземной части трав и фенофазу листопада. По оси ординат слева: внизу — ГТК; справа: внизу — колебания ГТК по субсезонам, вверху — влияние внешних факторов, % (использован показатель η^2).

интерквартильной области кумуляты, средние квадратические отклонения для разных групп растений и для различных фенологических фаз могут существенно варьировать в одном сезоне. Объединенные по группам эти показатели в соседних субсезонах не имеют строгих различий с позиций математической статистики — по критерию Фишера и по критерию χ^2 . Определение цифровых характеристик для каждого субсезона должно подкрепляться эколого-биологической интерпретацией, подбор индикаторных фенологических фаз (они перечислялись для каждого субсезона) должен быть строгим, поскольку реакция отдельных групп растений (экологических, феноритмотипов, фенологического поведения) на изменяющиеся условия внешней среды, степень воздей-

6. ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ И ФЕНОКЛИМАТИЧЕСКИЕ СВЯЗИ

6.1. ВЫСОТНО-ПОЯСНЫЕ И ШИРОТНО-РЕГИОНАЛЬНЫЕ СВЯЗИ СЕЗОННОГО РАЗВИТИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

В горной местности широтные различия климата на достаточно протяженной территории (порядка 3—7°) скрадываются выступающими на первый план особенностями климата, обусловленными высотным фактором, расположением хребтов, стоящих поперек влагонесущих воздушных потоков или, наоборот, в ветровой тени.

Для сравнения широтных различий в сезонной ритмике привлечены материалы по заповеднику «Рамит», расположенному в том же высотном диапазоне на 2,5° к югу. Как было указано выше, в районе Сары-Челекского заповедника условия увлажнения относительно комфортны по сравнению с соседними районами и другими рассматриваемыми ключевыми участками из-за расположения Чаткальского и Атойнакского хребтов, благоприятствующих перехвату и активизации влагонесущих воздушных масс. Термический режим во всех высотных поясах Башкызылсая и Рамита способствует повышенной испаряемости, раннему наступлению летне-осенней засухи. При движении к югу по горным системам Средней Азии возрастает годовая сумма солнечной радиации, увеличивается, хотя и незначительно, продолжительность безморозного периода, возрастает продолжительность летне-осенней засухи в основном за счет сдвига в сроках ее начала. При движении в этом направлении возрастает продолжительность периода общей вегетации, в частности, начало осеннего листопада на юге (в Рамите) сдвигается на 2—3 недели. Период активной вегетации в Рамите, наоборот, сокращается по сравнению с Сары-Челеком на 1,5—2 месяца; возрастает роль осенней вегетации травянистых растений — в Сары-Челеке не проявляется, в Башкызылсаяе — охватывает 40—50 % видов в растительных сообществах, в Рамите — до 75 % видов, причем в последнем пункте осенняя вегетация переходит, как правило, в зимнюю.

По этой же причине возрастает доля эфемерных и коротковегетирующих растений в сообществах: в Рамите в составе феноритмотипов преобладают эфемеры, эфемероиды, гемиефемероиды, а также летне-зимнезеленые травянистые растения. Одной из причин задержки весеннего развития растений в Сары-Челеке на 2—3 недели по сравнению с Башкызылсаем и Рамитом является сдвиг в сроках схода снежного покрова, что объясняется пониженным термическим уровнем во все сезоны и обилием осадков в Сары-Челеке.

Теплообеспеченность на профиле в Башкызылсае во все сезоны и субсезоны выше, чем на соответствующих высотных уровнях в Сары-Челеке (табл. 6.1); уменьшение сумм температур — положительных и балластных — в субсезон цветения трав кажущееся, за счет сокращения продолжительности периода; влагообеспеченность, наоборот, ниже, что обуславливает большую длительность субсезона летнего листопада.

Начало вегетации у древесных и кустарниковых видов растений различается в Сары-Челеке и Башкызылсае не более чем на полмесяца, но у травянистых растений короткой вегетации (эфемеров, эфемероидов, гемиефемероидов) разница в возобновлении вегетации и зацветании значительная — в иные годы до 25—30 дней. Это объясняется малоснежностью зимы и частыми оттепелями в январе и феврале в Башкызылсае: после окончания периода органического покоя в конце января эти растения реагируют на оттепели возобновлением вегетации. Сумма активных (от 0 °C) температур, необходимых для начала вегетации и для зацветания коротковегетирующих растений, по годам значительно колеблется — коэффициент вариации составляет 50—60 %. Существенная разница в сроках фенологических явлений весной обусловлена различиями в сроках схода снежного покрова, в термическом режиме субсезона начала вегетации и в меньшей мере — термическим режимом середины—конца зимы. В засушливых районах эти величины различаются менее четко, однако тенденция сохраняется.

Анализируя биоклиматические показатели на графиках, а также и цифровые показатели, можно уточнить границы высотных поясов, признать наибольшую приемлемость той или иной поясной схемы, обилие которых и несогласованность между собой приводят к разного

Характеристика гидротермического режима в среднегорье (1200 м) Сары-Челека и Башкызылсай

Сезон, субсезон	Продолжительность, сут		Сумма температур (нарастающим итогом), °С				ГТК		
			положительных		балластных				
	1	2	1	2	1	2	1	2	
Весна									
Начало вегетации	25—35	30—50	125 (55)	170 (41)			—	Выше 4,0	
Цветение деревьев и кустарников	40—45	45—55	545 (35)	710 (31)			6,0—3,0	5,0—2,0	
Лето									
Цветение травянистых растений	45—65	28—33	1805 (15)	1420 (14)	290 (44)	120 (92)	3,0—0,9	1,5—0,7	
Летний листопад	35—45	70—75	2420 (9)	2920 (8)	770 (34)	1620 (11)	1,8—0,0	0,3—0,0	
Средние суточные температуры									
Осень									
Осеннее расцветивание листьев	28—30	30—32	15—10	19—16			0,0—3,0	0,0—1,0	
Осенний листопад	45—50	35—40	10—2	14—3			Выше 5,0	1,5—3,0	
Осенняя вегетация трав (глубокая осень)	30—35	30—40	2...—4	8...—1					

Примечание. 1 — Сары-Челек, 2 — Башкызылсай; балластные температуры взяты выше 20 °С; в скобках приведены коэффициенты вариации; ГТК Г. Т. Селянинова рассчитан по полумесячным периодам — на начало и конец субсезона.

рода недоразумениям. Так, в условиях Северо-Восточного Приферганья выявилась наибольшая приемлемость схемы поясности, разработанной Е. М. Лавренко и С. Я. Соколовым (1949): пояс полынно-солянковых пустынь — до 700 (900) м; степных редколесий, эфемеровых степей и лугов — 700 (900) — 1100 м; лесной (лесостепной), 1100 — 2200 м; субальпийский, кустарниково-луговой — 2200 — 2700 м; альпийский выше 2700 м (Лынов, 1975). Эта поясная схема в целом совпадает с генерализованной схемой В. Н. Павлова (1980), принятой в качестве рабочей, различаясь лишь в деталях.

Сезонное развитие гемизфемероидов (эремурусы, ячмень, пустынноколосник) и мезофитов (вика тонколистная) проходит так, чтобы к началу летней засухи, начинающейся в Башкызылсае с середины июня, а в Сары-Челеке — со второй половины июля, растения этих групп завершили в основном развитие надземной части или хотя бы плодосозревание. При обеспеченности влагой растениям более выгоден сдвиг фазы цветения на поздний период с удлиненным световым днем (Шульц, 1970б), что и подтверждается при сравнении ритмики растений в среднегорье районов, различающихся по теплообеспеченности. Разница в сроках одноименных фенологических явлений к началу лета несколько увеличивается — до 18—22 сут (в среднем по 6—8 фенофазам), хотя необходимая сумма температур различается мало (табл. 6.2). Летние фазы генеративного цикла мало зависят от сумм температур (Шульц, 1975), к тому же в теплообеспеченных районах, как сказано выше, накапливаются балластные температуры, нейтральные или отрицательно влияющие на сезонное развитие, особенно в субсезон летнего листопада (Чирков, Шаблевская, 1962). Ускоряющее влияние на цветение травянистых растений короткой вегетации и мезофитов за полмесяца—месяц оказывает надвигающаяся засуха (Шульц, 1970б; Лынов, 1983). Сроки начала цветения у растений этих групп в среднегорье Сары-Челека и Башкызылсая различаются на 18—20 сут (см. табл. 4.1; 5.6), а окончания — на 22—26 сут, что свидетельствует об ускоряющем влиянии засухи на прохождение генеративного цикла в наиболее засушливых районах. Летняя засуха укорачивает период активной вегетации, причем в Башкызылсае отпад надземной части травянистых растений и летнее побурение листьев

Связь сроков феноявлений с термическим режимом в первую половину вегетации в Сары-Челеке и Башкызылсае

Станция	Высота над ур. моря, м	Зацветание		Сумма температур от 0°С		Коэффициент корреляции между Σt и Σt
		A	σ	Σt	C_v	
Malus sieversii						
Сары-Челек	1200	25 IV	4,2	310	55	0,62
Башкызылсай	1200	16 IV	6,2	340	38	0,67
Башкызылсай	2300	22 V	4,7	290	35	0,62
Eremurus fuscus (Сары-Челек), Eremurus regelii (Башкызылсай)						
Сары-Челек	1200	22 V	2,3	530	27	0,66
Башкызылсай	1200	1 V	2,1	515	25	0,80
Башкызылсай	2300	8 VI	4,1	480	15	0,65
Origanum tyttanthum						
Сары-Челек	1200	22 VI	4,0	1070	12	0,34
Башкызылсай	1200	13 VI	3,5	1280	11	0,30
Башкызылсай	2300	5 VII	5,7	885	8	0,45

Примечание. Здесь σ — среднее квадратическое отклонение, сут; C_v — коэффициент вариации; A — средняя дата; Σt — сумма температур, °С.

крон у деревьев и кустарников начинаются хотя и значительно раньше, чем в Сары-Челеке, но при более низком показателе гидротермического коэффициента Г. Т. Селянинова (см. табл. 6.1).

Даже в растительных сообществах, само существование которых зависит от фитосреды, создаваемой деревьями (*Juglans regia*, *Malus sieversii*), при движении к югу, в районы с недостаточным увлажнением ощущается неблагоприятное воздействие засухи: в Башкызылсае и Рамите по сравнению с Сары-Челеком раньше высыхает до уровня завядания растений почва, что влечет высыхание травостоя под пологом леса и летний листопад кустарников и деревьев (Лынов, 1986б). В одноименных лесных сообществах Сары-Челека и Башкызылсая в течение мая—июня запасы почвенной влаги разнятся в 1,5—2 раза в пользу первого: в кустарниковом яблоннике (*Malus kirghisorum*—*Prunus*

в среднегорье одинакова во всех районах. В целом продолжительность генеративных фаз изменяется меньше, чем вегетативных (Шульц, 1974). В сезоны с жесткой засухой в засушливых районах в цветении длительноvegetирующих трав-ксерофитов (*Origanum tyttanthum*, *Ziziphora pedicellata*, *Galatella coriacea*) в августе наблюдается перерыв или депрессия, что можно объяснить воздействием неблагоприятных гидротермических условий. В сентябре с понижением температур воздуха эти растения возобновляют цветение из оставшихся цветочных почек. В сентябре же зацветает осенне-цветущий кустарник *Atraphaxis virgata*. В Сары-Челеке в среднегорье количество цветущих видов, особей и цветков на особи снижается плавно от начала—середины июля.

Длительность периода активной вегетации зависит от условий увлажнения (Шульц, 1970б): в среднегорье Сары-Челека у многих экологических групп и феноритмотипов этот период (если принять за его окончание начало усыхания надземной части трав и начало летнего побурения листьев) продолжительнее, чем в засушливых районах. Фенологические фазы и межфазные интервалы первой половины вегетации, зависящие от продолжительности периода активной вегетации, в среднегорье «холодновлажного» Сары-Челека длительнее, за исключением периода плодосозревания, который обуславливается в основном эндогенными причинами (Шульц, 1975). Менее продолжительны здесь и фазы пассивного развития (раскраска листьев, листопад, отмирание надземной части трав-ксерофитов), связанные с условиями увлажнения. Приведенные сведения несколько противоречат данным Г. Э. Шульца (1974) о неизменности периода созревания в районах, различающихся по теплообеспеченности, но подтверждается вывод В. К. Терлецкого (1973) о возможности различий в длительности периода плодосозревания в зависимости от биологии вида растения. Осенние холода растягивают период созревания плодов (Шульц, 1967), и если разница в сроках созревания плодов между районами в августе составила 3—6 сут для *Rosa canina*, то в сентябре в фазе созревания плодов *Crataegus pontica*, *Juglans regia* — уже 10—15 сут. Окончание листопада у деревьев и кустарников в среднегорье Башкызылсая наступает позже из-за более теплой осени, чем в Сары-Челеке. Исключение составляют некоторые виды кустарников,

sogdiana—*Abelia corymbosa*) на высотном уровне 1200 м и на склоне восточной экспозиции в Сары-Челеке влажность почвенного горизонта 5—30 см, равная 12—15 % массы почвы, отмечается в начале—середине июля; в Башкызылсае в кустарниковом яблоннике (*Malus sieversii*—*Prunus sogdiana*—*Acer semenovii*) на высоте 1400 м, на склоне северной экспозиции соответствующий показатель влажности почвы регистрируется на месяц раньше. Активная вегетация травяного покрова в яблоннике Сары-Челека прекращается в начале—середине сентября, в яблоннике Башкызылсая — в конце июля. На открытых склонах эта разница в сроках отпада надземной части травостоя еще значительнее.

Порядок прохождения фенологических фаз в среднегорье Сары-Челека и Башкызылсая в целом сохраняется для фаз активного развития, что имеет место и в других районах (Щеголева, 1970). Летняя засуха, резко проявляющаяся в Башкызылсае, вносит сумятицу: в среднегорье Башкызылсая «сары-челекский» порядок нарушается из-за различного реагирования на условия засухи (Шульц, 1970а; Булыгин, 1980) гемифемероидов, травянистых мезофитов и ксерофитов длительного развития, деревьев и кустарников, отдельные виды которых не подвержены летнему листопаду в Сары-Челеке.

Разница в сроках одноименных осенних феноявлений колеблется в пределах 11—20 сут с опережением в Сары-Челеке. В субсезон осенней расцветки листьев возрастает влияние эндогенного фактора, что подтверждается уменьшением показателя разногодичной изменчивости — среднего квадратического отклонения в многолетних рядах осенних фенофаз. В Сары-Челеке отмечена также тесная связь между сроками начала осенней расцветки листьев и ночными понижениями температур воздуха до 8—10 °С — для *Juglans regia* $r=0,87$ при $t=2,1$. Однофакторный дисперсионный анализ показал значительное влияние фактора «минимальные температуры воздуха» в условиях среднегорья Сары-Челека и отсутствие такого влияния в Башкызылсае, где осенняя расцветка листьев выражена не так ярко, как в Сары-Челеке (см. табл. 5.14). Длительно вегетирующие травянистые растения-ксерофиты прекращают цветение в засушливых районах от засухи, а в «холодно-влажном» Сары-Челеке — от осенних заморозков. Продолжительность цветения у растений этой группы

завершение листопада у которых зависит от летне-осенней засухи и идет по летнему типу. По некоторым данным (Oredsson, 1975) сроки окончания листопада отражают характер зимы: в районах с суровой зимой требуется длительная подготовка растений к зиме. Однако в среднегорье это не подтверждается: в районах с более суровой зимой деревья и кустарники в безлиственном состоянии находятся перед установлением постоянного снежного покрова 15—30 сут, а в районе с менее суровой зимой 20—45 сут (Лынов, 1984а).

При сравнении сезонного развития растений в верхней полосе среднегорного пояса и в высокогорье (табл. 6.3) обнаруживается меньшее, чем в нижней полосе среднегорья, запаздывание по генеративным фазам — в Сары-Челеке на 5—10 сут (для рябины — опережение); отмечается летний листопад у кустарников в Башкызылсае — в Сары-Челеке не выражен. На продолжительность фазы цветения существенное влияние оказывают условия увлажнения (Долгошов, 1957), и в Сары-Челеке она возрастает при движении из среднегорного пояса в высокогорье, где условия увлажнения улучшаются. В Башкызылсае летняя засуха ощущается на всем профиле, продолжительность цветения по этой причине в высокогорье сокращается или остается неизменной для многих растений (табл. 6.4). Отмирание травостоя на лугах в высокогорье Башкызылсая происходит в основном от засухи, а в Сары-Челеке — от осенних заморозков. В целом различия в сезонном развитии растений в высокогорье обоих районов менее существенны, чем при сравнении пунктов среднегорий.

Темпы развития растений в сравниваемых пунктах различаются по отдельным субсезонам. В засушливых районах в первую половину вегетации у коротковегетирующих растений отмечаются высокие темпы развития, так как засуха начинается здесь на месяц—полтора раньше, чем в «холодновлажном» Сары-Челеке, и это особенно заметно в развитии коротковегетирующих растений. Но в субсезон летнего листопада развитие деревьев, кустарников, летнезеленых и летне-зимнезеленых травянистых растений в засушливых районах отличается пониженными темпами. В высокогорье Башкызылсая из-за проникающей сюда в августе засухи темпы развития более высокие, чем в высокогорье Сары-Челека, где вследствие повышенного фона увлажнения

Таблица 6.3

Сезонное развитие растений в верхней полосе среднегорья и в высокогорье Сары-Челека (1968 г.), Башкызылсай (1981 г.) и Майдантала (1981 г.)

Станция	Высота над ур. моря, м	Экспозиция склона	Распускание почек, возобновление вегетации	Начало цветения	Продолжительность цветения, сут	Начало созревания плодов	Начало летнего листопада
<i>Lonicera karelinii</i>							
Сары-Челек Майдантал	2500	C	14 V	18 VI	26	17 VIII	Нет
	2350	C	4 V	26 V	27	22 VII	10 VIII
<i>Sorbus tianschanica</i> (Сары-Челек), <i>Sorbus persica</i> (Башкызылсай)							
Сары-Челек Майдантал Башкызылсай	2500	C	10 V	10 VI	28	28 VIII	Нет
	2330	Ю	7 V	31 V	25	4 IX	"
	2300	Ю	26 IV	2 VI	18	3 IX	21 VIII
<i>Berberis integrifolia</i>							
Сары-Челек Майдантал Башкызылсай	2400	ЮЗ	4 V	11 VI	20	22 VIII	26 VIII
	2350	C	1 V	1 VI	22	16 VIII	12 VIII
	2300	Ю	22 IV	3 VI	21	10 VIII	8 VIII
<i>Geranium ferganense</i>							
Сары-Челек Майдантал Башкызылсай	2600	C	3 VI	28 VI	60	—	Нет
	2750	C	28 V	3 VII	65	—	"
	2700	C	2 VI	2 VII	53	—	10 VIII
<i>Polygonum nitens</i>							
Сары-Челек Майдантал	3300	C	15 VI	12 VII	38	—	Нет
	3200	C	4 VI	7 VII	40	—	"

Примечание. Нет — фаза не выражена.

Продолжительность (сутки) фазы цветения растений

Растение	Экобноморфа (группа, тип)	Сары-Челек		Башкызылсай					Рамит	
				Высотный уровень, м						
		1200	2300	3300	1200	2300	2950	1200	2000	2900
<i>Gagea turkestanica</i>	Эфемероид	17	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Gagea pseudo-erubescens</i>	Эфемероид	—	—	23	—	—	—	—	—	—
<i>Ixiolirion tataricum</i>	Гемизфемероид	29	30	—	21	21	—	14	20	—
<i>Malus sieversii</i>	Дерево, ксеро-мезофит	23	23	—	15	17	—	12	17	—
<i>Vicia tenuifolia</i>	Мезофит	28	29	—	20	23	—	—	—	—
<i>Ziziphora pedicellata*</i>	Ксерофит	83	72	—	65	60	65	50	40	45
<i>Origanum tytanthum</i>	Мезоксерофит	85	67	—	46	65	—	43	41	48
<i>Nepeta alata-vica</i>	Ксеромезофит	—	—	—	—	37	32	—	—	—
<i>Potentilla hololeuca</i>	Ксеромезофит	—	55	40	—	—	—	—	—	—

* В заповеднике «Рамит» экологически близкий вид — *Ziziphora ramigolalaica*.

эфемероиды выпадают из травостоя лишь в сентябре (Лынов, 1977).

В сезонном развитии растительных сообществ четко отражаются особенности, обусловленные неодинаковой продолжительностью активного периода вегетации, различной влагообеспеченностью и разницей в сроках начала летней засухи. В среднегорном поясе менее засушливого Сары-Челека кривые вегетации и цветения на графиках сезонного развития пространственно вытянуты, т. е. соответствующие периоды цветения и вегетации здесь наиболее продолжительные (Лынов, 1975). Нисходящая часть кривых цветения, ограничивающих период экологического оптимума в растительных сообществах (Голубев, Кобечинская, 1977б), в Башкызылсае имеет более крутое, чем в Сары-Челеке, падение.

Период отпада надземной части растений (от начала отмирания до полного усыхания) в этих сообществах в июле—августе удлиняется: на графиках сезонного развития промежутки между кривыми отмирания и полного отпада (см. рис. 5.2, кривые 3, 4) увеличивается.

Состав феноритмотипов в сообществах сравниваемых районов различается. В засушливых районах по всему высотному профилю доля коротковегетирующих растений (включая и эфемерные) выше, чем в относительно влагообеспеченных (см. табл. 3.3). Уменьшается доля тропофитов в первом случае — они переходят в разряд гемиефемероидов, поскольку усыхают одновременно с ними.

В верхней части среднегорного пояса Сары-Челека (1700—1900 м) различные феноритмотипы представлены в составе относительно одинаково. В этом высотном диапазоне наибольшая для всего профиля продолжительность периода активной вегетации, что позволяет говорить о наличии здесь зоны комфорта. В засушливых районах зона комфорта размыта и слабо выражена в высотных границах 1750—2200 м — здесь феноритмотипы представлены относительно равномерно. Комфортные условия, смягчающие неблагоприятное воздействие климата, создаются под пологом леса из *Juglans regia* и *Malus sieversii*.

Высотные пояса, представляющие собой аналоги широтных природных зон, позволяют на ограниченной территории выявить географические закономерности. В пределах одного высотного пояса графики сезонного разви-

воздушной циркуляции (горно-долинная, свободной атмосферы) и прочих факторов, приводят к тому, что сезонное развитие растений идет не по высотным уровням, как предполагается в идеальном варианте, а большими неоднородно-мозаичными «полями».

Расчет фенологического градиента в малом (до 200—400 м) высотном диапазоне нецелесообразен, так как невозможно вычленить влияние высоты и идентифицировать прочие факторы. При подъеме из среднегорья в высокогорье растения широкого высотного диапазона обычно переходят на более теплые местообитания: с затененных экспозиций на солнцепечные, с влажных и мощных почв — на сухие, каменистые. Сравнимый по высотам материал может оказаться неоднородным в популяционном плане, т. е. принадлежать разным возрастным состояниям. Все это осложняет выбор моделей для наблюдения и расчет значений феноградиента. Нельзя признать достаточно обоснованной с точки зрения климатологии методику расчета высотного градиента по объектам, расположенным в разных системах: равнинные пустыни — холодное высокогорье, резко пересеченное среднегорье — высокогорное плато, бассейны разных рек и пр. В силу указанных причин необходимость применения высотного фенологического градиента с оговорками и ограничениями очевидна. Выявить причины, определяющие величину феноградиента, можно по выяснении особенностей сезонного развития растений на разных высотных уровнях, а с ними — степень влияния факторов внешней среды и эндогенного фактора. Возможно разрешение и обратной задачи: по значению фенологического градиента и изменчивости его в течение вегетационного периода у определенных растений-индикаторов можно судить о типе биоклимата, динамике основных его характеристик по сезонам вегетации, степени благоприятствования климата для роста и развития растений в разных высотных поясах (Лынов, 1988б).

Рассмотрим, какие существуют связи у разных климатических показателей, взятых на различных высотных уровнях одного профиля. Градиент суммы положительных температур за теплый период в районах с недостаточной теплообеспеченностью (Сары-Челек) колеблется от 140 до 110 °С, для теплообеспеченных (Башкызсай) — от 140 до 190 °С. Градиент годовой суммы осадков для хребтов к востоку от Ташкента составляет 50—56 мм

тия (кривые цветения, вегетации), характеризующие разные формации и даже типы растительности, имеют сходный рисунок. При движении от верхней полосы среднегорного пояса вниз или вверх продолжительность вегетационного периода имеет тенденцию к сокращению (при движении вниз сокращается период активной вегетации). Вследствии этого на графиках сезонного развития кривая цветения достигает определенного уровня: в среднегорье — 20—40 %, в высокогорье — до 90 % видового состава.

6.2. ВЫСОТНЫЙ ФЕНОЛОГИЧЕСКИЙ ГРАДИЕНТ

Высотный фенологический градиент, являющийся мерой изменчивости в сезонном развитии растений с высотой, служит важным географическим показателем, характеризующим горную страну. По А. Д. Норкинса (1938), градиент составляет 4 сут при изменении высоты на 400 футов — около 3,3 сут на 100 м. На ошибочность универсального характера биоклиматического закона Гопкинса в свое время указывал Г. Э. Шульц (1939). Разнобой в значениях фенологического градиента не позволяет с достаточной конкретностью и надежностью пользоваться этим показателем в исследованиях. В обзоре по этой проблеме, выполненном Ф. П. Айрапетяном (1969), показано, что высотный градиент зависит от массивности горной страны, особенностей рельефа, синоптических характеристик. Установлено (Драгавцев, 1956), что высотный градиент не постоянен для профиля большой протяженности, и на этом основании предлагается заменять осредненную величину рядом градиентов по высотным зонам; имеет место изменчивость градиента по сезонам вегетационного периода (Айрапетян, 1969; Лынов, 1981а); не постоянен градиент для растений разных феноритмотипов (Лынов, 1981а); существенны различия в величине этого показателя у холодостойких и теплолюбивых растений (Айрапетян, 1975).

Фенологические инверсии, возникающие в результате неоднородности в растительном покрове (формационная ритмика), из-за особенностей рельефа (экспозиция, крутизна склонов, приуроченность объектов наблюдения к котловинам), из-за почвенной неоднородности (мощность, влажность, механический состав), особенностей

(Бабушкин, 1964а; Семенова, 1974). Температурная связь между разными высотными уровнями носит прямолинейный характер, хотя градиенты средних суточных температур не постоянны на всем профиле (Ан, Грингоф, 1972) и в течение вегетационного периода для Тянь-Шаня и Памиро-Алая колеблются от $0,3^{\circ}\text{C}$ в марте до $0,7^{\circ}\text{C}$ в августе (Подольский, 1974). По нашим наблюдениям, основанным на данных недельных термографов, выставленных на высотных уровнях 2250, 2600 и 3300 м, градиенты средних суточных температур за ряд лет на профиле Сары-Челек составили в мае $0,50\text{—}0,55$, в июне $0,38\text{—}0,45$, в июле $0,40\text{—}0,50^{\circ}\text{C}$, а на профиле Башкызылсай соответственно $0,40\text{—}0,45$, $0,40\text{—}0,43$, $0,40\text{—}0,48^{\circ}\text{C}$. На тепловой баланс большое влияние оказывает облачность, которая в горах Средней Азии закономерно увеличивается с высотой (Айзенштат, 1974). Следует учесть, что в высокогорье в первой половине вегетации (май—июнь) сумма тепла солнечной радиации увеличивается по сравнению со среднегорьем до 40 % за счет высокого положения солнца в этот период (в среднегорье соответствующие фазы регистрируются в марте—мае), увеличения продолжительности светового дня и короткого пути солнечных лучей через атмосферу (Малышев, 1960). Градиент суммарной радиации для гор Кавказа и Средней Азии составляет $12\text{—}20 \text{ Дж}/(\text{см}^2 \cdot \text{сут})$ (Калмыкова, 1975). Сильные ветры, обычные в высокогорье во второй половине вегетации, действуют иссушающе. На больших высотах, несмотря на относительно высокую влажность почвы и воздуха, вегетация растений может прекратиться из-за снижения уровня температуры засыхания (Ан, Грингоф, 1974). На сезонное развитие растений в высокогорье, особенно в начальный период вегетации, оказывают сроки схода снежного покрова. Круг причин, определяющих накопление и таяние снега, значителен и не замыкается условиями увлажнения и тепловым балансом (Рихтер, 1948), поэтому в сезонном развитии растений снежный покров выступает как самостоятельный климатический фактор. Из-за краткости вегетационного периода в высокогорье сроки стаивания снежного покрова оказывают на сезонное развитие растений большое влияние. Интенсивность стаивания снега с высотой падает (Шалатова, 1955): градиент падения на одну и ту же сумму тепла составляет 4,5 %. Таким образом, при смене лимитирующих

факторов как в среднегорье, так и в высокогорье в течение периода вегетации следует ожидать изменения высотного фенологического градиента по сезонам.

В табл. 6.5 приведены феноградиенты для различных сезонов вегетационного периода и групп растений: эфемероидов, гемизфемероидов, фанерофитов, трав-мезофитов и трав-ксерофитов длительной вегетации. Из табл. 6.5 следует, что фенологические градиенты от ранней весны (субсезона начала вегетации) до полного лета — до начала летней засухи, если брать фенофазу зацветания, уменьшаются, т. е. показатель континентальности в этот период в нижней части профиля (до уровня 2300—2500 м) возрастает, причем в Башкызылсае, выдвинутом ближе всего к подгорным равнинам, континентальность климата возрастает быстрее, чем на других профилях. И здесь причиной является не только баланс тепла, как утверждает Е. В. Бессонова (1972), основываясь на анализе сезонного развития культурных злаков. Фактор тепла, наряду со сходом снега, определяет развитие растений ранней весной, летом же лимитирующим фактором является наступающая засуха с ее неблагоприятными условиями увлажнения и избытком тепла — балластными температурами. На сезонное развитие растений летняя засуха может оказывать не только прямое, но и упреждающее воздействие через механизм эндогенной регуляции. Так, окончание цветения у гемизфемероидов-эремурусов отмечается за несколько недель до начала засухи, но в районах с наступающей рано засухой эта фенофаза тем не менее сдвигается на ранние сроки. Интересно, что при сравнении на большом высотном диапазоне — 1300—2800 м над ур. моря — градиент в окончании цветения эремуруса туркестанского увеличивается до 4,5 дня, что можно объяснить слабым влиянием засухи на границе субальпийского и альпийского поясов. Как указывает Г. Э. Шульц (1970б), образование раноцветущих растений в условиях средиземноморского или близкого к нему типа климата связано с необходимостью завершения генеративного цикла еще до наступления засухи. Но при обеспеченности влагой, что чаще наблюдается в высокогорье, более выгоден сдвиг цветения на поздний срок (Шульц, 1970б). Эти два условия, накладываясь, и дают такое большое значение высотного градиента для гемизфемероидов среднегорий, которые, встречаясь в высокогорье, относятся

здесь уже к типу длительно вегетирующих летнезеленых растений. Как следует из табл. 6.5, относительно высокие значения градиента сохраняются в фазе плодосозревания, а в зоне выше 2000 м — во все фенофазы.

Для зацветания летнецветущих трав-ксерофитов *Origanum tyttanthum*, *Ziziphora pedicellata* определяющими оказываются и тепловой баланс, и условия увлажнения. В засушливых районах ко времени зацветания длительновегетирующих трав-ксерофитов засуха ощущается на всем высотном профиле — высотный фенологический градиент уменьшается до значений 1,4—1,5 сут. Продление высотного профиля до альпийского пояса существенно не сказывается на значении высотного градиента у растений этой группы.

В меньшей мере влиянию засухи подвержены деревья и кустарники: в холодновлажном субальпийском поясе Сары-Челека листопад начинается только с осени, в среднегорье Сары-Челека он сдвинут на 4—5 недель на поздние сроки по сравнению с засушливыми районами. Это определило различия в высотных фенологических градиентах: на профиле в Сары-Челеке градиент близок по значению к осенним, имеющим отрицательное значение (осенью фенофазы «спускаются» из высокогорий в среднегорья), в засушливых районах (Башкызылсай, Рамит) высотные градиенты достигают больших значений, что объясняется жесткими условиями засухи в среднегорье и относительно слабым влиянием ее на развитие растительности у верхней границы леса.

Сезонная изменчивость высотных феноградиентов, выражающаяся в уменьшении их значений к середине лета, обусловливается контрастностью климата в период вегетации, в частности контрастностью в условиях увлажнения. Если же в высокогорье в течение вегетационного периода сохраняется высокий уровень увлажнения, как, например, в Сары-Челеке, то сохраняются неизменно высокими и значения градиента, особенно для растений короткой вегетации (Лынов, 1977). В аномально влажные годы, т. е. при временном снижении показателя аридности климата, значение высотного феноградиента возрастает по сравнению с нормальными сезонами (см. табл. 4.2).

Для характеристики горных систем и отдельных хребтов, макросклонов, речных бассейнов оправдано применение высотных градиентов двух сезонов: субсе-

зона цветения деревьев и кустарников, когда определяющим фактором выдвигается на первый план баланс тепла и слабо ощущается влияние сроков схода снежного покрова и летней засухи (в табл. 6.5 — *Prangos rabularia*, *Hypericum scabrum*); субсезона цветения трав (в табл. 6.5 — *Centaurea squarrosa*, *Origanum tytanthum*, *Ziziphora pedicellata*), когда в полной мере ощущается влияние летней засухи с ее неблагоприятными условиями увлажнения и избытком тепла.

Высотный фенологический градиент коррелирует с показателем континентальности климата, по Н. Н. Иванову (1959); коэффициент корреляции, по нашим данным (Лынов, 1988б), составляет 0,5—0,7.

6.3. ФЕНОЛОГИЧЕСКАЯ ИНДИКАЦИЯ КЛИМАТА

Упрощенная точка зрения на растение как на прибор, отражающий ход периодических явлений климата, держалась довольно долго. Интегральный характер отношений между климатом и отдельным растением или растительным сообществом, усложненный биологическими закономерностями, оказался «трудночитаемым» по причине превалирующего воздействия эндогенного фактора сезонной ритмики (Серебряков, 1966), а также из-за многочисленных реликтовых явлений. Но, с другой стороны, остро назрела необходимость разработки биологических показателей, которые должны использоваться вместо дорогостоящих показателей, основанных на результатах инструментальных наблюдений, или хотя бы в дополнение к ним (Бабушкин, 1961), ибо чисто цифровой подход к биологическим проблемам ведет к слишком искусственным обобщениям. Большинство исследователей считает, что связи с климатом легче выявляются при анализе характеристик не единичных растений, а растительности (Brisse, Grandjouan, 1980), не первичного наблюдения, результат которого заключается в фенодате, а синтетических показателей, к которым можно отнести некоторые статистические показатели, кривые цветения (Голубев, 1965) и дендрофенологические кривые (Долгошов, 1956) на графиках сезонного развития.

Продолжительность вегетационного периода — ведущий показатель биоклимата, так как от него зависят

другие феноклиматические характеристики, в частности скорость фенологического процесса, длительность фенологических фаз, феноритмотипический состав в растительных сообществах, доля растений с заранее заложенными органами в почках, а также различия в производительности биомассы. В районах с климатом, близким к средиземноморскому, первостепенное значение имеет период активной вегетации, исчисляемый до начала летней засухи. При укороченном периоде активной вегетации сдерживается нарастание фитомассы, сокращается длительность фенологических фаз. При раннем наступлении летне-осенней засухи, что ведет к сокращению периода активной вегетации, ускоряется фенологический процесс у эфемеров, эфемероидов и гемиефемероидов, сокращается продолжительность генеративного цикла у мезофитов. В феноклиматологии продолжительность вегетационного периода выступает и как характеристика климата (индикат) — в его метеорологических границах (период со средними суточными температурами выше 0°C) — и как индикатор, по которому можно судить о характере климата: о длительности теплового периода, о соотношении теплового и холодного периодов года.

Количество феноритмотипов в растительных сообществах определяется, наряду с другими причинами, продолжительностью вегетационного периода: чем он длительнее и чем контрастнее его фазы (субсезоны), тем разнообразнее набор феноритмотипов в растительных сообществах (Серебрякова, 1976). Так, в альпийском поясе Сары-Челека при продолжительности вегетационного периода 110 дней в сообществах 3 феноритмотипа, в среднегорном поясе Сары-Челека — 8—10 феноритмотипов, в нижней части среднегорья Башкызылсая, где засуха начинается рано, а осенью имеет место вегетация трав, — 11 феноритмотипов. Таким образом, кроме продолжительности теплового периода феноритмотипы по количеству и характеру индицируют и другие особенности климата — долю засушливого периода и контрастность субсезонов.

Обедненность сообществ аспектами указывает на непродолжительный период вегетации — общей и активной — и стабильность условий в течение этого периода. На альпийских лугах Сары-Челека из *Alchemilla retro-pilosa* и *Allium fedtschenkoanum* зафиксировано два аспекта, в верхней полосе среднегорного пояса Сары-

Челека, где засуха слабо выражена и период активной вегетации наиболее продолжителен,— 6—7 аспектов, в нижней полосе среднегорья Башкызылсая с рано начинающейся засухой — 5—6 аспектов.

На графиках сезонного развития растительных сообществ кривая цветения является феноклиматической константой, маркирует биологически оптимальное в развитии фитоценоза время (Голубев, Кобечинская, 1977б). Для всех исследованных в данной работе растительных сообществ характерна одновершинность кривой цветения (бореальный тип) (см. рис. 4.1—4.3). В альпийском поясе при краткости вегетационного периода кривая цветения маркирует всего два месяца, кульминация кривой достигает 80—90 % видового состава, в верхней полосе среднегорья с наиболее продолжительным для данного высотного профиля периодом активной вегетации кривая цветения многоступенчатая, вытянутая — продолжительность ее шесть месяцев, разгар цветения охватывает 2,5—3 месяца, кульминация кривой — 45 %; в миндальниках (*Amygdalus spinosissima*) Башкызылсая наступающая в июне засуха сдвигает оптимальный период на конец апреля—начало мая, кривая цветения характеризуется крутой ветвью подъема и пологой ветвью падения (за счет цветения трав-ксерофитов); при общей растянутости кривой цветения ее пик (кульминация) в начале мая достигает 40 %. Кривые вегетации в растительных сообществах, как правило, повторяют кривые цветения, но в среднегорье теплообеспеченных районов в связи с осенней вегетацией летне-зимнезеленых трав, озимых эфемероидов и гемиэфемероидов наблюдается два оптимума в развитии растительности: основной — весенне-раннелетний и осенний, что несколько сближает этот тип сезонного развития со средиземноморским (см. рис. 5.4).

Близки по информативности и индикационной роли к только что разобранным графикам дендрофенологические графики, разработанные В. И. Долгошовым (1956). Доля видов в процентах, вступающих или завершающих ту или иную фенологическую фазу, позволяет судить об особенностях климата природной зоны или высотного пояса. Форсированный режим сезонного развития растений в высокогорье, как следствие короткого вегетационного периода, обуславливает своеобразие дендрофенологического рисунка: весенние и осенние фазы сближены,

кульминация ломаных линий на высоком уровне — 40—60 %. В среднегорье рано наступающая засуха сужает период цветения деревьев и кустарников до 2—2,5 месяца (рис. 6.1). Подобные графики, разумеется, пригодны и для характеристики травяных типов,

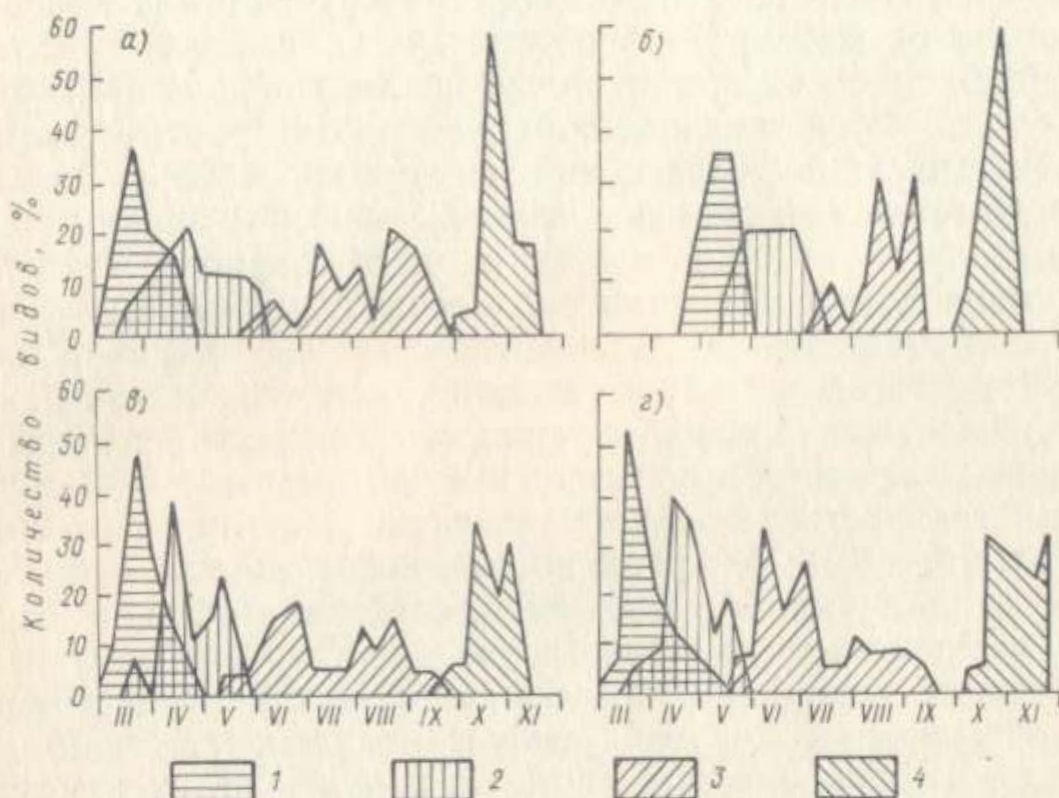


Рис. 6.1. Дендрофенологические графики.

а — пояс среднегорий Сары-Челека (1200 м), *Malus kirghisorum* — *Prunus sogdiana*; б — субальпийский пояс Сары-Челека (2500 м), *Picea schrenkiana* — *Salix tianschanica*; в — пояс среднегорий Башкызылсая (1200 м), *Amygdalus spinosissima* — *Crataegus pontica* — *Spiraea hypericifolia*; г — пояс среднегорий Рамита (1200 м), *Prunus sogdiana* — *Cotoneaster hissarica* — *Crataegus pontica*; 1 — распускание почек, 2 — зацветание, 3 — начало созревания плодов, 4 — окончание листопада.

а также для совокупности растений, набранных по какому-либо признаку.

Скорость фенологического процесса зависит от климата, в частности темпы сезонного развития растений диктуются длительностью вегетационного периода. Один из показателей темпов развития — время перехода между популяцией наблюдаемого в растительном сообществе вида либо длительность интерквартильной области кривой-кумуляты (Батманов, 1967; Лынов, 1985в). Форсированное сезонное развитие характеризуется укороченными сроками интерквартильной области. В табл. 6.6 даны значения интерквартильной области (γ) для неко-

торых фенологических фаз и при разных климаторитах. Первые весенние фазы растянуты, так как их сроки определяются временем схода снежного покрова. В апреле некоторые растения (эфемерониды, гемиефемерониды) в засушливых районах «торопятся» пройти фазы генеративного цикла или хотя бы фенологическую фазу цветения до наступления засухи — γ уменьшается. Фазы угасания в условиях жесткой засухи также форсируются, в районах с пониженной теплообеспеченностью темпы высыхания (отпада надземной части) замедленные. В высокогорье, несмотря на уменьшение продолжительности вегетационного периода (период активной вегетации изменяется с высотой мало из-за господствующей в среднегорье засухи), сезонное развитие растений летом не форсируется. В высокогорье из-за благоприятного режима увлажнения и пониженных температур воздуха и почвы цветение растений и растительных сообществ растянуто (Arroyo et al, 1981) по сравнению со среднегорьем. Исключение составляют растения-ксерофиты длительного развития в высокогорье Башкызылсая (*Ziziphora pedicellata*), куда проникает летняя засуха. Продолжительность цветения — подходящий показатель индикации благоприятности условий увлажнения и теплообеспеченности, но проводить сравнение можно только в пределах вида, так как продолжительность цветения, в первую очередь, систематический признак.

Колебания среднего квадратического отклонения σ по субсезонам косвенно указывают на влияние эндогенного фактора сезонного развития, действующего на генетической основе (Шульц, 1981) и ограничивающего индицирующую роль растений по отношению к климату. Как указано выше (см. п. 4.3), эндогенное начало предваряет периоды с неблагоприятными климатическими условиями, дискомфортными для развития всех растений или отдельных их групп: перед началом летне-осенней засухи (в конце мая—июне) и в начале осени (в конце августа—начале сентября) — в эти периоды значение σ в фитофенологических фазах уменьшается до 1,5—4,0 сут. Таким образом, значение σ маркирует сезоны и субсезоны, в которых индицирующая роль растений проявляется в большей или меньшей степени.

С суровостью зим связано увеличение доли видов растений с органическим покоем, и наоборот, мягкие зимы обуславливают возможность осенне-зимней вегета-

Таблица 6.6

Изменчивость показателей сезонного развития растений σ и γ по субсезонам и в различных пунктах Западного Тянь-Шаня

Сезон, субсезон	Растение	Фенофаза	σ сут	γ сут
Башкызылсай, 1200 м, южная экспозиция				
Весна				
Начало вегетации	<i>Spiraea hypericifolia</i>	Распускание почек	8,2	8
Цветение деревьев и кустарников	<i>Amygdalus spinosissima</i>	Зацветание	3,9	2
Лето				
Цветение травянистых растений	<i>Eremurus sordianus</i>	Зацветание	3,9	2
Летний листопад	<i>Prunus sogdiana</i> <i>Velesia rigida</i>	Начало созревания Полное усыхание надземной части	5,2 4,1	8 5

Сезон, субсезон	Растение	Фенофаза	σ сут	γ сут
Башкызылсай, 2750 м, северная экспозиция				
Весна	<i>Ranunculus tuberosalux</i>	Зацветание	6,7	4
Лето	<i>Geranium ferganense</i>	Зацветание	4,6	7
Осень	<i>Polygonum coriagium</i>	Полное усыхание	7,8	6
Сары-Челек, 1200 м, южная экспозиция				
Весна				
Начало вегетации	<i>Crocus alatavicus</i>	Зацветание	8,5	18
Цветение деревьев и кустарников	<i>Berberis integririma</i>	Зацветание	5,3	5
Лето				
Цветение травянистых растений	<i>Eremurus fuscus</i>	Зацветание	2,3	3
Летний листопад	<i>Prunus sogdiana</i> <i>Eremostachys speciosa</i>	Начало созревания Полное усыхание надземной части	10,1 5,8	— —

Примечание. Значения γ определены по наблюдениям в Башкызылсае в 1983—1984 гг., в Сары-Челеке — в 1972—1973 гг.

ции некоторых видов травянистых растений. Доля видов, вегетирующих осенью, может быть принята за индикатор суровости зимы. В районах с суровой зимой на всем высотном профиле (сумма отрицательных температур 500—1000 °C) осенняя вегетация трав не выражена, в теплообеспеченных районах (Башкызылсай) в нижней полосе среднегорья, на склонах южной экспозиции осенью возобновляется вегетация до 45 % видового состава растительных сообществ. С другой стороны, зимняя вегетация (прирост фитомассы, развитие отдельных органов) связана с глубиной летнего покоя у этих же растений (Ceccarelli, Somargo, 1983). Показателями жесткости летней засухи, ее индикаторами являются доля травянистых растений с летним покоем и доля видов деревьев и кустарников, подверженных летнему листопаду. В верхней полосе среднегорного пояса засушливых районов на склонах южной экспозиции в прангосниках (*Prangos rabularia*) к августу выгорает около половины травянистых растений — вегетирует 50—60 %. В недостаточно теплообеспеченном Сары-Челеке примерно на той же высоте в прангосниках отмечается гораздо больше — 75—85 % видового состава продолжают вегетацию. При сравнении в нижней полосе среднегорного пояса обоих пунктов разница выглядит еще более существенной. Доля деревьев и кустарников, затронутых явлениями летнего листопада, в среднегорье в зависимости от засушливости колеблется от 30 до 85 %. В Сары-Челеке на высоте 2400—2700 м деревья и кустарники летним листопадом не охвачены.

Высокая доля цветущих одновременно в разгар цветения видов растений в сообществе говорит об интенсивном фенологическом процессе, указывает на краткость вегетационного (теплого) периода или же активной его части. В фитоценозах альпийского пояса доля цветущих одновременно растений достигает 80—90 %, в среднегорном поясе не поднимается выше 45 %.

У растений, находящихся в покое и изолированных от воздействия внешних условий, например, снежным покровом, индикационная роль не выражена; в полной мере она не проявляется и в состоянии депрессии. В частности, развивающимся в летнюю засуху ксерофитам требуются значительно меньшие суммы активных температур, и на балластное тепло, в избытке предоставляемое природой, растения адекватно не отклика-

Индикатор	Единица измерения	На чем основан	Индикат (элемент климата)	Значения индикатора	
				Башки- злысай	Сары-Че- лек
Доля деревянистых растений, затронутых летним листопадом	%	—	Длительность теплого периода, жесткость засухи	В среднегорье 85	30
				В среднегорье 35	50
Доля растений, цветущих одновременно в разгар цветения	%	—	Длительность теплого периода начало засухи (сроки), доля засухи от теплого периода	В высокогорье до 90	до 80
				В среднегорье до 11	8—10
Количество феноритмов типов в растительном сообществе	единиц	Количество растений, вегетирующих по сезонам	Контрастность субсезонов (отношение ГТК), продолжительность теплого периода	В высокогорье 3	3

Таблица 6.7

Феноклиматические показатели — индикаторы климата

Индикатор	Единица измерения	На чем основан	Индикат (элемент климата)	Значения индикатора	
				Башкы-зылсай	Сары-Челек
Среднее квадратическое отклонение многолетнего ряда феноданных Интерквартильная область кумуляты при переходе фенологической меж популяцией какого-либо вида Высотный фенологический градиент	сутки	Разногодичные колебания	Эндогенный фактор, ограничивающий влияние климата	См. табл. 6.6	
	сутки	Темпы сезонного развития	Продолжительность теплого периода, сроки начала засухи	См. табл. 6.6	
Продолжительность цветения особей одного вида в сообществе Доля растений, начинающих вегетацию осенью Доля растений, вступающих до августа в состояние летнего покоя на южных экспозициях	—	Сравнение фенологии одного вида на высотном профиле	Степень континентальности климата (по Н. Н. Иванову)	Весной 4—7 4—7 Летом до 1,2 до 1,5	
	сутки	—	Условия увлажнения (сумма дефицитов увлажнения, влажность почвы)	Сравнительно-ориентировочный в пределах вида	
	%	—	Суровость зимы (сумма отрицательных температур)	до 45	не про- является
	%	—	Длительность теплого периода, жесткость засухи	В среднере- 40—50 15—25	

Количество аспектов в растительном сообществе	единиц	Количество цветущих и вегетирующих видов растений	То же	В среднегорье 5—6 6—7
Кривые на графиках сезонного развития сообществ				В высокогорье 3 2
цветения	—	Количество цветущих по декадам видов в растительном сообществе	Период экологического оптимума, сроки начала засухи	В высокогорье — бореальный тип в среднегорье близок к средн-земному морскому
вегетации	—	Количество вегетирующих по декадам видов	Длительность теплого периода	То же
Ломаные линии фенофаз на дендрофенологическом графике	—	Доля видов в фазе на календарную дату	Длительность теплого периода, сроки начала засухи	—

Примечание. Теплый период здесь и в тексте взят условно в границах выше 0 °C.

ются, по этой причине не могут служить индикаторами.

В ряде пар, несмотря на ограниченное число сравниваемых пунктов (2—4-членная выборка), установлена тесная сопряженность индикатора и индиката. Так, расчет коэффициента корреляции между продолжительностью цветения *Vicia tenuifolia* в пунктах Сары-Челек, 2300 и 1200 м, Башкызылсай, 2300 и 1200 м (29, 28, 23, 20 сут) и долей засухи от всего теплого периода на этих же пунктах (соответственно 10, 31, 35, 40 %) показал тесную обратную связь $r = -0,81$ при $t = 3,2$. Связь между долей растений, одновременно цветущих в сообществе в разгар цветения, и длительностью теплого периода характеризует коэффициент корреляции $r = -0,88$ при $t = 5,4$. Достаточно высокая связь между продолжительностью засухи и долей растений, выпадающих в летний покой или затронутых летним листопадом, между суровостью зимы (сумма отрицательных температур) и долей осенне-вегетирующих видов. Менее тесная связь обнаружена между темпами сезонного развития (γ) и длительностью теплого периода (в нижних высотных поясах — длительностью активной вегетации), между высотным фенологическим градиентом в фазе цветения в начале лета и показателями континентальности климата, по Н. Н. Иванову (1959), — это можно объяснить сложностью связей, зависимостью индикатора также и от других, неклиматических причин (табл. 6.7).

Приведенные здесь фенологические индикаторы климата отличаются от классических трудностью определения коррелятивных связей (в ряде случаев это сделать невозможно), расчетным способом получения, отсутствием физиономичности. Однако и сам объект индикации — климат, как известно, представляет интегральное выражение погодного режима, т. е. расчетную модель.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Предположения о своеобразии фенологии живых организмов в южных горных районах с климатом, близким к аридному, как видим, подтверждаются вышеприведенной феноклиматической характеристикой естественных сезонов, описанием путей воздействия факторов на сезонное развитие растений и растительных сообществ. Можно указать и на сходство сезонной ритмики в горных районах с соседними равнинными, на общие черты, свойственные ритмике аридных и субаридных территорий. Растения, хотя и обладают свойством инерции, но в ходе сезонного развития вынуждены приспосабливаться к контрастному климату отдельных периодов, черты которого ярко проявляются в среднегорном поясе: чтобы выжить, от растений требуется сокращать время вегетации из-за засухи или ускорять развитие в период, предшествующий ей; утилизировать нерегулярно поступающее и малое по величине осеннее тепло для наращивания фитомассы, для накопления пластических веществ; впадать в депрессию, переживать дискомфорт засухи и зимы. Контрастность сезонов и субсезонов в среднегорном поясе определяет разнообразие экологических групп и феноритмотипов растений, что, в свою очередь, обуславливает обилие аспектов, фенологических фаз, их одновременное прохождение в сообществах в один и тот же субсезон, длительное «сосуществование» активных и пассивных фаз сезонного развития на одной особи. Контрастность периодов определила различия в воздействии факторов внешней среды и эндогенных причин в соседних субсезонах, степень адекватности фенологических реакций растений. «Стресс» засухи, упреждающее воздействие дискомфортных условий зимы приводят к тому, что в среднегорье период депрессии, господства фаз угасания (июль—декабрь) гораздо продолжительнее периода активной вегетации — периода оптимального (комфортного) развития растительности, приуроченного к марту (апрелю)—июню. Краткость вегетационного периода в высокогорье диктует форсированные темпы сезонного развития, особенно в начальный период вегетации. Контрастно этому периоду выглядит торможение фенологического процесса в конце лета и преобладание фаз покоя осенью.

Дискомфорт сезонного развития в отдельных сезонах и субсезонах резко снижает степень использования ресурсов климата естественной растительностью: в субсезоны летнего листопада и осеннего расцветания листьев растениями используется весьма незначительная часть теплоресурсов (солнечной радиации), в субсезоны начала вегетации, осеннего листопада, осенней вегетации трав недоиспользуются ресурсы влаги. Неполная утилизация ресурсов климата обуславливает низкую продуктивность, обилие коротковегетирующих растений в составе сообществ, перерывы в сезонном развитии и в отдельных фазах и прочие особенности, подробно освещенные выше.

В настоящей работе сделана попытка придать традиционным описаниям различных схем сезонности системы показателей, среди которых особенно важны, по нашему мнению, синтетические. Заранее соглашаясь с доводами об ограниченности применения, неполноте и неуниверсальности их, можно с уверенностью настаивать на правомерности их применения, а также на необходимости дальнейших исследований с целью разработки и практического применения развернутой системы показателей, призванной объективно описывать структуру сезонности.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агаханянц О. Е. Аридные горы СССР. Природа и географические модели флорогенеза.— М.: Мысль, 1981.— 270 с.

Айзенштат Б. А. Тепловой баланс различных ландшафтов Средней Азии.— Обнинск: Информационный центр, 1974.— 34 с.

Айрапетян Ф. П. Фитофенологические исследования в горных странах//Ботанический журн., 1969, т. 54, № 10, с. 1558—1570.

Айрапетян Ф. П. Зависимость сроков наступления весенних, летних и осенних фенофаз от хода температуры воздуха в условиях горного склона//Биолог. журн. Армении, 1975, т. 28, № 8, с. 45—52.

Алпатов А. М. Фенология и водный режим растений//Тр. фенологического совещания.— Л.: Гидрометеониздат, 1960, с. 456—460.

Альтергот В. Ф., Мордкович С. С. Влияние температурного фактора на водообмен растений//Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск: Наука, 1975, с. 117—129.

Ан П. А. О некоторых проблемах исследования агрометеорологических условий произрастания пастбищной растительности в горах Средней Азии//Тр. САНИГМИ, 1983, вып. 97 (178), с. 8—13.

Ан П. А., Грингоф И. Г. К оценке тепловых ресурсов вегетационного периода в условиях горной долины//Тр. САНИГМИ, 1972, вып. 64(79), с. 44—57.

Ан П. А., Грингоф И. Г. Агрометеорологические условия развития пастбищных растений в горах Внутреннего Тянь-Шаня//Тр. САНИГМИ, 1974, вып. 19 (100), с. 50—62.

Анненская Г. Н., Мамай И. И. Последствия экстремальных условий погоды в разных типах природных территориальных комплексов//Вестн. МГУ, сер. география, 1975, № 1, с. 34—40.

Алексеев Л. Н. Особенности дневного и сезонного хода интенсивности транспирации луговых растений//Ботанический журн., 1975, т. 60, № 12, с. 1640—1648.

Бабушкин Л. Н. Некоторые итоги работ по фенологии в Средней Азии//Тр. Узбекистанского геогр. об-ва, 1948, № 2 (21), с. 34—44.

Бабушкин Л. Н. Агрометеорологическая оценка сезонов//Тр. Ташкентской геофиз. обсерватории, 1954, вып. 8 (9), с. 18—34.

Бабушкин Л. Н. К вопросу агроклиматического районирования республик Средней Азии//Тр. Ташкентского ун-та, 1961, вып. 186, с. 5—25.

Бабушкин Л. Н. Агроклиматическое описание Средней Азии//Науч. тр. Ташкентского ун-та, 1964а, № 236, с. 178—182.

Бабушкин Л. Н. Агроклиматическое районирование Средней Азии//Науч. тр. Ташкентского ун-та 1964б, № 236, с. 186—272.

Бабушкин Л. Н. О коэффициенте использования термических ресурсов//Тр. САНИГМИ, 1971, вып. 66 (81), с. 27—33.

Батманов В. А. Заметки по теории фенологического наблюдения//Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Иркутск: Восточно-Сибирское кн. изд-во, 1967, вып. 1, с. 7—30.

Бедарев С. А. Агрометеорология и лугопастбищное хозяйство.— Л.: Гидрометеониздат, 1979.— 256 с.

Бедарев С. А., Герасименко Г. Д. Фенологическое развитие растений аридной зоны Казахстана и его зависимость от метеорологических факторов//Проблемы фенологического прогнозирования. Л.: Изд-во ГО СССР, 1970, с. 27—28.

Беденко В. П., Белослюдова Л. Ф., Киселева Л. И., Шокова Р. И. К эколого-физиологической характеристике некоторых горных растений//Ботанический журн., 1971, т. 56, № 5, с. 462—471.

Бейдеман И. Н. Методика изучения фенологии растений и растительных сообществ.— Новосибирск: Наука, 1974.— 154 с.

Бессонова Е. В. Широтная и высотная изменчивость фаз развития озимой и яровой пшеницы//Фенологические особенности растений в связи с их географией и продуктивностью. Л.: Изд-во ГО СССР, 1972, с. 42—52.

Богданова Л. Ф., Геткер М. И. Статистический анализ и учет влияния орографии при расчетах осадков на Тянь-Шане//Тр. САНИГМИ, 1975, вып. 25 (106), с. 88—96.

Бойко Х. Старые и новые принципы фитобиологической климатической классификации//Избранные тр. II Междунар. биоклимат. конгр. (Лондон, 1960).— Л.: Гидрометеиздат, 1965, с. 5—11.

Борисов А. А. Климаты СССР.— М.; Л.: Наука, 1967.— 185 с.

Борисова И. В. Сезонная динамика растительных сообществ//Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972, с. 5—94.

Борисова-Гуленкова М. А. Ритм сезонного развития растений луговой степи//Бюл. МОИП, отд. биол., 1960, т. 65, № 6, с. 74—86.

Борлаков Х. У., Головкова А. Г. Растительность Сары-Челекского заповедника//Тр. Сары-Челекского гос. заповедника, 1971, вып. 4, 100 с.

Бродский Е. Г., Грингоф И. Г., Когай Н. А., Муминов Ф. А. О комплексной агроклиматической характеристике Средней Азии//Тр. САРНИГМИ, 1979, вып. 67 (148), с. 3—10.

Булыгин Н. Е. Влияние засух 1972 и 1973 гг. на цветение и плодоношение древесных растений на Северо-Западе РСФСР//Лесное хозяйство, лесная, деревообрабатывающая и целлюлозно-бумажная промышленность, 1975, вып. 3, с. 9—17.

Булыгин Н. Е., Коротаев А. А. Фенологические аномалии у древесных растений на Кайгородовском фенологическом опорном пункте под влиянием засух 1972—1973 гг.//Лесное хозяйство, лесная, деревообрабатывающая и целлюлозно-бумажная промышленность, 1975, вып. 3, с. 18—33.

Булыгин Н. Е. Биологические основы оценки влияния термического и других экологических факторов на сезонную ритмику древесных растений//Термический фактор в развитии растений различных географических зон (Материалы Всесоюзной конф. 29—31 января 1979 г.). М.: Изд-во МФ ГО СССР, 1979, с. 7—9.

Булыгин Н. Е. Сезонно-ритмическая структура годовичного цикла развития ландшафта, принципы ее индикации и прогностическое значение//Моделирование и прогнозирование в индикационной дендрологии. Деп. № 1033—81. Л.: ЛТА, 1980, с. 2—44.

Буторина Т. Н., Крутовская Е. А. Сезонные ритмы природы Средней Сибири (Красноярский край).— М.: Наука, 1972.— 156 с.

Бюннинг Э. Биологические часы//Биологические часы. М.: Мир, 1964, с. 5—44.

Васьковский А. П. Календарь природы Северо-Востока СССР.— Магадан, 1962.— 172 с.

Васьковский А. П. Особенности фенологических сезонов Магадана//Зап. Областного краеведческого музея Управления культуры Магаданского облисполкома, 1975, вып. 10, с. 9—16.

Верник Р. С. К истории формирования ореховых лесов Западного Тянь-Шаня//Ботанический журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1284—1293.

Верник Р. С. Ореховые леса Узбекистана.—Ташкент: Фан, 1984.—176 с.

Владимирский Б. М. Математические методы в биологии.—Ростов-на-Дону, 1983.—304 с.

Восканян В. Е. Об особенностях сезонного развития высокогорной растительности Армении//Сезонная ритмика природы горных областей. Тез. докл. I Всесоюзного совещания по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, с. 112—113.

Галахов Н. Н. О характеристике ландшафтных зон с помощью биоклиматических показателей//Изв. Всесоюзного геогр. об-ва, 1943, т. 75, № 5, с. 22—24.

Галахов Н. Н. Исследование динамики осенней раскраски листвы и листопада методом фенологических разрезов//Вопросы географии, 1949, № 15, с. 64—72.

Галахов Н. Н. Влияние рельефа и экспозиции на ход осенних фитофеноявлений//Ботанический журн., 1956, т. 41, № 11, с. 1677—1686.

Галахов Н. Н. Изучение структуры климатических сезонов года.—М.: Изд-во АН СССР, 1959.—182 с.

Галахов Н. Н. Фенология климатического режима//Ботанический журн., 1964, т. 49, № 6, с. 812—821.

Галушко Р. В., Голубева И. В., Ильина В. В. Ритм роста и цветения древесных растений Средиземноморской флористической области на Черноморском побережье//Бюл. Главного ботанического сада АН СССР, 1975, вып. 96, с. 3—8.

Гамцемлидзе З. Г. О почках возобновления субнивальных растений Казбеги (Центральный Кавказ)//Изв. АН ГрузССР, сер. биолог., 1979, т. 5, № 4, с. 342—350.

Геткер М. И., Кудышкин В. А. О закономерностях распределения осадков в двух малых горных бассейнах Западного Тянь-Шаня//Тр. САРНИГМИ, 1974, вып. 10 (91), с. 140—149.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи.— М.: Наука, 1965.— 287 с.

Голубев В. Н., Кобечинская В. Г. О зимнем покое и перезимовке растений степных и лесных фитоценозов предгорной лесостепи Крыма//Ботанический журн., 1975, т. 60, № 8, с. 932—940.

Голубев В. Н., Кобечинская В. Г. Ритмика цветения степных и лесных сообществ лесостепи предгорного Крыма//Ботанический журн., 1977а, т. 62, № 8, с. 1154—1162.

Голубев В. Н., Кобечинская В. Г. Разногодичная ритмика цветения растений в степных и лесных сообществах предгорного Крыма//Экология, 1977б, № 5, с. 86—90.

Григорьев Ю. С. О методе экологических исследований в связи с проблемой органической целесообразности//Ботанический журн., 1959, т. 44, № 11, с. 1538—1545.

Григорьев Ю. С. Пути приспособления растений к засухе//Водный обмен в основных типах растительности СССР. Новосибирск: Наука, 1975, с. 133—138.

Грингоф И. Г., Коновалова Н. С. Энергетический потенциал равнинной части Средней Азии и его использование фитоценозами//Метеорология и гидрология, 1982, № 5, с. 98—102.

Давитая Ф. Ф. Прогноз обеспеченности теплом и некоторые проблемы сезонного развития природы.— М.; Л.: Гидрометеониздат, 1964.— 186 с.

Дерюгина Т. Ф. Отношение древесных растений к влажности почв.— Автореф. дис. на соискание учен. степени канд. биол. наук. Минск, 1967.— 22 с.

Дмитриев С. И., Савченко И. В. Характеристика экологической изменчивости некоторых растений в зависимости от мест произрастания с использованием шкал Л. Г. Раменского//Науч. тр. Тюменского ун-та, 1981, вып. 82, с. 55—62.

Долгошов В. И. Географическая изменчивость сезонного развития древесных и кустарниковых растений//Ботанический журн., 1956, т. 41, № 11, с. 1364—1370.

Долгошов В. И. Продолжительность цветения и коэффициент увлажнения//Географический сборник, 1957, вып. 9, с. 92—97.

Дольник В. Р. Фотопериодизм и эндогенные окологодные ритмы как основа адаптации птиц к сезонности климата//Адаптивные особенности и эволюция птиц. М.: Наука, 1977, с. 61—65.

Дороганевская Е. А. К вопросу о суммах температур// Ботанический журн., 1953, т. 38, № 1, с. 84—88.

Драгавцев А. П. К вопросу о запаздывании созревания плодов в связи с нарастанием высоты над уровнем моря// Ботанический журн., 1956, т. 41, № 3, с. 476—482.

Дроздов О. А., Рубинштейн Е. С. Что следует называть климатическими нормами?// Изв. АН СССР, сер. геогр., 1966, № 1, с. 22—29.

Дроздов С. Н., Таланова В. В., Балагурова Н. И., Критенко С. П., Шерудило Е. Г. Влияние некоторых биологических факторов на терморезистентность активно вегетирующих растений// Сезонная ритмика природы горных областей. Тез. докл. I Всесоюз. совещания по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, с. 81—83.

Дроздов С. Н., Курец В. К., Титов А. Ф. Терморезистентность активно вегетирующих растений.— Л.: Наука, 1984.— 167 с.

Дрягин П. А. О сезонных наблюдениях биоритмов на водоемах// Докл. отделений и комиссий Географического об-ва СССР. Фенология. Л.: Изд-во ГО СССР, 1968, вып. 6, с. 133—141.

Дулупова Б. И., Радыгина В. И. Аномалии в развитии степных растений в 1972 году// Флора, растительность и растительные ресурсы Забайкалья и сопредельных областей. Чита, 1972, вып. 4, с. 62—68.

Елагин И. Н. Осенний листопад в лесах лесостепи// Ботанический журн., 1963, т. 48, № 11, с. 1042—1047.

Елагин И. Н. Продолжительность вегетационного периода у вечнозеленых хвойных// Сезонное развитие природы. М.: Изд-во МФ ГО СССР, 1972, с. 53—55.

Елагин И. Н. Сезонное развитие сосновых лесов.— Новосибирск: Наука, 1976.— 230 с.

Елагин И. Н. Характерные особенности вегетации дубняков лесостепи// Сезонное развитие природы. М.: Изд-во МФ ГО СССР, 1977, с. 18—24.

Елагин И. Н. Роль термического фактора в весенне-летнем развитии растений// Термический фактор в развитии растений различных географических зон. М.: Изд-во МФ ГО СССР, 1979, с. 6—7.

Забелин В. Н. Показатель агрометеорологических условий роста и развития зерновых культур в Казахстане// Метеорология и гидрология, 1985, № 6, с. 103—109.

Зайцев Г. Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике.— М.: Наука, 1984.— 424 с.

Зайцев Г. Н. Зона комфорта фанерофитов короткого дня в северном полушарии//Докл. отделений и комиссий Географического об-ва СССР. Фенология. Л.: Изд-во ГО СССР, 1968, вып. 6, с. 113—122.

Зайцев Г. Н. Определение параметров вегетационного периода//Бюл. Главного ботанического сада АН СССР, 1979, вып. III, с. 24—26.

Иванов Н. Н. Пояса континентальности земного шара//Изв. Всесоюзного геогр. об-ва, 1959, т. 91, № 5, с. 426—440.

Ильичева Е. М., Шварева Ю. Н. Когда приходит и уходит зима?//Природа, 1972, № 2, с. 82—88.

Ионов Р. Н. Сезонная динамика лугов северного Тянь-Шаня//Сезонная ритмика природы горных областей. Тез. докл. I Всесоюзного совещания по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, с. 123—124.

Калеткина Н. Г. Стационарные исследования крупнотравной полусаванны в районе Анзобского перевала//Проблемы ботаники. Л.: Наука, 1974, вып. 12, с. 124—136.

Калмыкова В. Г. Некоторые специфические черты растений и животных горных территорий//Проблемы биогеографии. Калинин: Калининский ун-т, 1975, с. 18—36.

Каримов Х. Х. Ритм развития эфемероидов Западного Памиро-Алая.— Душанбе, 1981.— 144 с.

Карнаухова В. В. Об учете суточного хода температуры воздуха при агрометеорологических расчетах//Тр. САРНИГМИ, 1979, вып. 67 (148), с. 11—15.

Картелев В. Г., Саядян Л. Е. Фенология, рост и развитие некоторых хвойных интродуцентов в нижнем лесном поясе Северной Армении//Сезонное развитие природы. М.: Изд-во МФ ГО СССР, 1972, с. 55—59.

Коновалова Н. С., Грингоф И. Г. Особенности распределения фотосинтетически активной радиации (ФАР) на территории Узбекистана//Тр. САНИИ Госкомгидромета СССР, 1981, вып. 83 (164), с. 52—59.

Коробова Е. Н. Агрометеорологическая оценка и прогноз развития высокогорной растительности при рациональном ведении пастбищного хозяйства//Сезонная ритмика природы горных обла-

стей. Тез. докл. I Всесоюз. совещания по горной фенологии. Л., 1982, 116 с.

Короткова Е. И. Динамика развития типчаково-ковыльной заповедной степи Аскания-Нова в связи с погодными условиями// Ботанический журн., 1957, т. 42, № 6, с. 784—792.

Кочетова С. И., Глумова О. А. К вопросу перезимовки многолетних сеяных трав в Казахстане//Тр. КазНИГМИ, 1979, вып. 75, с. 58—66.

Культиасов И. М. Экологическая характеристика некоторых представителей флоры Западного Тянь-Шаня//Бюл. Главного ботанического сада АН СССР, 1952, вып. 12, с. 12—24.

Лавренко Е. М., Соколов С. Я. Растительность плодовых лесов и прилегающих районов Южной Киргизии//Плодовые леса Южной Киргизии и их использование. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, с. 102—145.

Лебедева Л. П. Погодичная изменчивость хода фенологического развития субальпийских лугов Киргизии//Сезонная ритмика природы горных областей. Тез. докл. I Всесоюзного совещания по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, с. 124—125.

Леопольд А. Рост и развитие растений.— М.: Мир, 1968.— 494 с.

Летопись природы Чаткальского заповедника. Отчет за 1981—1985 гг.— Рукопись. Паркент, 1986.— 210 с.

Лиепа И. Я. Математические методы в биологических исследованиях: факторный и компонентный анализы.— Рига, 1980.— 104 с.

Лынов Ю. С. Сезонное развитие растительности снежников//Тр. Сары-Челекского гос. заповедника, 1968, вып. 3, с. 130—135.

Лынов Ю. С. Сезонное развитие травяных сообществ в горной Северной Фергане//Бюл. МОИП, отд. биол., 1975, т. 80, № 3, с. 105—115.

Лынов Ю. С. Особенности сезонного развития ранневесенних эфемероидов в зонах среднегорий и высокогорий Чаткальского и Гиссарского хребтов//Бюл. МОИП, отд. биол., 1977, т. 82, № 4, с. 120—124.

Лынов Ю. С. Погодные аномалии и сезонное развитие растений в среднегорных и высокогорных поясах Северо-Восточного Приферганья//Бюл. МОИП, отд. биол., 1980, т. 85, № 4, с. 79—85.

Лынов Ю. С. Сезонная динамика высотного фенологического градиента (Чаткальский хребет)//Бюл. МОИП, отд. биол., 1981а, т. 86, № 6, с. 68—72.

Лынов Ю. С. Структура вегетационного периода в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня//Ботанический журн., 1981б, т. 66, № 6, с. 802—814.

Лынов Ю. С. Осенняя вегетация травянистых растений в среднегорье Средней Азии//Метеорология и гидрология, 1981в, № 12, с. 107—108.

Лынов Ю. С. Сезонное развитие древесных и кустарниковых пород в Сары-Челекском, Рамитском и Чаткальском заповедниках//Лесоведение, 1982а, № 2, с. 91—93.

Лынов Ю. С. Феноритмотипический состав растений в среднегорных и высокогорных сообществах Чаткальского хребта//Ботанический журн., 1982б, т. 67, № 3, с. 355—359.

Лынов Ю. С. Летняя депрессия в сезонном развитии растений в горных районах Средней Азии//Бюл. Главного ботанического сада АН СССР, 1983, вып. 128, с. 15—19.

Лынов Ю. С. Листопад деревьев и кустарников в среднегорном поясе Чаткальского и Гиссарского хребтов//Лесоведение, 1984а, № 1, с. 39—45.

Лынов Ю. С. Феноклиматическая характеристика сезонов в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня//География и природные ресурсы, 1984б, № 3, с. 86—96.

Лынов Ю. С. Фенологические инверсии в горной местности (Западный Тянь-Шань)//Экология, 1984в, № 4, с. 29—33.

Лынов Ю. С. К методике полустационарных фитофенологических исследований//Изв. Всесоюзного геогр. об-ва, 1985а, т. 117, № 6, с. 39—44.

Лынов Ю. С. Связь феноклиматических показателей с продолжительностью периодов общей и активной вегетации//Тр. САНИИ Госкомгидромета СССР, 1985б, вып. 93 (174), с. 67—71.

Лынов Ю. С. Сезонное развитие растений в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня: факторы и темпы//Ботанический журн., 1985в, т. 70, № 8, с. 1101—1111.

Лынов Ю. С. Зимние факторы сезонного развития растений в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня//Экология, 1986а, № 4, с. 78—80.

Лынов Ю. С. Сезонное развитие реликтовых плодовых лесов Западного Тянь-Шаня//Бюл. Главного ботанического сада АН СССР, 1986б, вып. 141, с. 30—33.

Маркова Л. Е. Сравнительно-экологические исследования однолетних растений-эфемеров в природе и культуре.— Автореф. дис. на соискание уч. степени канд. биол. наук. Ташкент, 1966.— 22 с.

Мезенцев В. С. Режим влагообеспеченности и условия гидро-мелиораций степного края.— М.: Колос, 1974.— 287 с.

Наринян С. Г. Альпийские ковры Армении.— Автореф. дис. на соискание уч. степени д-ра биол. наук. Ереван, 1967.— 46 с.

Наринян С. Г. О ритме альпийских и субальпийских фитоценозов//Проблемы ботаники, 1974, вып. 12, с. 112—128.

Насыров Ю. С., Рахманина К. П. Фотосинтез и водный режим растений в зависимости от их экологии и происхождения//Темат. сб. отделения физиологии и биофизики растений АН ТаджССР, 1963, № 3, с. 5—24.

Нахуцришвили Г. Ш. Современное состояние экологических исследований растительности высокогорий//Ботанический журн., 1974, т. 59, № 5, с. 731—742.

Нахуцришвили Г. Ш., Гамцемлидзе З. Г. Жизнь растений в экстремальных условиях высокогорий: на примере Центрального Кавказа.— Л.: Наука, 1984.— 123 с.

Никитинский Ю. И. К вопросу третичной природы ореховых лесов Южной Киргизии//Тр. Сары-Челекского гос. заповедника, 1968, вып. 3, с. 27—43.

Нилов В. Н. К методике статистической обработки материалов фенологических наблюдений//Ботанический журн., 1980, т. 65, № 2, с. 282—284.

Одишария К. Ю. Продолжительность жизни листьев растений//Тр. Сухумского ботанического сада, 1974, вып. 20, с. 12—20.

Онищенко В. Г. Сезонная динамика фитоценоза альпийской пустоши на Северном Кавказе//Бюл. МОИП, отд. биол., 1983, т. 88, № 5, с. 106—114.

Павлов А. В. Теплофизика ландшафтов.— Новосибирск: Наука, 1979.— 285 с.

Павлов В. Н. Растительный покров Западного Тянь-Шаня.— М.: Изд-во МГУ, 1980.— 245 с.

Подольский А. С. Температура и влажность горных склонов в сопоставлении со свободной атмосферой.— Автореф. дис. на соискание уч. степени канд. геогр. наук. Ташкент, 1959.— 22 с.

Подольский А. С. Фенологический прогноз (математический прогноз в экологии).— М.: Колос, 1974.— 287 с.

Лынов Ю. С. Сезонность развития растений среднегорья и высокогорья Западного Тянь-Шаня//Изв. АН СССР, сер. геогр., 1986в, № 5, с. 85—91.

Лынов Ю. С. Феноклиматические параллели в Западном Тянь-Шане//География и природные ресурсы, 1986г, № 2, с. 85—92.

Лынов Ю. С. Эколого-фенологические особенности цветения растений и растительных сообществ в среднегорье и высокогорье Западного Тянь-Шаня//Бюл. МОИП, отд. биол., 1986д, т. 91, № 2, с. 153—158.

Лынов Ю. С. К оценке точности фенологических наблюдений (Западный Тянь-Шань)//Бюл. МОИП, отд. биол., 1987а, т. 92, № 3, с. 115—119.

Лынов Ю. С. Опыт выделения естественных сезонов (Западный Тянь-Шань)//Изв. Всесоюзного геогр. об-ва, 1987б, т. 119, № 5, с. 438—442.

Лынов Ю. С. Феноклиматические ресурсы в среднегорном поясе Западного Тянь-Шаня//Тр. САННИ Госкомгидромета СССР, 1988а, вып. 103 (184), с. 62—70.

Лынов Ю. С. Фенологическая индикация климата (на примере Западного Тянь-Шаня)//География и природные ресурсы, 1988б, № 2, с. 90—99.

Лынов Ю. С. Сезонное развитие и динамика продуктивности травяных сообществ в Западном Тянь-Шане//Узбекский биол. журнал, 1988в, № 1, с. 45—47.

Максимова Г. Н. Температурный режим и пространственная дифференциация фенологических процессов//Термический фактор в развитии растений различных географических зон. М.: Изд-во МФ ГО СССР, 1979, с. 9—11.

Малкина И. Г. Моделирование фенологического развития сельскохозяйственных растений//Вестн. с.-х. науки, 1986, № 7, с. 133—135.

Малышев А. А. Термопериодизм и его значение в развитии растений//Ботанический журн., 1952, т. 37, № 2, с. 139—157.

Малышев А. А. Изменение ритма развития и ростовые процессы дикорастущих растений в разных горных поясах//Тр. Тебердинского гос. заповедника, 1960, вып. 2, с. 32—54.

Малышев А. А. Особенности ритма развития и ростовых процессов растений в разных горных поясах Северо-Западного Кавказа//Проблемы ботаники, 1965, вып. 7, с. 33—41.

Пономарева (Былинкина) И. Н. Ритм сезонного развития растений Иссык-Кульской котловины//Уч. зап. Московского педагогического ин-та им. В. П. Потемкина, 1959, т. 100, вып. 5, с. 34—58.

Понятовская В. М. Стационарное изучение травянистых сообществ лесного пояса Южной Киргизии//Тр. Ботанического ин-та АН СССР. Геоботаника, серия 3, вып. 8, 1952, с. 24—52.

Пошкурлат А. П. Сезонный ритм прироста побегов у разновозрастных особей горницета весеннего//Бюл. МОИП, отд. биол., 1976, т. 81, № 1, с. 117—124.

Пряхин М. И. Сезонная смена аспектов основных типов растительности низкогорий Памиро-Алая//Изв. Всесоюз. геогр. об-ва, 1963, т. 95, № 5, с. 412—418.

Пясецкая Е. А. Фенологические сезоны лесов северного макросклона горного Крыма//Лесоведение, 1981, № 3, с. 49—58.

Райтенбах Р. Г., Козулин К. Н. Объективная классификация полей приземного давления и выделение климатических сезонов северного полушария//Метеорология и гидрология, 1982, № 8, с. 19—28.

Рихтер Г. Д. Роль снежного покрова в физико-географическом процессе//Тр. Института географии АН СССР, 1948, вып. 40, 84 с.

Розанов Б. С. Субтропики Средней Азии//Изв. АН Таджикской ССР, отд. биол. наук, 1975; № 2 (59), с. 18—26.

Русанова А. В., Кочетова С. И. Агрометеорологические условия возделывания многолетних трав в северной половине Казахстана//Тр. КазНИГМИ, 1979, вып. 75, с. 3—17.

Селянинов Г. Т. О сельскохозяйственной оценке климата//Тр. по сельскохозяйственной метеорологии, 1928, вып. 20.

Семенова О. А. К вопросу о вертикальном градиенте осадков в Средней Азии//Тр. САРНИГМИ, 1974, вып. 10 (91), с. 66—72.

Семенова-Тян-Шанская А. М. О сезонном развитии травостоев луговых степей и остепненных лугов//Ботанический журн., 1976, т. 61, № 4, с. 572—578.

Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных геоботанических исследованиях//Уч. зап. Московского педагогического ин-та им. В. П. Потемкина, 1954, т. 37, вып. 2, с. 21—84.

Серебряков И. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годичном ритме развития растений//Ботанический журн., 1966, т. 51, № 7, с. 923—938.

Серебрякова Т. И. Некоторые итоги ритмологических исследований в разных ботанико-географических зонах СССР//Тр. Московского общества испытателей природы, 1976, т. 42, с. 216—238.

Сиротенко О. Д., Абашина Е. В. Об использовании динамических моделей для оценки агрометеорологических условий формирования урожаев//Метеорология и гидрология, 1982, № 8, с. 95—101.

Соколов С. Я. Ритмика факторов жизни и самой жизни в ореховых лесах Ферганы//Тр. II Всесоюзного геогр. съезда, 1948, т. 2, с. 63—77.

Станюкович К. В. Ритмика растительных сообществ как необходимый критерий при составлении классификации растительности Таджикистана//Экология, 1982, № 4, с. 85—88.

Сумочкина Т. Е. Уточненные показатели и прогнозирование сроков весеннего подтравливания на пастбищах Узбекской ССР//Тр. САРНИГМИ, 1979, вып. 67 (148), с. 41—46.

Тавровский В. А. Сезонные биоритмы природы Севера и научно-практическое значение их комплексного изучения//Биологические проблемы Севера. VI симпозиум, тезисы. Якутск, 1974, вып. 1, с. 44—46.

Тагирзянов А. Т. Особенности распределения обильных снегопадов в Ферганской долине//Тр. САРНИГМИ, 1975, вып. 24 (105), с. 3—7.

Терлецкий В. К. Географическая изменчивость ритмики развития кизильников *Cotoneaster Medic.*//Ботанический журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1142—1147.

Терлецкий В. К. Прогнозирование сезонного развития дикорастущих плодовых по температурным порогам//Термический фактор в развитии растений различных географических зон. М.: Изд-во Московского фил. ГО СССР, 1979, с. 44—45.

Томкус И. С. Индикаторы биоклимата Южной Прибалтики (1. Некоторые свойства феноклиматического режима)//Тр. АН Литовской ССР, сер. В, 1965, вып. 1 (36), с. 24—32.

Томкус И. С. Фитофенофазы и их связь с климатом в Южной Прибалтике//Автореф. дис. на соискание ученой степени канд. геогр. наук. Вильнюс, 1966, 21 с.

Тюрин А. В. О зацветании *Padus racemosa* (Lam.) Gilib., *Caragana arborescens* Lam. *Betula verrucosa* Ehrh. в Подмоскowie за 74 года (с 1883 по 1956 г.)//Ботанический журн., 1959, т. 44, № 11, с. 1234—1246.

Уланова Е. С., Сиротенко О. Д. Методы статистического анализа в агроклиматологии.—Л.: Гидрометеониздат, 1968. 212 с.

Утешев А. С. Атмосферные засухи и их влияние на природные явления.—Алма-Ата: Наука, 1972.—172 с.

Федоров А. К. О факторе, лимитирующем начало весенней вегетации зимующих растений//Докл. ВАСХНИЛ, 1976, № 10, с. 30—34.

Федосеев А. П. Климат и пастбищные травы Казахстана (Агроклиматическая характеристика и агроклиматические прогнозы).—Л.: Гидрометеониздат, 1964.—317 с.

Четыркин В. М. Внутренние климатические различия и особенности условий вегетации в Средней Азии//Проблемы физической географии, 1950, т. 15, с. 42—54.

Чирков Ю. А., Шаблевская В. А. Изменение термических показателей развития сельскохозяйственных растений в условиях вертикальной зональности//Метеорология и гидрология, 1962, № 8, с. 74—80.

Чуб В. Е. Влияние рельефа на формирование запасов влаги в почве//Тр. САРНИГМИ, 1979, вып. 67 (148), с. 47—51.

Шалатова Л. И. Влияние абсолютной высоты на таяние снежников в горных районах Средней Азии//Изв. Узбекистанского филиала ГО СССР, 1955, № 1, с. 38—44.

ШигOLEV А. А. Исследование темпов развития растений//Географический сборник, 1957, т. 9, с. 64—72.

ШигOLEV А. А., Шиманюк А. П. Изучение сезонных явлений.—М.: Учпедгиз, 1962.—211 с.

Шнелле Ф. Фенология растений.—Л.: Гидрометеониздат, 1961.—254 с.

Шульгин А. М. Методика сельскохозяйственной оценки климата (Агроклиматология).—М.: Гидрометеониздат, 1966.—196 с.

Шулькина Т. В. Типы фенологического развития травянистых растений в ботаническом саду Ботанического института АН СССР//Ботанический журн., 1969, т. 54, № 9, с. 1122—1130.

Шульц Г. Э. Обзор фенологической литературы за 1937 и 1938 гг.//Изв. Всесоюз. геогр. об-ва, 1939, т. 71, № 5, с. 586—589.

Шульц Г. Э. Листопад среднерусских древесных пород в Сталинабаде//Географический сборник, 1957, т. 9, с. 56—63.

Шульц Г. Э. Календари природы в агроклиматических справочниках//Тр. фенолог. совещ. Л.: Гидрометеиздат, 1960, с. 553—561.

Шульц Г. Э. Некоторые новые научные проблемы фенологии//Докл. совещания фенологов Всесоюз. геогр. об-ва, 29 I 1964 г. Л.: Изд-во ГО СССР, 1965, с. 5—22.

Шульц Г. Э. Вопросы методики и организации фенологических наблюдений при ботанических исследованиях//Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.; Л.: Наука, 1966, с. 5—23.

Шульц Г. Э. Интразональные фенологические параллели (юг и север лесной зоны)//Ботанический журн., 1967, т. 52, № 8, с. 1070—1083.

Шульц Г. Э. Современные проблемы индикационной фенологии.—Доклад на соискание уч. степени д-ра биол. наук.—Л., 1970а.—55 с.

Шульц Г. Э. Экстразональные фенологические параллели (эфемеровые пустыни и тайга)//Ботанический журн., 1970б, т. 55, № 9, с. 1217—1231.

Шульц Г. Э. Экстразональные фенологические параллели. 2. Эфемеровые пустыни и тайга//Ботанический журн., 1974, т. 59, № 2, с. 175—182.

Шульц Г. Э. Феноаномалии растений 1972 г. в Ленинграде//Засуха 1972 г. и ее влияние на сезонную жизнь и биологическую продуктивность растений Восточно-Европейской равнины. Л.: Изд-во ГО СССР, 1975, с. 49—54.

Шульц Г. Э. Термический режим как фактор сезонного развития высших растений//Термический фактор в развитии растений различных географических зон (Материалы Всесоюзной конф. 29—31 января 1979 г.). М.: Изд-во Московского фил. ГО СССР, 1979, с. 4—5.

Шульц Г. Э. Общая фенология.—Л.: Наука, 1981.—188 с.

Щеголева С. В. Сравнительное изучение некоторых индикационных фитофенологических явлений лесной части Русской равнины//Ботанический журн., 1970, т. 55, № 10, с. 1464—1472.

Щеголева С. В. Служба срока в народном хозяйстве//Фенологическая индикация и фенопрогнозирование. Тез. докл. на V Всесоюз. совещании (Алма-Ата, май 1984 г.). Л.: Изд-во ГО СССР, 1984, с. 3—5.

Щербаков Ю. А., Кириллова Г. К. Ход некоторых феноявлений на разноориентированных склонах//Уч. зап. Пермского ун-та, 1968, № 196, с. 84—102.

Щербаков Ю. А., Кириллова Г. К. О роли адвективной экспозиции в формировании климатических различий склонов//Уч. зап. Пермского ун-та, 1970, № 240, с. 135—149.

Юркевич И. Д., Ярошевич Э. П., Козло З. И. Феноклиматическая периодизация Белоруссии//Сезонная ритмика природы горных областей. Тез. докл. I Всесоюз. совещания по горной фенологии. Л.: Изд-во ГО СССР, 1982, с. 54—55.

Anderson R. Seasonality in trophic levels. Seasonality in terrestrial primary producers//Ecol. Stud., 1974. Berlin, e. a., 1974, vol. 8, 103—117.

Arroyo M. T., Armesto J. J., Villagrah C. Plant phenological patterns in the high andean Cordillera of Central Chile//J. Ecol., 1981, vol. 61, N 1, 205—223.

Beatley J. C. Phenological events and their environmental triggers in Mojave desert ecosystems//Ecology, 1974, vol. 55, N 4, 856—863.

Biebl R. Vorposten des Lebens. Von der Pflanzen im Hochgebirge und in der Arktis//Universum, 1957, vol. 12, N 8, 251—256.

Brisse H., Grandjouan G. Plants indicatrices du climat, II//Bull. soc. bot. France, Lett. bot., 1980, 127, N 5, 471—482.

Canaday B. B., Fonda R. W. The influence of subalpine snowbanks on vegetation pattern production and phenology//Bull. Tor. Bot. Club, 1974, vol. 101, N 6, 340—350.

Ceccarelli S., Somaroo B. H. Summer dormancy and winter regrowth of perennial grasses in Syria//Acker — und Pflanzenbau, 1983, vol. 152, N 2, 81—88.

Idso S. B., Jackson R. D., Reginato R. J. Extending the "degree day" concept of plant phenological development to include water stress effects//Ecology, 1978, vol. 59, N 3, 431—433.

Hashemi F. Agroclimatic zoning of Iran//Iranian Meteorol. Organiz., 1974, vol. 2, 76 p.

Hopkins A. D. Bioklimatics. A science of life and climate relations//US Depert. Agricult. Washington, 1938, vol. I—IV, N 280, 188 pp.

Kimball S. L., Salisbury F. B. Plant development under snow//Bot. Gaz., 1974, vol. 135, N 2, 147—149.

Larcher W. Ökophysiologische Konstitutionseigenschaften von Gebirgspflanzen//Ber. Dtsch. bot. Ges., 1983, vol. 96, N 1, 73—85.

Miller P. C. Canopy structure of mediterranean type shrubs in relation to heat and moisture//Mediterranean type ecosyst.: role nutrients. Berlin e. a., 1983, 133—166.

Mitrakos K. Plant life under mediterranean climatic conditions//Port. acta biol., 1980—1981, vol. A16, N 1—4, 33—44.

Mott J. J., McComb A. J. Effect of moisture stress on the growth and reproduction of three annual species from an arid region of western Australia//J. Ecol., 1975, vol. 63, N 3, 825—834.

Nahal I. Reflexions et recherches sur la notion de climax de la vegetation sous le climat méditerranéen oriental//Biol. et écol. méditer., 1974, vol. 1, N 1, 1—10.

Nilsen E. T., Schlesinger W. H. Phenology, productivity and nutrient accumulation in the post-fire chaparral shrub *Lotus scoparius*//Oecologia, 1981, vol. 50, N 2, 217—224.

Octavita B. Asupra notiunii "resurse climatice">//Stud. si cerc. geol., geofiz., geogr. Ser. geogr., 1974, t. 21, N 1, 89—93.

Oredsson A. Factors possibly influencing the range of shrubby rubus species in Sweden. I. Severity of winter//Bot. notis, 1975, vol. 128, N 1, 47—54.

Pavlovic V. Biologic rhythemics as dynamic resultant of functional self-regulation of endogenous rhythemics of organisms and activity of actual constellation of environmental factors//Chronobiologia, 1977, vol. 4, N 2, 138—140.

Pilcher J. R., Gray B. The relationships between oak tree growth and climate in Britain//J. Ecol., 1982, vol. 70, N 1, 297—304.

Rathjens C. Klimatische Jahres-Zeiten in Afganistan//Afgan. J., 1974, t. 1, N 1, 13—18.

Roller M. Phanologische Wanderungen im Jahre 1961, einem Jahr extrem verfruhter Phasen//Wetter und Leben, 1962, vol. 14, N 1—2, 6—15.

Waggoner P. E., Parlange J. I. Modeling phenology and seasonality. Appendix. Analytic solution to model passages through phenophases//Ecol. Stud., 1974. Berling, e. a., 1974, vol. 8, 301—327.

Wilson C., Peterson C. A. Root growth of bulbous species during winter//Ann. Bot., 1982, vol. 50, N 5, 615—619.

УКАЗАТЕЛЬ УПОМИНАЕМЫХ РАСТЕНИЙ

- Abelya corymbosa* Regel et Schmalh. 39, 67, 104, 115, 140
Abies semenovi B. Fedtsch. 27
Acantholimon korolkowii (Regel) Korov. 27
Acer semenovii Regel et Herd. 39, 47, 52, 56, 57, 103, 106, 140
Achillea asiatica Serg. 37
A. filipendulina Lam. 91
A. millefolium L. 119
Aegilops cylindrica Host. 106
Alcea nudiflora (Lindl.) Boiss. 47, 52, 55, 56, 91, 99, 112, 150
Alchemilla retropilosa Juz. 154
Alliaria petiolata (Bieb.) Cavara et Grande 41
Allium atrosanguineum Kar. et Kir. 27
A. kaufmannii Regel 29
A. fedtschenkoanum Regel 30, 39, 154
Amygdalus petunikovii Litv. 27, 39, 103, 112, 155, 158
A. spinosissima Bunge 27, 29, 31, 84, 100, 103, 105, 121
Anemonastrum protractum (Ulbr.) Holub. 62
Anisantha tectorum (L.) Nevski 87, 88, 100
Arenaria serpyllifolia L. 75
Armeniaca vulgaris Lam. 47, 115
Artemisia persica Boiss. 128
Astragalus lasiosemius Boiss. 26
Atraphaxis pyrifolia Bunge 103
A. virgata (Regel) Krons. 112, 141
- Berberis integerrima* Bunge 113, 143, 159
Betula pendula (verrucosa) Roth. 175
Brachypodium sylvaticum (Huds.) Beauv. 30, 41, 64, 65, 69, 110
Bothriochloa ischaemum (L.) Keng. 29, 30, 39, 75
- Capsella bursa-pastoris* (L.) Medik. 95
Caragana arborescens Lam. 175
C. turkestanica Kom. 46
Celtis caucasica Willd. 103, 106, 108, 112, 113, 117
Centaurea squarrosa Willd. 27, 67, 68, 91, 93, 100, 117, 151, 153
Cerasus erythrocarpa Nevski 100, 115, 119
Cicer songaricum Steph. ex DC 103
Colchicum luteum Baker. 150
Corydalis ledebouriana Kar. et Kir. 41, 125
Cotoneaster multiflorus Bunge 69, 80

Leonurus turkestanicus V. Krecz. et Kuprian. 41
Ligularia alpigena Pojark. 31, 128
L. thomsonii (Clarke) Pojark. 150
Lonicera altmannii Regel et Schmalh. 14, 36, 100, 108, 109, 112, 115, 122, 151
L. karelinii Bunge ex P. Kir. 143
L. lanata Pojark. 49, 67, 108, 112, 115, 122, 151
L. microphylla Willd. ex Schult. 70
L. nummulariifolia Jaub et Spach. 113
L. tianschanica Pojark. 109, 151

Malus kirghisorum Al. Theod. et Fed. 27, 30, 39, 139
M. sieversii (Ledeb.) M. Roem. 35, 41, 46, 47, 64, 80, 93, 103, 104, 105, 108, 110, 113, 117, 118, 120, 139, 140, 144, 145, 150
Mentha arvensis L. 61, 62
M. longifolia (L.) L. 62

Nepeta alata Lipsky 144
N. formosa Kudr. 69

Oberna behen (L.) Ikonn. 151
O. wallichiana (Klotzsch.) Ikonn. 151
Origanum tyttanthum Contsch. 35, 36, 37, 39, 47, 49, 67, 93, 100, 104, 109, 112, 139, 141, 144, 150, 152, 153

Padellus mahaleb (L.) Vass. 14, 105, 108, 109, 116, 117
Padus racemosa (Lam.) Gilib. = *P. avium* Mill. 175
Picea schrenkiana Fisch. et Mey. 27, 29, 71
Phlomis oreophila Kar. et Kir. 27
Poa bulbosa L.
P. nemoralis L. 64
Polygonum coriarium Grig. 14, 29, 39, 61, 128, 151, 159
P. hissaricum M. Pop. 39
P. nitens (Fisch. et Mey.) V. Petrov ex Kom. 39, 143
Populus bachofenii Wierzb. ex Rochel. 67
Potentilla hololeuca Boiss. ex Lehm. 144
P. moorcroftii Wall. ex Lehm. 106
Prangos pabularia Lindl. 16, 27, 29, 30, 31, 39, 61, 63, 107, 150, 153, 160
Prunus sogdiana Vass. 14, 39, 46, 47, 49, 52, 53, 54, 55, 64, 67, 69, 93, 95, 103, 104, 105, 107, 108, 113, 115, 116, 120, 130, 140, 150, 158, 159
Pyrus communis L. 47

Ranunculus rubrocalyx Regel ex Kom. 159
Rheum maximowiczii Losinsk. 27, 29
Rhamnus cathartica L. 130
Ribes meyeri Maxim. 70
Rosa canina L. 93, 106, 108, 116, 117
R. maracandica Bunge 39, 61, 63, 112

Cousinia bonvalotii Franch. 29
Crataegus pontica C. Koch. 47, 67, 76, 105, 106, 112, 115, 116, 117
C. turkestanica Pojark. 93, 105, 106, 108
Crocus alatavicus Regel et Semen. 92, 93, 159
C. korolkowii Maw. et Regel 67
Crupina oligantha Tschern. 106

Dactylis glomerata L. 27
Dipsacus dipsacoides (Kar. et Kir.) Botsch. 61, 63
Draba huetii Boiss. 95

Elytrigia intermedia subsp. *trichophora* (Link.) A. et D. Löve 29, 74
Eremostachys speciosa Rupr. 41, 91, 93, 106, 159
Eremurus turkestanicus Regel 14
E. fuscus (O. Fedtsch.) Vved. 30, 35, 37, 46, 49, 67, 93, 99, 106, 130, 139, 159
E. regelii Vved. 35, 93, 130, 139
E. sogdianus (Regel) Franch. 46, 100, 104, 158
Exochorda tianschanica Gontsch. 27, 49, 67, 93, 103, 104, 107, 108

Ferula prangifolia Korov. 30
F. tenuisecta Korov. 16, 29, 31, 93, 99, 100
F. tschimganica Lipsky ex Korov. 29
Festuca valesiaca Gaudin 31
Fraxinus sogdiana Bunge 27

Gagea pseudoerubescens Pasch. 70, 144
G. turkestanica Pasch. 144
Galatella coriacea Novopokr. 39, 109, 112, 141
Geranium ferganense Bobr. 14, 27, 30, 31, 62, 128, 143, 159
Glycyrrhiza glabra L. 75

Haplophyllum latifolium Kar. et Kir. 104
H. perforatum Kar. et Kir. 104
Hordeum bulbosum L. 74, 75, 87, 88, 91, 98, 106
Hypericum perforatum L. 37
H. scabrum L. 27, 31, 103, 150, 153
Hyssopus seravschanicus (Dubjan.) Pazij 68

Impatiens parviflora DC 39, 41, 64, 110
Inula macrophylla Kar. et Kir. 93
Iris ruthenica Ker-Gawl. 27
Ixiolirion tataricum (Pall.) Herb. 144

Juglans regia L. 27, 29, 41, 47, 49, 64, 67, 93, 108, 110, 114, 115, 139, 140, 145
Juniperus seravschanica Kom. 27, 29, 31

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие	2
1. Проблема сезонности. Состояние изученности вопроса . .	5
2. Объекты, методика, показатели	9
3. Особенности климата. Растительность и высотные пояса на ключевых участках	20
4. Факторы сезонного развития растений и растительных сообществ	33
4.1. Термический фактор сезонного развития растений . .	—
4.2. Водный стресс в сезонном развитии растений	39
4.3. Эндогенный фактор сезонного развития растений и его количественная оценка	42
4.4. Комплексное воздействие факторов на сезонное раз- витие растений	50
4.5. Фенологические инверсии	60
4.6. Фенологические аномалии	65
4.7. Феноклиматические ресурсы	72
5. Феноклиматические сезоны	78
5.1. Соотношение периодов крупного порядка. Схема се- зонности	—
5.2. Зима	84
5.3. Весна	89
5.3.1. Субсезон начала вегетации	91
5.3.2. Субсезон цветения деревьев и кустарников . .	94
5.4. Лето	96
5.4.1. Субсезон цветения травянистых растений . . .	—
5.4.2. Субсезон летнего листопада	101
5.5. Осень	111
5.5.1. Субсезон осеннего расцветивания листьев . . .	—
5.5.2. Субсезон осеннего листопада	117
5.5.3. Субсезон осенней вегетации травянистых расте- ний (глубокой осени)	121
5.6. Сезоны в высокогорье	122
5.6.1. Весна	—
5.6.2. Лето	124
5.6.3. Осень	127
5.7. Объективность периодизации	129
	189

R. platyacantha Schrenk. 70
Rubus caesius L. 51

Salix tianschanica Regel 70
Salvia sclarea L. 91, 104
Scabiosa songarica Schrenk. 14
Shibateranthus longistipitata (Regel) Nakai 46, 93
Spiraea hypericifolia L. 14, 36, 46, 47, 59, 67, 93, 100, 104, 105, 113, 122, 158
Solenanthus circinnatus Ledeb. 125
Sorbus persica Hedl. 113, 143
S. tianschanica Rupr. 70, 141

Trollius altaicus C. A. Mey. 30
Tulipa kaufmanniana Regel 65, 150

Ulmus androssowii Litv. 116
U. carpinifolia Rupp. ex Suckow. 116

Velezia rigida L. 158
Vicia tenuifolia Roth. 29, 37, 46, 61, 63, 67, 80, 93, 95, 130, 144, 163

Ziziphora pamiroalaica Juz. 144
Z. pedicellata Pazij et Vved. 26, 39, 63, 80, 100, 109, 141, 144, 151, 152, 153, 157

6. Географические и феноклиматические связи	135
6.1. Высотно-поясные и широтно-региональные связи се- зонного развития растительности	—
6.2. Высотный фенологический градиент	146
6.3. Фенологическая индикация климата	153
Заключение	165
Список литературы	167
Указатель упоминаемых растений	185

Научное издание

ТРУДЫ ЧАТКАЛЬСКОГО БИОСФЕРНОГО
ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА

Вып. 4

Юрий Сергеевич Лынов

**ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ И СТРУКТУРА СЕЗОННОСТИ
ГОРНЫХ ТЕРРИТОРИЙ
(НА ПРИМЕРЕ ЗАПАДНОГО ТЯНЬ-ШАНЯ)**

Редактор Л. В. Ковель. Художник И. А. Мазур. Художественный редактор
Е. Н. Чукаева. Технический редактор Н. В. Морозова. Корректор Л. И. Хромова

Н/К

Сдано в набор 06.03.91. Подписано в печать 16.07.91. Формат 84×108^{1/32}. Бумага
книжная № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 10,08.
Усл. кр.-отт. 10,08. Уч.-изд. л. 10,56. Тираж 500 экз. Индекс ПРЛ-106. Заказ № 77.
Цена 1 р. 20 к. Гидрометеиздат, 199226. Ленинград, ул. Беринга, 38.

Ленинградская типография № 8 ордена Трудового Красного Знамени
Ленинградского объединения «Техническая книга» им. Евгении Соколовой
Государственного комитета СССР по печати. 190000, Ленинград. Прачечный
переулок, 6.

