

И. Н. БЕЙДЕМАН

**МЕТОДИКА
ИЗУЧЕНИЯ
ФЕНОЛОГИИ
РАСТЕНИЙ И
РАСТИТЕЛЬНЫХ
СООБЩЕСТВ**

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ЛИМНОЛОГИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ

И. Н. БЕЙДЕМАН

МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ
ФЕНОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

Ответственный редактор
чл.-корр. АН СССР *Г. И. Галазий*



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
НОВОСИБИРСК · 1974

УДК 581.543.08

В работе показаны способы ведения фенологических наблюдений в поле, приведены формы бланков и таблиц, описаны методы обработки материала, составления кривых, феноспектров и фенологических карт. В процессе изложения материала интерпретируются методы советских и зарубежных авторов, трактуются некоторые теоретические вопросы фенологии.

Книга рассчитана на геоботаников, экологов, лесоводов. В ней найдут полезные сведения аспиранты, студенты и преподаватели высших и средних учебных заведений.

ОТ АВТОРА

На протяжении многих лет автор занимался изучением фенологии растений. В 1954 г. была опубликована «Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях». В настоящее время назрела необходимость в новом методическом руководстве.

В данной работе автор, не претендуя на полноту освещения всех вопросов, останавливается на узловых положениях фенологии растений и растительных сообществ.

Раздел «Использование аэрометодов в фенологии» написан специалистами в этой области Е. А. Галкиной и К. Е. Мелешко. В нем показаны новые приемы аэрометодов при фенологических исследованиях.

В подготовке рукописи к печати принимали участие мл. науч. сотрудник Л. И. Кудинова, аспиранты Лимнологического ин-та Л. Н. Касьянова и Н. Н. Погодаева, а также лаборант Л. А. Железовская — всем им автор выражает глубокую благодарность. Особо хочется поблагодарить чл.-корр. АН СССР Г. И. Галазия за помощь, оказанную в написании настоящей книги.

ЦЕЛИ И ЗАДАЧИ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ

Начиная с 1721 г. фенологические наблюдения велись с разными целями, вначале они проводились параллельно метеорологическим. Растение при этом рассматривалось как прибор, отражающий ход периодических явлений климата. Наблюдения над различными видами растений в разных географических зонах часто проводились неспециалистами, обычно недостаточно согласованно. Все это не давало возможности сравнивать собранный материал. Однако со временем все чаще высказывается мысль о принадлежности фенологии к области ботанических наук. Так, В. А. Разиньков (1896, 1897) указывал, что для получения полноценного материала фенонаблюдения необходимо проводить только биологию. С развитием науки о растительном сообществе в 1900-х годах встал вопрос о том, что фенология, с одной стороны, может служить методом биологического анализа растительной формации и характеристикой ее в разных ботанико-географических зонах (Хитрово, 1910), а с другой — может быть средством к отысканию зависимостей между развитием растений и совокупностью факторов, определяющих это развитие (Титов, 1913).

С углублением и расширением ботанической науки роль фенологии приобретает более отчетливый характер, она окончательно входит в круг ботанических наук и становится необходимым методом изучения как отраслей сельского хозяйства, связанных с сезонным развитием природы, так и растительных сообществ.

Фенологические наблюдения, проводимые по единой программе над одними и теми же видами растений в разных климатических условиях СССР, позволяют устанавливать приуроченность начала и конца вегетации этих видов к различным условиям среды и тем самым уточнять сроки необходимых сельскохозяйственных мероприятий.

Все задачи исследований, стоящие перед фенологией в нашей стране, можно разделить на две группы: 1) задачи, связанные с различными отраслями сельского хозяйства; 2) задачи, связанные с проведением фенологических наблюдений при изучении флоры и растительности.

Задачи, связанные с различными отраслями сельского хозяйства. 1. Установление сроков борьбы с вредителями ценных древесных пород плодовых деревьев, виноградной лозы, хлопчатни-

ка, хлебных злаков и многих других важных сельскохозяйственных и технических культур на основании сроков наступления тех или иных фенофаз. 2. Установление наиболее рациональных сроков сева и уборки сельскохозяйственных культур (зерновых, травосмесей и др.) и начала пастбы, сенокошения, выпаса на отаве и т. п. на лугах и пастбищах. 3. Установление сроков цветения, плодоношения, сбора семян древесных пород, а также перспективы их урожаев для правильной организации лесного хозяйства и, в частности, для целей разведения лесных ползащитных полос. 4. Установление сроков распускания листьев, цветения, созревания плодов, осенней раскраски листвы древесных пород и травянистых декоративных растений в целях подбора наилучшего ассортимента для озеленения наших городов, сел, фабрик и заводов. 5. Установление сроков зацветания медоносных и пастбищных растений, необходимых для развития пчеловодства, пастбищного хозяйства и др.

Задачи, связанные с проведением фенологических наблюдений при изучении флоры и растительности. Познание сезонности развития растений — одно из необходимых звеньев в изучении флоры и растительности. Фенологические наблюдения проводятся при этом, во-первых, над развитием отдельных видов (флористико-фенологические); во-вторых, над развитием отдельных видов в их взаимосвязи с другими видами (фитоцено-фенологические); в-третьих, над развитием отдельных видов в их связи с внешними факторами среды (эколого-фенологические).

Фенологические наблюдения при изучении флоры и растительности позволяют решить следующие вопросы.

I. По характеру цветения и срокам наступления отдельных фенофаз возможно выделить новые близкие виды, плохо различимые по морфологическим признакам. «Изучение жизненных циклов — коренной вопрос для познания сущности видов, разные виды имеют совершенно разные циклы» (Алехин, 19386, с. 176).

II. При изучении растительных сообществ посредством кратковременных сезонных (годовых) или многолетних фенологических наблюдений (Алехин, 19386) можно одновременно решить ряд задач: 1. Кратковременные наблюдения позволяют установить приуроченность тех или иных фенофаз к данным календарным срокам и сопоставить их у разных видов. Кратковременные фенологические наблюдения, проведенные в увязке с почвенными (например, около почвенных шурфов — ям), дают возможность сравнить аспекты одной ассоциации на разных почвах и выявить смещение фенофаз у видов, составляющих данное сообщество. Такие наблюдения проводятся при маршрутных геоботанических обследованиях и служат материалом для познания экологии всего сообщества. 2. Сезонные наблюдения, если принимать во внимание вегетационные циклы жизни растений, позволяют расчленить со-

общества на синузии и выделить аспекты. Под синузией мы понимаем «...самостоятельную группу растений внутри фитоценоза, характеризующуюся экологической однородностью, выражающейся в сходстве жизненных форм или в принадлежности к одному и тому же ярусу в пространстве или во времени, или обладающую сходным ритмом развития» (Алехин, 1935, с. 21). 3. Многогодичные наблюдения дают возможность отыскать закономерности и причины, от которых зависит ритм развития растений в сообществе. Выявляется весь цикл развития многолетнего растения (как древесного, так и травянистого) — от его всхода, через ювенильные растения, до взрослых плодоносящих особей (см. с. 71—75).

Ритм жизненных процессов одного и того же растения в разных сообществах зависит от следующих причин: а) историко-ботанико-географических; б) фитоценологических и в) экологических.

Историко-ботанико-географические причины частично определяют особенности сезонного ритма растений, т. е. растения, жившие ранее при других условиях среды, сохраняют тот же ритм сезонного развития при изменении внешних условий (климата, почвы и т. д.). Детальный фенологический анализ этих особенностей может объяснить ботанико-географическую сущность сообщества и его связь с предыдущими сообществами.

Фитоценотические причины определяют особенности сезонного ритма растений, связанные со взаимоотношением растений, произрастающих совместно в сообществе. Например, затемнение под пологом верхнего яруса деревьев в лесу меняет ритм развития травянистого покрова и подлеска по сравнению с освещенными местами (прогалинами). Р. Шарфеттер (Scharfetter, 1922) и А. П. Ильинский (1937) назвали такое явление «формационной ритмикой». При изменении видового состава растительного сообщества меняется периодичность жизненных процессов растений, а также происходит смена аспектов во времени.

Экологические причины определяют как особенности сезонных смен фенофаз, зависящие от ритма окружающей среды, так и взаимосвязанные с фенофазами ритмы основных жизненных функций растения (транспирации, ассимиляции и др.).

III. Фенологические наблюдения позволяют установить взаимообусловленный ритм развития растений и среды. При наблюдении ритма растений и среды в течение нескольких лет или одного года ход развития сообщества сопоставляется с изменениями температуры воздуха, его влажности, направления и силы ветра, количества осадков, напряженности света и его качества, а также с изменениями влажности почвы и содержания солей в ней и в грунтовых водах (что особенно важно для древесных пород и для полукустарников

в пустынях и полупустынях). Сезонные морфологические изменения в растениях связаны со сменами в них физиологических и биологических процессов и с ритмичностью среды, в которой они обитают. Смены фенофаз и изменения интенсивности транспирации у различных видов растений в течение их вегетации при идентичных условиях среды сходны, при различно меняющемся режиме влажности почвы наступление фенофаз и изменение интенсивности транспирации наблюдаются у растений в разные периоды их вегетации (Баранов, Бейдеман, Шульц, 1960).

Нельзя полагать, что каждая из указанных причин действует на растение отдельно от других. Все эти факторы влияют одновременно и взаимозависимо. Развитие растения взаимобусловлено всеми вышеуказанными как внешними для него, так и внутренними, в нем самом происходящими процессами. Для полного познания закономерностей развития растения необходимо изучать одновременно все периодические процессы как в растении, так и в среде его обитания. Но не всегда это возможно. Для проведения наблюдений такого характера необходимо комплексное участие в работе лиц разных специальностей.

Итак, в задачи фенологии входит не просто констатация прохождения фенофаз у растений, но и установление взаимосвязей в ритме явлений природы. Только рассматривая периодические процессы в единой взаимобусловленной связи, можно подойти к раскрытию нужных и важных для науки, и практики закономерностей. Отсюда вытекает предлагаемое нами определение фенологии как науки, которая изучает взаимозависимости в периодических природных явлениях растительного и животного мира и среды (климата, почвы, гидрологических условий).

ИЗУЧЕНИЕ ФЕНОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

ОРГАНИЗАЦИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ

Характер постановки наблюдений вытекает из намеченной исследователем задачи. Они должны проводиться не только над отдельными растениями (культурными или дикорастущими), но и над растительными сообществами как культурными (посевами зерновых и др.), так и дикими (луговыми, болотными, лесными, степными и пустынными). Они могут быть единичными, когда исследователь проводит их над объектом, важным для данного пункта, и массовыми, когда они проводятся на многих пунктах одновременно и имеют общую задачу.

Организация фенологических наблюдений включает следующие этапы: 1) выбор объекта и места наблюдения; 2) установление сроков, в которые следует их проводить; 3) выявление зависимости развития растений от среды их обитания.

1. Выбор объекта и места. Наблюдения проводятся над одним видом растения или над совокупностью их в растительном сообществе. Если специальный интерес представляет какой-либо один вид растения, важно его изучать при разных условиях среды: в затененных и освещенных, сухих и увлажненных местах на различных почвах (при разном механическом составе, различных физических и химических свойствах) и при разных элементах рельефа. Если задачей является изучение растительного сообщества в целом, то регистрация фенофаз проводится у всех видов растений, входящих в сообщество, причем в первую очередь у эдификаторов, а затем и у остальных видов растений, играющих уже подчиненную роль*. Место, на котором растет растение или находится сообщество, надо точно описать и отметить его особенности и отличия от других пунктов. В описании указываются: географический пункт, высота места над уровнем моря, рельеф (вершина, холм, склон, ложбина), экспозиция склона, наличие водоема (пруд, болото, река, озеро, море) и на каком расстоянии от участка он находится, глубина залегания грунтовых вод, окружающая растительность и характер использования местности человеком. Желательно составить план местности и нанести на него пункты фенологических наблюдений. В тех

* Подробно об изучении сообществ сказано в разделе: «Изучение фенологии растительных сообществ».

случаях, когда они проводятся над определенным видом или сообществом сразу в нескольких географических пунктах «географо-фенологические» (Шульц, 1966), следует вести однородные описания во времени для однотипных условий существования. Характеризуется местность каждого пункта. Полученные материалы могут служить основой для построения фенологической карты.

2. Установление сроков. Следует отметить, что фенологические наблюдения представляют научную и практическую ценность только в том случае, если они проводятся периодически, по единой системе и единому плану, иначе материал из разных пунктов окажется несогласованным, а следовательно, и несравнимым при научной обработке. Лучше всего отмечать наступление фенофаз в период вегетации и плодоношения. В первом случае следует посещать фенологические площадки через три дня, во втором — ежедневно, в зимний период — раз в месяц. Когда наблюдения проводятся в нескольких пунктах одновременно и для одной цели, сроки описаний должны совпадать.

3. Растение и среда его обитания. Еще в трудах А. Гумбольдта (Humboldt, 1806), А. Гризебаха (Grisebach, 1872), А. Н. Бекетова (1896) и других ученых девятнадцатого века приведены первые сведения о связи растений с климатом. Если понимать под климатом режим погоды, характерный для данной местности за много лет, и принять, что он обусловлен солнечной радиацией, характером подстилающей породы и циркуляцией атмосферы (Шульгин, 1960), то изучение фенологического развития растений следует проводить параллельно наблюдениям над интенсивностью солнечной радиации, температурой и влажностью воздуха, количеством выпадающих осадков, влажностью почвы, колебаниями глубин залегающих грунтовых вод и их химизмом.

Показатели климата изменяются в широтном направлении земли и в соответствии с этим сменяются климатические, почвенные, растительные зоны, и в каждой из них фенологическое развитие растений протекает различно. Даже у одного вида в разных естественных зонах сменяются сроки последовательности в протекании фенофаз. В этом направлении интересны работы Н. Н. Галахова (1943, 1960, 1963, 1964), Г. Э. Шульца (1935, 1969), С. В. Калесника (1960), В. И. Долгошева (1948а—г, 1949), А. Г. Ремизова (1960), А. Х. Шкляр (1960) и др. В этих работах приводятся сроки цветения и плодоношения различных видов растений в разнообразных районах СССР и широтных зонах. Особо важно установление сроков наступления фенологических фаз у сельскохозяйственных растений (Шиголев, 1927; Бузин 1929а, б; Руденко, 1950, 1960; Бессонова, 1960).

На базе фенологических наблюдений составляются календари природы и агроклиматические справочники. Так как

каждая ландшафто-географическая зона характеризуется особыми, свойственными ей сезонными явлениями, то из календарей природы можно получить материал по фенологии растений для разных зон. Календари природы составлялись еще в девятнадцатом столетии (Гердер, 1872, 1875; Кайгородов, 1893, 1925).

Д. Н. Кайгородов издал с 1893 по 1925 г. семнадцать календарей природы и был страстным пропагандистом фенологических знаний. В двадцатом столетии кроме календарей Кайгородова было издано много календарей природы. Среди них можно назвать календари И. А. Здановского (1925, 1926), Н. М. Смирнова (1925б, 1927а, б, 1929), Г. Т. Селянинова (1937), В. И. Долгошева (1947, 1948а — г, 1949), С. И. Хомченко (1949)*. Для сельскохозяйственных растений календари составляли А. П. Кучин (1967), П. В. Корчагин (1967), П. Н. Дьяконов (1967), М. А. Шабанов (1966).

По данным Г. Э. Шульца (1970б), общее число календарей природы, составленных центральными и местными организациями Географического общества, только за послевоенные годы близко к 300. Подробности о календарях природы можно найти в статьях Г. Э. Шульца (1969, 1970б). Главное управление гидрометеорологической службы при Совете Министров СССР проводит большую работу по составлению справочников для различных областей и краев Союза ССР.

На сезонное развитие растений в каждой зоне влияют не только макроклимат, но и местные вариации его (называемые микроклиматом), обусловленные в основном рельефом. Кроме того, растительное сообщество, в котором данный вид произрастает, создает фитоклимат. Обычно микроклимат и фитоклимат отражают черты макроклимата, но отличаются от него в деталях. Микроклимат выявляется в горной местности, где экспозиция склона, термические свойства пород, их влагоемкость и сочетание микрорельефа, обуславливающее стекание или застой атмосферных вод, изменяют температуру воздуха и прочие климатические факторы, а также влажность почвы. Примеров изменения сроков зацветания растений в связи с местным климатом можно в литературе найти много. Так, М. Т. Жаксон (Jackson, 1966), проводя исследование над ранневесенними видами в дубраве и буково-кленовом лесу штата Индиана, заметил, что сроки зацветания на склонах северных экспозиций в широком ущелье запаздывали в среднем на 6 дней по сравнению с южными склонами. Аналогичные соотношения отмечены В. Н. Моложниковым (1970) при изучении влияния Байкала на сроки зацветания и цветения растений. В горах, окружающих озеро, самая низкая температура наблюдается у их подножия, около уреза воды, вследствие

* См. список литературы.

влияния холодных вод Байкала. По мере подъема в горы температура воздуха повышается. В среднем поясе гор цветение растений наступает на 10—15 дней раньше, чем на берегу Байкала. С подъемом выше 200 м над уровнем озера температура вновь понижается и цветение растений задерживается на 1—1,5 дня при подъеме на каждые 100 м. Л. Н. Филиппова (1966) также наблюдала изменение наступления сроков цветения видов на склонах разной экспозиции в Хибинах, в Полярно-Альпийском ботаническом саду (г. Кировск). Разница в сроках цветения составляла 7—23 дня, а созревание плодов — 17—31 день.

Фитоклимат, создающийся под влиянием фитоценотической среды, действует на сроки цветения видов в сообществе — эти сроки отличаются от таковых вне сообщества (например, в лесу и на открытой поляне). Верхний ярус деревьев в лесу изменяет фитоклимат для травяного покрова, находящегося под его пологом. А. Галу, Г. Шнок и Ж. Грюлуа (Galoux, Schnock, Grulois, 1967), проводившие наблюдения в Бельгии в буковом лесу в течение четырех лет, показали, что сроки цветения геофитов варьируют в зависимости от фитоценотической среды. В начале весны амплитуда фенодат составляет 27 дней, в середине — 19, в конце — 9 дней.

Изменение фенологии растений в широтном направлении земли, а также в разных условиях рельефа зависит от количества тепла и влаги. Тепло ускоряет развитие растений, а холод в большинстве случаев тормозит его. Для любой фенофазы можно вычислить среднюю температуру воздуха, при которой она протекает*. Можно определить отклонения от средней температуры в период прохождения какой-либо одной фенофазы, а также предельные минимальные и максимальные температуры воздуха. Каждый вид растения требует определенной амплитуды температур. В настоящее время можно привести такую характеристику для многих видов, обитающих на нашей планете. Вопрос о значении температурного фактора в развитии растений одним из первых поставил Молиш (Molisch, 1938), большой вклад внесли затем голландские ученые Порвис (Porvis, 1937, 1938), Вент (Went, 1948, 1953) и Хартсема (Hartsema, 1954, 1961). В этом направлении к настоящему времени уже накоплен большой материал. Можно привести некоторые примеры. А. А. Молчанов (1961) выявил зависимость роста и плодоношения древесных пород от метеорологических условий. В. В. Скрипчинский, Вл. В. Скрипчинский (1961), В. В. Скрипчинский, Вл. В. Скрипчинский, Г. Г. Шевченко (1968) изучили влияние охлаждения на рост и развитие растений и выяснили, что для формирования вегетативных органов у весенних геофитов не требуется низкой температуры, а для генеративных органов охлаждение

* См. с. 13, 42.

необходимо для дальнейшего их развития. Следует остановиться на работе И. Г. Серебрякова (1964). Он рассмотрел особенности ритма разных видов растений в природных зонах земли и у одного вида в разных зонах. Автор выбрал для исследования две особенности в проявлении ритма: сроки закладки цветков и соцветий в почках возобновления* и развитие одной или двух генераций листьев за сезон. И. Г. Серебряков приходит к выводу, что разница климатических условий (в том числе температурных) обуславливает длину вегетационного периода: чем он короче, тем в растительном покрове имеется больший процент видов с заранее заложенными генеративными органами, что обеспечивает более быстрое прохождение цикла сезонного развития. По подсчетам этого автора, максимальное количество таких видов находится в тундровой зоне и в высокогорном поясе. По мере движения с севера на юг количество этих видов падает и меньше всего они присутствуют в пустынях. Что касается числа генерации побегов, то в тундрах и в лесах таежного типа все сосудистые виды образуют одну генерацию побегов. Резко возрастает процент видов с двумя генерациями побегов по мере движения на юг, в лугах лесной зоны, степях Курского заповедника и в можжевеловых редколесьях Южного Крыма. Что касается поведения одного вида в разных зонах, то автор указывает на *Cirsium heterophyllum* (L.) Hill., который в Московской области образует две генерации листьев, в Хибинах одну; на *Sanguisorba officinalis* L., которая в Московской и Курской областях не образует заранее в почках возобновления цветков и соцветий, а в Хибинах и Приполярном Урале они закладываются с лета предыдущего года. Наблюдения А. П. Стещенко (1967) на Памире подтверждают данные И. Г. Серебрякова, она указывает на значительное количество видов среди местной флоры с заранее образовавшимися побегами в почках возобновления. Н. Е. Булыгин (1963), изучая сроки заложения соцветий у деревьев и кустарников в Ленинграде, приходит к заключению, что установленные им периоды образования соцветий и цветков у деревьев и кустарников могут претендовать на определенную достоверность только в районах с экологическими условиями, сходными с условиями Ленинграда. А. А. Горшкова (1966), проводившая аналогичные наблюдения в степях Забайкалья, находящихся в условиях резко континентального климата, установила, что существенным признаком, отражающим особенности ритмики развития растения, является тип побегов. В этих степях в отличие от степей европейской части СССР преобладают растения с полициклическими побегами, приуроченные к наиболее суровым условиям существования. Период их вегетации составляет

* См. с. 28.

5,5 мес., тогда как у растений с моноциклическими побегами — только 3—3,5 мес. Сроки вегетации находятся в большой зависимости от степени сформированности почек, что и отражает взаимосвязь структуры и ритмики (Серебряков, 1949, 1952). В степях Забайкалья А. А. Горшкова установила, что в связи с суровыми условиями существования в них преобладают растения с хорошо сформированными побегами. Она указывает, что растения с цветочными почками в типчаково-хамеродосовой и красоднево-пижмовой формациях составляют 47,2 и 40,6%. До 59% и более занимают растения с полностью сформированной вегетативной частью побега и 8,3—20,4% — растения с частично сформированной вегетативной частью побега. Далее автор указывает, что между степенью сформированности почек в побегах и типом развития побега намечается связь: растения с полициклическими побегами, как правило, имеют хорошо сформированные почки, а с моноциклическими — слабо развитые почки. Следовательно, в степях Забайкалья большинство растений с хорошо сформированными почками обладают полициклическим типом развития побегов и приурочены к неблагоприятным условиям существования. Эти ценные исследования еще раз подтверждают изложенную выше концепцию И. Г. Серебрякова и указывают на теснейшую зависимость развития растений от среды их обитания. Приведенные данные и многие другие, не цитируемые нами, для разных зон земного шара показывают, насколько сильно влияет климат на фенологию растений. Очень наглядно видны эти закономерности на фенологических картах, о чем подробнее речь будет ниже*.

Температурную характеристику периода протекания фенофаз можно давать в разной интерпретации: либо вычислять среднюю за период протекания фенофазы температуру воздуха, достижение которой необходимо для наступления фазы, либо характеризовать ее суммами температур или амплитудами градусов тепла. Ф. Шнелле (1961) указывает, что еще в 1846 г. появилась работа Г. В. Дове (Dove, 1846) о взаимосвязи термических изменений атмосферы с развитием растений — он вычислял средние температуры за фазу и отклонения от средней. А. Анго (Angot, 1882—1892) во Франции вычислил средние температуры во время распускания листьев; Ф. С. Занон (Zanon, 1952) исследовал температурные условия во время цветения тисса и граната по 20-летнему материалу наблюдений для Венеции; Г. Мизава (Misawa, 1953) в Японии определил средние температуры для цветения ряда растений. Средние температуры, конечно, характеризуют, до известной степени, температуру воздуха за период протекания фенофазы, но конкретные ежедневные температуры, показывающие

* См. с. 56—66.

повышение тепла или наступление похолодания, очень влияют на цветение, плодоношение или другие фазы в сторону задержки их или, наоборот, стимуляции.

Мерилом количества тепла, полученного растением за определенный промежуток времени, также является сумма температур за вегетацию или за отдельные фазы. Основоположником этого метода был М. Реомюр (Reaumur, 1735). Он подсчитал суммы средних суточных температур с апреля по июнь 1734 и 1735 гг. и объяснил запоздание уборки урожая на месяц в прохладном 1735 г. При вычислении сумм температур складывались все температуры только выше нуля (ниже нуля не принимались во внимание). Н. Вегер, В. Гербст, И. Рудольф (Weger, Herbst, Rudolff, 1940a) определяли суммы температур, используя средние часовые температуры, полученные по самописцам, а не средние суточные, что дает более точные результаты, так как при этом учитываются и температуры, повышающиеся среди дня на несколько часов и, несомненно, имеющие значение для развития растений. И. Н. Елагин (1957), следуя Н. Вегеру и В. Гербсту (Weger, Herbst, 1940), также считает, что суммирование градусо-часов более точно характеризует потребность растения в тепле, необходимом для той или иной фазы его развития.

Распространен также метод подсчета сумм температур за вегетационный период, начиная с 5°С и выше. Температура ниже этого предела очень мало влияет на растения, так как при ней скорость роста очень мала. Однако следует отметить, что понижение температуры воздуха для некоторых видов часто необходимо в предвегетационный период. Известно, что для выхода в трубку озимых необходимо воздействие холода. Иногда растения требуют низких температур в начале зимы, иногда позднее. Ф. Шнелле (1961) считает, что при вычислении сумм температур надо принимать во внимание как положительные, так и отрицательные температуры. Изучение периодов похолодания может уточнить определение сумм температур. И. В. Иванов (1905а, б) и К. А. Тимирязев (1959) полагали возможным вычислять сроки созревания и цветения растений по суммам температур. Однако не все исследователи придерживаются такого мнения, несмотря на широкое употребление этого метода в фенопрогнозах. Так, П. И. Колосков (1947) к нему относится отрицательно вследствие того, что величина сумм температур зависит от различных факторов и даже в сходных условиях она непостоянна. Он считает, что данный показатель представляет собой механическое сочетание двух разнородных по своей природе факторов — температуры и времени. А. П. Шенников (1950) полагает, что сумма температур не может служить показателем тепла, так как оно измеряется калориями, а не градусами термометра. Возражает против использования сумм температур и Г. И. Поплавская (1948), Е. А. Дороганевская (1953) также рез-

ко отрицательно относится к этому методу и приходит к выводу, что не суммы градусов обуславливают протекание процессов внутри растения, а реальная температура среды. Очень подробно разбирает способы подсчета сумм температур в своей фундаментальной работе Ф. Шнелле (1961), одновременно указывая недостатки и достоинства этих подсчетов. До настоящего времени, несмотря на очевидные недостатки этого метода, он широко распространен, особенно в практике сельского хозяйства.

Кроме температуры воздуха нахождение фенологических фаз влияет также температура почвы и ее влажность. Данные И. В. Сыракомской (1960), полученные в Бокситогорском районе Ленинградской области, наглядно показывают эту зависимость (рис. 1). Она приходит к выводу, что на фенологическое развитие растений кроме температуры воздуха оказывают влияние также температура почвы и ее влажность которые, в свою очередь, зависят как от температуры воздуха, так и от механического состава почвы и толщины мохового покрова на ее поверхности. Ф. Шнелле (1961) считает, что каждое растение требует определенной минимальной температуры почвы для начала прорастания. С. О. Иличевский (Ullitchewsky, 1932), проводивший наблюдения в Полтаве,

указывает на задержку наступления фенофаз при избыточном увлажнении; например, в 1934 г. при благоприятной погоде растения зацвели на две недели раньше срока, а в речной долине цветение наступило в обычный срок. Влажность почвы

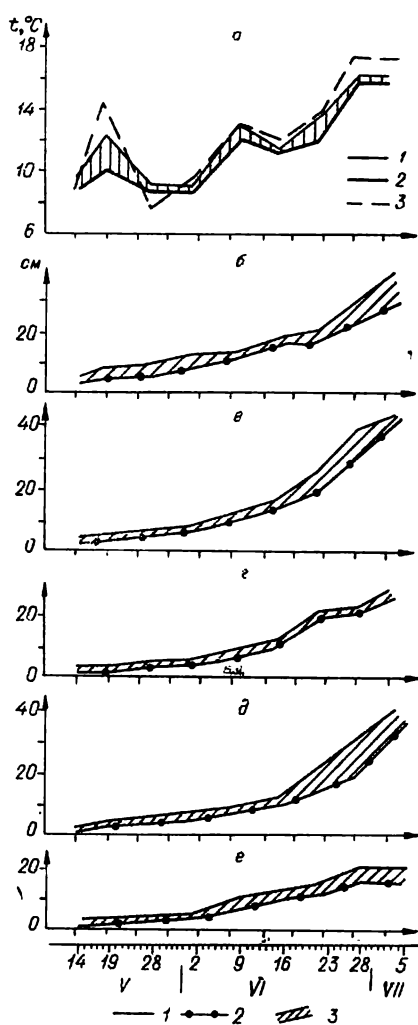


Рис. 1. Ход роста растений на почвах, различных по механическому составу (по Сыракомской, 1960).

а — средняя температура воздуха и средняя температура почвы (на глубине 5 см); 1 — супесчаной почвы; 2 — суглинистой почвы; 3 — воздуха; б — *Agrostis vulgaris*; в — *Anthoxanthum odoratum* L.; г — *Luzula campestris*; д — *Leucanithemum vulgare* Lam.; е — *Potentilla erecta* (L.) Hampe. Ход роста (б — е): 1 — на супесчаной почве; 2 — на суглинистой почве; 3 — разница в росте.

действует и как фактор охлаждающий, температура влажных почв обычно ниже, чем более сухих. Таким образом, на растение одновременно с влажностью почвы действует и температура ее, которая, по мнению Ф. Шнелле, является одним из решающих факторов для развития растений. В этом же направлении влияет и окраска поверхности почвы. Темная нагревается быстрее, чем светлая.

В связи с огромным влиянием термического режима окружающей среды на растения возникают следующие вопросы. Какова температура тела самого растения и как она регулируется? Одинакова ли она у разных видов или различна? Как она меняется в разных зонах и в какой связи находится с внутренними процессами, происходящими в растении? Наконец, как она колеблется по мере смен фаз у растений? Не на все эти вопросы пока можно ответить, но имеются работы, затрагивающие их. Остановимся на небольшой по объему, но очень содержательной работе М. И. Будыко (1959), в которой интерпретируются разности температур поверхности растительного покрова и воздуха. Для изучения термического режима растительного покрова в различных географических зонах автор использовал метод анализа теплового энергетического баланса поверхности земли. Он принимает, что поверхность фотосинтезирующих листьев соответствует деятельной поверхности в метеорологическом смысле этого слова. После соответствующих пересчетов им были составлены карты температуры деятельной поверхности. Оказалось, что температура поверхности растительного покрова, как правило, заметно отличается от температуры воздуха. В теплое время года средняя температура деятельной поверхности обычно выше температуры воздуха и разность их различна в зависимости от географического пункта. В засушливых районах эта разность значительно возрастает, как и во многих районах зоны тайги, тундры, на островах, окруженных океаническими водами, и в горах. Наименьшие различия в этом отношении наблюдаются во внутриконтинентальных районах со сравнительно теплым и влажным климатом. Низкорослость растений тундры и высокогорий связана с приспособлением их к термическому режиму. Автор рассчитал, что, приближаясь к поверхности земли, растение может повысить свою температуру на 10—15°С по сравнению с температурой воздуха, «что соответствует,— пишет он,— перемещению растения в другую климатическую зону с гораздо более мягким климатом» (Будыко, 1959, с. 31). М. И. Будыко подсчитал суммы температур поверхности растительного покрова и параллельно — воздуха для ряда пунктов за вегетационный период. Оказалось, что в низких широтах, в районах с сухим климатом, различие возрастает и уменьшается в относительно влажных областях. Работа М. И. Будыко, интерпретирующая явление на широких просторах суши в разных зонах, дает воз-

возможность с учетом геоботанических карт установить температуру поверхности различных растительных формаций и сообществ по природным зонам. Однако полученные указанным автором закономерности вытекают из расчетных данных. Необходимо для подтверждения их получить температуру тела растений непосредственным измерением с параллельным определением температуры воздуха. Кроме того, возможно предположить колебания температуры растений при сменах фаз. В литературе можно найти данные по температуре растений (Миддендорф, 1868; Соколовская, 1933; Huber, 1935; Чикарева, 1952; Клинцов, 1955; Петров, 1955; Кrog, 1955; Щербаков, 1955; Wilson, 1957; Крючков, 1958, 1960, 1962; Правдин, Лисачев, 1961; Тихомиров, 1963; Зюбина, 1965; Грибов, 1967; Моложников, Худякова, 1969; и др.). Все перечисленные авторы указывают на разницу в температуре растения и воздуха, которая возникает под влиянием солнечной радиации, облачности, ветра, зависит от свойств самого растения, его окраски, высоты роста и других физиологических, а также и анатомических особенностей: транспирации, фотосинтеза и пр. В. В. Крючков (1960) даже ставит вопрос о микроклимате самого растения, подразумевая под ним его собственный тепловой и водный режим, что нам кажется не очень удачным, так как этот термин в литературе уже имеет свой особый смысл. Автор приходит к заключению, что ни в коем случае нельзя отождествлять температуру воздуха и растения: последняя обуславливается комплексом факторов, а не только температурой воздуха. «Совпадение температуры растения с температурой воздуха можно рассматривать как явление исключительное, а их несовпадение следует признать за правило»*, — пишет он.

Солнечный свет, как известно, служит источником энергии для растений при синтезе органического вещества. Усиление радиации при одинаковых температурных условиях ускоряет развитие растений. Количество солнечной радиации изменяется в широтном направлении земли.

С севера на юг в нашем полушарии земли оно увеличивается, с повышением континентальности возрастает число часов солнечного сияния. С высотой места над уровнем моря количество солнечной радиации увеличивается, но одновременное понижение температуры воздуха нивелирует ее значение для развития растений. Ф. Шнелле (1961) считает, что как для температуры воздуха, так и для радиации можно вычислить суммарное значение за периоды развития растений. Г. Геслин (Geslin, 1944) изучал влияние радиации в связи с температурой и ввел понятие гелиотермической константы,

* В. В. Крючков. О микроклимате растений.— «Бот. ж.», 1960, т. 45, № 3, с. 333.

являющейся функцией температуры и радиации*. Одновременное сопоставление изменений солнечной радиации и температуры воздуха по мере развития растений яснее показывает их связь, чем сопоставление температур и сумм радиации в отдельности. Замечено, что длина дня имеет существенное значение для скорости развития растений и прохождения фенологических фаз. Пока еще нет работ, в которых трактовалась бы связь радиационного режима с наступлением фенофаз у растений. В 1969 г. вышла нужная и интересная книга Ю. Л. Целникер «Радиационный режим под пологом леса». В ней автор подробно останавливается на солнечной радиации под пологом леса и на открытом месте, дает спектральный состав радиации под пологом в зависимости от состава леса и при разной его сомкнутости. Но на связи радиации с изменением растительных аспектов в лесу и на сменах фенофаз растений автор не останавливает своего внимания.

Из этого небольшого и далеко не полного обзора связи растений со средой (климатом, почвой, рельефом и т. д.) вытекает непрременная необходимость параллельного наблюдения над растением и средой его обитания. Что для этого нужно сделать фенологу? Прежде всего нужно использовать данные ближайшей метеорологической станции по температуре воздуха, его влажности, температуре почвы и количеству выпавших осадков. Эти материалы помогут установить основные показатели для характеристики макроклимата. Микроклиматические и фитоклиматические наблюдения следует проводить непосредственно в том растительном сообществе, где находится изучаемый вид, в тех же рельефных условиях и в одни сроки с наблюдениями над растением, будь то луг, степь, лес, тундра, пустыня или посев сельскохозяйственных растений. Не менее важно иметь сведения по режиму влажности почвы и грунтовых вод. Для этого периодически, в зависимости от задач наблюдений, через 5, 10, 15 дней следует проводить замеры уровня грунтовых вод (если они близ поверхности) и определять влажность почвы. Обязательно необходимо указывать дату замерзания верхнего слоя почвы осенью, глубину промерзания за зиму, состояние почвы во время таяния снегового покрова, отмечать дату полного оттаивания почвы. На севере необходимо также указывать глубину залегания вечной мерзлоты. В районах с засоленными почвами желателен вести периодические наблюдения над изменением содержания солей в почвах и в грунтовых водах. Такие данные помогут раскрыть экологию фенологического развития растений.

В дальнейшем изложении мы покажем, какие методы можно применять для сопоставления данных по развитию растения и изменению среды его обитания**.

* Цит. по Ф. Шнелле (1961)

** См. с. 40—56.

ПРОВЕДЕНИЕ НАБЛЮДЕНИЙ

Вступление растения в ту или иную фенофазу обусловлено происходящими в нем внутренними процессами. Растение предъявляет к внешней среде, как сказано выше, определенные требования, различные в разные этапы — стадии его развития. При этом непрохождение растением одного этапа может задержать или вовсе исключить наступление следующего. Фенофазы, морфологически выражающиеся в появлении на растении определенных органов — почек, листьев, бутонов, цветков, плодов — тесно связаны с изменениями внутри растения, в свою очередь связанными не только с их природными особенностями, но и с комплексом внешних условий. Определение температурного режима, а также влажности почвы при изучении этапов развития растения является необходимым условием фенологического исследования.

При регистрации морфологических изменений, связанных с ходом развития растений, обычно выделяют пять фенофаз: вегетативную, зацветания (бутонизации), цветения, плодоношения, отмирания.

По нашему мнению, в основу наблюдений следует положить эти пять фенофаз, прибавив к ним шестую — фазу относительно покоя. Каждую из этих фенофаз можно разбить на более мелкие подфазы.

Обычно при проведении фенологических наблюдений на местности намечаются пункты, в которых закладываются площадки (подробнее см. ниже) для регистрации на них фенофаз изучаемых видов растений. Исследователь отмечает в тетради или на бланке даты, в которые данный вид вступил в ту или иную фенофазу, т. е. когда растение начало вегетировать, бутонизировать, цвести, плодоносить или перешло в период покоя.

Кроме посещения выделенных площадок, ценно проводить маршруты, пересекающие и объединяющие пункты, и по ходу записывать, какие виды растений вступили в ту или иную фазу развития. Это дает возможность сопоставить сроки фенологического развития растений на площадках и вне их.

Следует остановиться на работах В. А. Батманова (1960а, 1961, 1962а, б, 1966, 1967), в которых интерпретируются обычные и предлагаются оригинальные методы ведения наблюдений, отличающиеся несколько от общепринятых.

Указанный автор различает четыре метода фенонаблюдений. 1. Обычный метод. Исследователь определяет, когда наступает сезонное явление в указанном месте. При данном методе фенолог знает, где он ведет наблюдения (место и его географическое положение) и что он регистрирует (какая фенофаза). Устанавливается время (дата). 2. Описательный. Исследователь регистрирует, в каком фенологическом состоянии находится растение в данный момент и в данном месте.

Время и место известны, определяется фенологическая фаза на момент наблюдения. 3. Экометрический (полное название экогеометрический). Исследователю известны время и фенологическое состояние растений, требуется указать, в каких точках территории растение находится в той или иной фенофазе. 4. Интегральный. Исследователь знает фенологическое явление, дату наблюдений и определяет процент особей (или иных объектов), находящихся в определенном фенологическом состоянии. Фенолог может установить, что в этот день на исследуемом участке цвело, например, 75% популяции изучаемого вида растения.

При фенологических наблюдениях любой метод допускает погрешности. Используя материал при обобщениях, следует всегда учитывать величину отклонения данного феноявления от средней из всех возможных. Сущность этих погрешностей в том, что любое феноявление протекает не в одной точке пространства и не в одно время, а имеет некоторую протяженность. Границы пространства и времени являются пределами возможных расхождений результатов наблюдений. Причины, вызывающие эти неточности и отклонения, лежат в разнообразии природных условий местности, четкости определения фенологического состояния и длительности промежутка времени между наблюдениями. Пренебрегать этими погрешностями не стоит. Величина их характерна и постоянна только для данного значения и при данных условиях. Меняются условия, меняется и ошибка. Например, указывает В. И. Батманов, в горных районах она может быть больше, чем в равнинных.

При обычном методе срок наступления феноявления лежит между двумя наблюдениями: последним (перед наступлением данной фенофазы) и первым (после наступления ее). Дополнительной погрешностью является разница между сроками наступления фенофазы в природе и регистрацией ее. Таким образом, точность наблюдений зависит от частоты их проведения, а это увеличивает трудоемкость метода, так как связано с учащением маршрутов, иногда довольно длинных

Описательный метод. При определении фенофазы в момент наблюдения можно считать, что она находится между двумя фенологическими состояниями растений — одним, уже пройденным (например, первые бутоны), другим, еще не наступившим (первые цветки). Погрешность лежит в интервале этих двух состояний. Ошибка зависит от дробности шкалы фенологических состояний.

Экометрический метод связан с определением фенофазного состояния растений на местности. Если на территории в данное время в одной ее части популяция вида находится, скажем, в цветении, а в другой — в бутонизации, то явно, что граница между этими частями с разными фенофазами растений должна проходить где-то между ними. Расстояние между

областью, в которой вид бутонизирует, до границы и от границы до области, где он цветет, и является погрешностью. Чтобы выявить достоверность проведенной границы, количество точек наблюдений следует увеличить.

Интегральный метод дает суммарный вывод из совокупности показаний отдельных учетных единиц. За учетную единицу могут быть приняты: особь растения, часть его, группа частей их и даже фенологическое состояние объекта на делянке определенного размера. При этом методе просматриваются все учетные единицы с точки вступления их в определенную фенофазу на известной территории в заданное время. После просмотра определяется процент растений, вступивших в фенофазу. В. А. Батманов считает, что применение этого метода ограничено числом учетных единиц на площадке. Оно должно быть таким, чтобы обеспечить необходимую точность. Учетная единица, полагает этот автор, оказалась трудно определяемой, особь не всегда обособлена, например, в зарослях кустарников, в кочке осоки, где трудно разграничить одну особь от другой. В таком случае автор рекомендует брать стебель, одно соцветие, одну ягоду, кочку, дерновинку или даже феносостояние растений на точно указанной по размеру площадке — делянке. Этот метод рентабелен, когда требуются точные наблюдения при фенологических микросъемках и для установления сортовых различий.

Точность определения зависит от числа особей. В. А. Батманов (1960а) приводит пример: для получения точности отсчета за одни сутки во время массового цветения черемухи при определении процента цветения надо брать 20—25 деревьев, а для иван-чая — 500—800 экз.

Таким образом, основным показателем при разных методах будет служить: при обычном — дата, при описательном — фенологическое состояние, при экометрическом — точка территории, при интегральном — процент растений, вступающих в определенную фенофазу, от числа находящихся на территории. По интегральному методу В. А. Батманова были проведены наблюдения в Читинской области Н. П. Дружининой (1967) и в окрестности Свердловска, под руководством самого В. А. Батманова, М. К. Куприяновой, Т. Н. Мухамедзяновой и З. Г. Шенгиновой (1967). Авторы считают, что этим методом работать удобно, что он прост и удачно сочетается с обычным способом ведения фенологических наблюдений. Нам представляется, что без обычного метода ведения наблюдений обойтись трудно, до сих пор основой фенонаблюдений считается именно этот метод.

При фенокарттированиях и съемках очень хорошим дополнением, уточняющим наблюдения и математически обосновывающим их, служит интегральный метод В. А. Батманова (1962а, 1966, 1967).

Фенологические фазы растений, их обозначение и форма учета

При ведении наблюдений необходимо очень аккуратно и последовательно записывать все сроки прохождения растением фенофаз. Для этого необходимо иметь бланки, составленные по определенной форме. Кроме того, необходимо усвоить способ обозначения фенофаз, причем очень важно иметь удобные, негромоздкие обозначения. Обычно для записи фенофаз употребляют или буквы, или особые значки, или цифры (Бейдеман, 1951, 1954, 1960а, б).

Так, по предложению А. П. Шенникова (1928), каждая фаза обозначается начальной буквой ее названия: в — вегетативная*; з — зацветания; ц — цветения; п — плодоношения; о — отмирания.

В инструкции по заполнению бланка для описания растительности Е. М. Лавренко рекомендует фазы отмечать буквами, а подфазы — цифрами (Краткое руководство для геоботанических исследований, 1952, с. 38):

- пр — проростки (из семян или плодов);
- р — ростки (новые молодые побеги, образующиеся на корневищах, клубнях, луковичах и т. п.);
- вег — вегетативное состояние до выбрасывания соцветий;
- б — бутонизация и колошение;
- ц — цветение (начало — ц₁, полное — ц₂, отцветание — ц₃);
- п — плодоношение (незрелые плоды — п₁, зрелые плоды — п₂, осыпание плодов — п₃);
- цп — цветение-плодоношение (когда цветение части побегов продолжается — цп₁, цп₂, цп₃);
- оп — осыпание плодов;
- отр — отрастание новых побегов после осыпания плодов;
- отм — отмирание надземных побегов;
- м — мертвые (сухие) надземные побеги.

Г. Э. Шульц (1966) предлагает обозначать фенологические фазы и подфазы начальными буквами латинских названий: *veg.* — *vegetatio*, *fol.* — *foliatio.*, *fl.* — *florescentia*, *fr.* — *fructificatio*, *ds.* — *desseminatio*, *df.* — *defoliatio* и т. п. Однако он считает, что использование цифровых обозначений, особенно когда применяется современная вычислительная техника, также полезно. В. В. Алехин (1925) для обозначения фенофаз ввел особые значки:

* Для названия данной фазы обычно применяется термин «вегетация». Однако слово «вегетация» обозначает развитие растений от прорастания (или появления листы) до отмирания (или наступления относительного зимнего покоя) и включает кроме вегетационного также и генеративный период развития растений. Поэтому правильнее эту фенофазу называть «вегетативной», так как этот термин применяется только к жизнедеятельности вегетативных частей растений.

- — вегетативная фаза, растение находится в стадии розетки или начинает выкидывать стебель;
 - ∧ — растение выкинуло стебель, цветочную стрелку, видны бутоны;
 - — растение зацветает;
 - — растение в полном цвету;
 - ⊙ — растение дает основной аспект;
 - С — растение отцветает;
 - +
 - ✱ — растение отцветает, но семена не созрели;
 - ✱ — семена созрели и осыпаются.
- И. Г. Серебряков (1949) предлагает следующие обозначения:
- — образование зачатков почечных чешуй;
 - — образование зачатков зеленых листьев;
 - ↑↑↑↑ — образование зачатков соцветий и цветков;
 - × — почки открытые;
 - △ — почки закрытые;
 - ✱ — почки, пролептически раскрывающиеся.

И. Н. Елагин (1957, 1969, 1963) считает целесообразным применять не цифровую и не буквенную систему обозначений, а условные значки (рис. 2). Он кладет в основу значки В. В. Алехина (1925) и вводит некоторые изменения для подфаз и этапов. Для этого у значка, обозначающего ту или иную фазу развития, он помещает индекс, который указывает на определенный этап развития растений. Например, V_2 означает, что раскрытие почек находится на втором этапе развития, а V_1 показывает, что развертывание почек находится на первом этапе этого процесса и т. д.

Некоторые ученые обозначают фенофазы растения цифрами (Титов, 1913; Шифферс, 1923; Гроссгейм, 1929). А. А. Гроссгейм весь цикл развития растения делит на пять фаз и обозначает их цифрами: 1 — вегетативная; 2 — бутонизации; 3 — цветения; 4 — плодоношения; 5 — отмирания.

Мы принимаем, как уже отмечалось, эти пять фаз, но к ним еще добавляем шестую — фазу относительного покоя.

Каждую фазу принято делить на несколько более мелких подфаз. При регистрации их в бланке буква или цифра, указывающая фазу, пишется первой, рядом с ней после запятой ставится вторая цифра, обозначающая подфазу (Шифферс, 1923). Например, 2,1 (или б,1 для дерева) означает, что растение находится в фазе бутонизации, подфазе набухания цветочных почек; 3,2 (или ц, 2 для дерева) указывает на фазу цветения и подфазу массового цветения и т. д. (табл. 1). Иногда растение, находясь в фазе цветения, уже начинает плодоносить. Аналогичное явление наблюдается и при прохождении других фаз. В таком случае рядом с более ранней фазой ставится в скобках более поздняя. Например, для травя-

Растения	Дата									
	IV						V			
	19	21	23	25	27	29	1	4	6	9
Дуб (<i>Quercus robur</i> var. <i>tardiflora</i>)								ΘΘV	V ₁ W ₂	V ₂ W ₃
Ясень (<i>Fraginus excelsior</i>)	Θ ₂	Θ ₂ V ₁₊₂	V ₁	W ₂₋₂ W ₁	W ₂ W ₁	W ₂	W ₂	W ₃	W ₃	W ₃
Клен остролистный (<i>Acer platanoides</i>)	V ₂	V ₂	V ₂	W ₁	W ₂	W ₃	W ₃	W ₃	W ₃	W ₃
Липа (<i>Tilia cordata</i>)	Θ ₂	V ₁	V ₁	V ₂	W ₂ W ₁	W ₁	W ₃	W ₃	W ₃	W ₃
Клен полевой (<i>Acer campestre</i>)	V ₁₋₁₋₂	V ₁₊₂	V ₂ W ₁	W ₁₊₂	W ₂₋₃	W ₁	W ₁	W ₁₋₂	W ₂	W ₂
Лещина (<i>Corylus avellana</i>)	V ₂	W ₁	W ₂	W ₃	W ₂₋₃	W ₁	W ₁	W ₁	W ₂	W ₂
Бересклет бородавчатый (<i>Euonymus verrucosus</i>)	V ₂	W ₁	W ₁₋₂	W ₃	W ₁	W ₁	W ₁	W ₁	W ₂	W ₂
Пролеска (<i>Scilla sibirica</i>)	φ○○○	○	○○+	○○+	+	+	+	+	+	+
Хохлатка Галлера (<i>Corydalis Halleri</i>)	φφ>	○	○	○○○	○○○○	○○+	+	+	+	+
Хохлатка Маршалла (<i>Corydalis Marschalliana</i>)	φφφ>	>>○	○	○	○○○	○○○○	○○+	+	+	+
Ветреница (<i>Anemone ranunculoides</i>)	φ	φφ>	φφ>	φφ>	○	○○○	○○○	○○+	+	+
Звездчатка (<i>Stellaria holostea</i>)								φ	φφφ	φφ>
Сныть (<i>Aegropodium podagraria</i>)		↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗	↗
Осока волосистая (<i>Carex pilosa</i>)	↗	↗	φ	φ	φ	φ	φ	φ	φ	φ

Θ-1 V-2 W-3 ↗-4 φ-5 >-6 ○-7 <-8 +-9 #-10 ※-11

Рис. 2. Весеннее развитие растений в 220-летнем дубняке ясеневом снытьево-осоковом в 1957 г. (Теллермановская роща) (по Елагину, 1960).

1 — набухание листовых почек; 2 — раскрытие листовых почек; 3 — разворачивание листьев; 4 — рост листьев; 5 — бутонизация; 6 — зацветание; 7 — цветение; 8 — отцветание; 9 — завязывание плодов; 10 — созревание плодов; 11 — расщепление плодов.

нистых многолетников цифры 3,3 или ц,3 (4,1 или п,1) означают, что растение, находясь в фазе цветения, подфазе увядания единичных цветков, одновременно находится и в фазе плодоношения, подфазе начала завязывания плодов. Систему цифровых обозначений можно применять как к массе особей, так и к отдельным индивидуумам деревьев, кустарников и

трав. Записи, сделанные по цифровой системе, позволяют проводить сравнение, что значительно облегчает обработку материала.

В каждом отдельном случае наблюдатель должен применять систему обозначения, наиболее удобную для поставлен-

Таблица 1

Образец бланка для регистрации фенофаз и подфаз растений

№ участка: 4
Размер участка: 100 м²

Географический пункт: г. Ленинград,
Ботанический сад.
Дата: 3 мая 1955 г.

Вид	Фенологические фазы и подфазы					
	1 (в)	2 (б)	3 (ц)	4 (п)	5 (ов)	6 (поп)
Береза пушистая	—	2,2	3,1	—	—	—

Дополнительные наблюдения. Взяты образцы почвы для определения влажности из горизонта 0—5 см. стаканы 55, 64, 84; из горизонта 5—10 см, стаканы 75, 86, 98; из горизонта 10—20 см. стаканы 89, 100, 105. Глубина грунтовых вод — 1,5 м; образец воды № 70. Температура воздуха 12°.

Примечание. Погода пасмурная, ветер слабый; развитие дерева лучшее, чем на соседних участках.

ной задачи. При подробном изучении почек, образования листьев, зачатков соцветий можно пользоваться значками И. Г. Серебрякова. Для обозначения фаз развития у разных видов широкое применение имеют значки В. В. Алехина. При геоботанических описаниях сообществ следует рекомендовать буквенные обозначения А. П. Шенникова и Е. М. Лавренко. При регистрации фенофаз в сообществе очень наглядны цифровые обозначения, предложенные А. А. Гроссгеймом, Е. В. Шифферс и нами.

Г. Э. Шульц (1966) считает, что из разных способов обозначения фенофаз наиболее перспективны буквенные и цифровые обозначения и высказывает пожелание унифицировать их в международном масштабе. Это пожелание справедливо, такая унификация необходима и потребность в ней назрела. Мы также полагаем, что наиболее перспективны цифровые и буквенные обозначения. Предлагаемая Г. Э. Шульц латинская терминология имеет все основания для международного употребления. Для введения этой терминологии можно было бы принять ее на Международном совещании фенологов. Всем фенологам независимо от их языка и национальности понятны цифровые обозначения, поэтому мы предложили бы принять их и пользоваться ими всем исследователям с настоящего момента.

Перед началом наблюдений надо заготовить (расчертить или напечатать) бланк для ведения записи. Намеченные объекты или пункты (поле, плантация, лес, луг) должны быть пронумерованы. На каждом бланке (табл. 2) ставится номер пункта или объекта, все сведения о его происхождении, размер

Бланк для регистрации фенофаз у деревянистых растений

№ участка или дерева:

Географический пункт:

Размер участка:

Тип почвы:

Растительное сообщество:

Вид:

Фенофаза	Дата наблюдения			
	1973	1974	1975	1976
<i>1. Вегетативная</i>				
1 — начало сокодвижения				
2 — набухание почек				
3 — начало роста побега				
4 — зеленение листовых почек				
5 — разворачивание большей части листьев				
6 — закладка почек				
<i>2. Бутонизация</i>				
1 — набухание цветочных почек				
2 — разворачивание цветочных почек				
3 — массовое разворачивание цветочных почек				
<i>3. Цветение</i>				
1 — раскрытие первого цветка				
2 — массовое цветение				
3 — увядание единичных цветков				
4 — окончание цветения				
<i>4. Плодоношение</i>				
1 — начало завязывания плодов				
2 — массовое завязывание плодов				
3 — появление первого зрелого плода				
4 — массовое созревание плодов				
5 — начало опадения плодов				
6 — опадение всех плодов				
<i>5. Окончание вегетации</i>				
1 — начало расцветивания листьев				
2 — запестрение				
3 — начало осыпания листьев				
4 — массовый листопад				
5 — осыпание большей части листьев				
6 — осыпание всех листьев				
<i>6. Период относительного покоя</i>				
1 — наличие или отсутствие листвы				
2 — рост почек или отсутствие его				
3 — обмерзание отдельных частей растения				
4 — появление морозобонн				
5 — засыхание отдельных частей растений				

Примечание. (Отметить все особенности развития растений).

участка и дата наблюдения. В первой графе бланка записывается название вида, а в следующих графах отмечается фаза и подфаза по вышеуказанной цифровой системе. Внизу бланка желательно сделать запись и о других проделанных в этот день наблюдениях: взятие образцов почвы для определения влажности (номера стаканчиков), промеры глубины залегания грунтовых вод (номера образцов воды на анализ), регистрация температуры воздуха, почвы и пр. В примечании следует отметить особенности и отличия растений данного участка по сравнению с соседними, например, слишком раннее цветение, гибель растения и пр.

Форма записи может быть и иной. Например, А. Г. Головач и В. Л. Леонтьев (устное сообщение) рекомендовали при ведении многолетних фенологических наблюдений над деревьями и кустарниками перечислять в бланке все подлежащие изучению фенофазы и подфазы и ежегодно отмечать в соответствующей графе дату наступления каждой из них (см. табл. 2). Это дает возможность быстро систематизировать многолетние данные.

По такому же принципу следует строить форму бланка и при наблюдениях над полукустарниками, кустарниками а также однолетними или многолетними травянистыми растениями.

Для растений разных жизненных форм и систематических групп характерна специфика прохождения фенофаз в сезонном развитии. Поэтому сначала следует установить, какие фенофазы необходимо отмечать у древесных и травянистых растений и каковы отличия в прохождении фенофаз у растений разных систематических групп, а затем проанализировать связь между сроками прохождения фенологических фаз и изменениями экологических факторов.

При выделении и характеристике фенофаз нами учтены работы А. Г. Воронова (1949), Н. С. Щербиновского (1926), И. Г. Серебрякова (1947, 1952), Т. А. Работнова (1949, 1950б), А. И. Руденко (1950), А. Н. Елагина (1960, 1963), Г. Э. Шульц (1966).

Установление фенологических фаз у растений

Деревянистые растения (деревья, кустарники, кустарнички, полукустарники и полукустарнички)*. Фаза вегетативная. Начало сокодвижения определяется моментом появления первых капель сока. Заблаговременно на нескольких деревьях следует проделать отверстия шилом или буравчиком. Отверстие делается на южной стороне дерева на высоте груди человека и замазывается глиной или пластилином. Во время наблюдений глина снимается, а затем вновь тщательно накладывается.

* Полукустарники и полукустарнички для целей фенологических наблюдений присоединены нами к группе деревянистых растений.

С распусканием почек вытекание сока становится незаметным. Почки на растении бывают пазушные и верхушечные. В некоторых случаях заложенный в почке зачаток побега начинает расти и довольно скоро формируется побег. Иногда же почка продолжительное время не трогается в рост и тогда ее называют покоящейся или спящей. У последней нижние зачатки листьев могут изменяться в почечные чешуи, и тогда почка носит название закрытой. Если же специальных чешуй в почке нет, то она называется открытой.

Период покоя у почек возобновления может продолжаться несколько лет. По степени сформированности побегов И. Г. Серебряков (1947, 1952) различает три группы растений, в которых: 1) побеги будущего года сформированы полностью, вместе с зачатками соцветий и цветков*; 2) полностью сформирована лишь вегетативная часть побега, образование же соцветия протекает в начале следующего вегетационного периода; 3) вегетативная сфера побега сформирована лишь частично, дальнейшее его образование идет в течение следующего вегетационного периода.

Зеленение почек отмечается тогда, когда чешуйки, прикрывающие почку, начинают расходиться, раздвигаться и делаются заметными светлые полоски. Для хвойных деревьев началом зеленения считается момент появления молодой хвои, когда хвоинки (иглы) отделяются друг от друга. После набухания почка начинает распускаться, чешуйки расходятся, и из ее верхушки заметно проглядывают зеленые кончики молодых листьев. Деревья как бы покрываются зеленой дымкой. Листья разворачиваются не сразу, а постепенно. Развитие первых листьев можно считать полным тогда, когда листовые пластинки вполне расправились и достигли нормальной величины.

Развертывание большей части листовой пластинки считается окончанием фазы развития листьев. У деревьев и кустарников средней полосы Советского Союза бывает, как правило, одна генерация листьев в течение лета. Исключение составляет лишь дуб и ильмовые, у которых в начале июля образуются вторые, летние побеги (так называемые ивановы побеги). У полукустарничков почки возобновления (рис. 3) расположены на побегах, сохраняющихся на зиму, и на корневой шейке. У пустынных полукустарничков новые побеги ежегодно отмирают в части, несущей генеративные органы. По наблюдениям Е. И. Рачковской (1957), у полыни *Artemisia herba-alba* (S. L.) в почках возобновления цветки и соцветия заранее не формируются. По наблюдениям А. П. Стещенко (1956), у терескена *Eurotia ceratoides* (L.) С. А. М. почки возобновления, сидящие на ветвях высшего порядка, имеют зачатки цветков. Таким образом, у полукустарничков почки возобновления сформированы различно. Этот вопрос

* Такие заранее сформированные соцветия и цветки имеют все деревья и кустарники подмосковных лесов, за исключением липы.

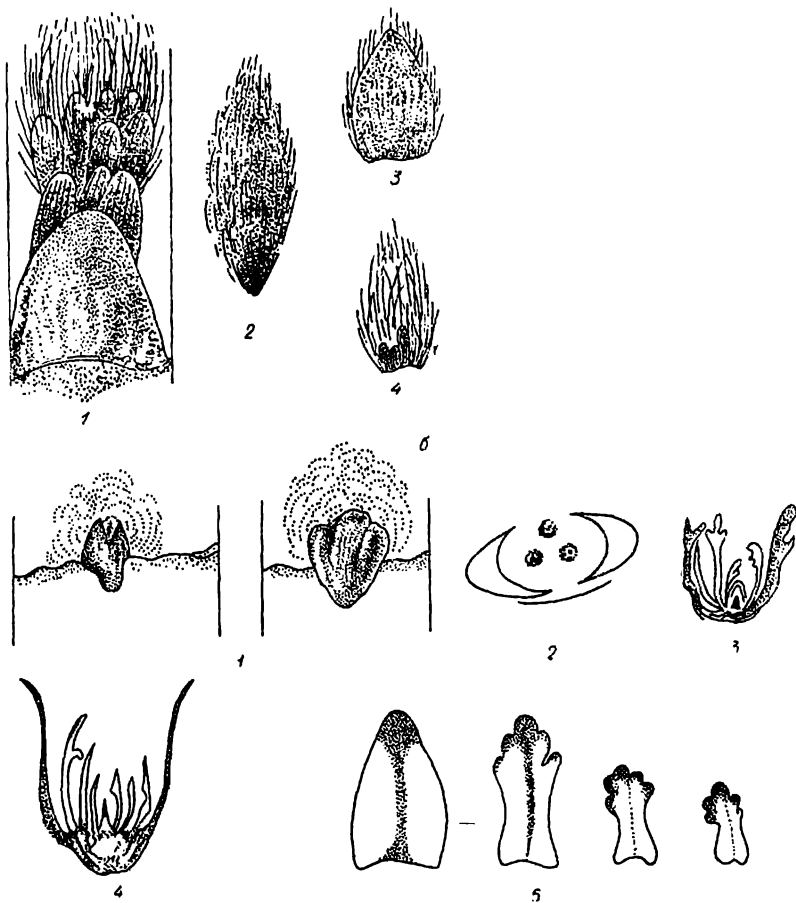


Рис. 3. Почки возобновления (Северный Кавказ, 1954 г., ориг. рис. З. Г. Беспаловой).

a — *Kochia prostrata* (L.) Schrad: 1 — почка возобновления в сентябре (вертикальные линии — абрис стебля); 2 — наружная чешуйка почки; 3 — внутренняя чешуйка почки; 4 — зачатки листьев; *b* — *Artemisia lercheana* Web.: 1 — почки возобновления в апреле (слева) и в конце июня (справа) (вертикальные линии — абрис стебля); 2 — схема поперечного разреза через почку возобновления; 3 — продольный разрез через почку возобновления 22 июня; 4 — то же, 17 сентября; 5 — почечные чешуйки.

пока в литературе еще мало освещен. Совершенно необходимо в ближайшее время начать систематическое изучение ритма развития полукустарников и полукустарничков с учетом указанных особенностей.

Бутонизация. Цветочные почки бывают несколько крупнее листовых (рис. 4) и сидят в пазухах листьев. Когда из пазухи листьев заметно выдается набухшая, готовая раскрыться цветочная почка-бутон, можно считать, что растение вступило в фазу бутонизации. Раскрытие больше половины цветочных почек у растений считается массовой бутонизацией. Сроки зак-

ладки соцветий и цветов в почках возобновления у разных видов также различны.

Н. Е. Булыгин (1967), изучая вторичное цветение и плодоношение деревянистых растений окрестностей Ленинграда, рассмотрел особенности их повторного цветения и плодоношения и подразделил растения на 4 группы по времени закладывания цветковых зачатков.

1-я группа. Растения закладывают цветковые зачатки в период вегетации, предшествующей цветению. 2-я группа. Растения закладывают цветковые зачатки в год цветения. 3-я группа. Растения закладывают цветковые зачатки в период вегетации, предшествующей цветению, и в год цветения. 4-я группа. Закладка мужских цветков у однодольных растений происходит по первому типу, а у женских экземпляров — по первому и второму. Вторичное цветение (преждевременное зацветание цветков, заложенных в почках для будущего года) отмечено для деревьев-итродуцентов. Таким образом, классификация Н. Е. Булыгина повторяет классификацию И. Г. Серебрякова (1952), несколько ее детализируя.

Цветение. Полное раскрытие венчика у нескольких цветков является началом цветения. У ветроопыляемых растений (березы, ольхи, осины, лещины, сосны, ели и др.) зацветание отмечается тогда, когда при ветре или при потряхивании ветки высыпается пыльца. У растений, опыляемых насекомыми, начало цветения определяется в основном выдвиганием пыльников. Для соцветий началом цветения следует считать момент, когда появляются первые, вполне распусившиеся цветки (рис. 5). У калины следует отметить как средние плодущие цветки, так и краевые бесплодные (важно для декоративных целей). Цветение становится массовым, когда распускается большинство цветков на деревьях.

Засыхание венчиков у большей части цветков считается днем окончания фазы цветения.

Во второй половине лета и осенью у некоторых растений наблюдается вторичное цветение. Это явление следует отметить в записи. У одних растений цветение начинается раньше облиствения (ольха, лещина, миндаль, персик, вишня, козья ива и др.), у других — одновременно с распусканием листвы (например, у березы и некоторых ив). Некоторые растения зацветают после облиствения (например, липа).

Плодоношение. Созревание плодов, как и цветение, идет в определенной последовательности. Частичное опадение

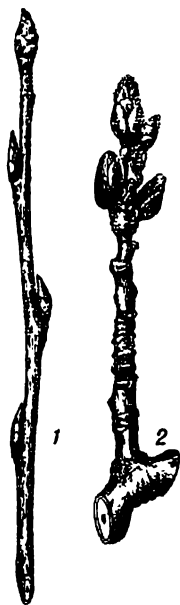


Рис. 4. Листовые и цветочные почки у осины (*Populus tremula* L.) (по Бородину, 1928).

1 — однолетняя удлиненная ветка с листовыми почками верхушечной и боковыми; 2 — трехлетняя укороченная ветка с цветочными почками.



Рис. 5. Развитие корзинки и цветка *Artemisia taurica* Willd. (Северный Кавказ, 1954 г., ориг. рис. З. Г. Беспаловой).

а — развитие корзинки; б — развитие цветка. 1 — 20 июля; 2 — 22 августа; 3 — 4 сентября; 4 — 20 сентября. 5 — 5 октября.

венчиков у единичных цветков является показателем того, что в них завязались плоды; полное опадение венчиков всех цветков указывает на массовое завязывание плодов. Быстрее всего созревают сухие плоды, медленнее — плоды с сочным околоплодником (ягоды, костянки), а дольше всего — плоды с твердой одревесневшей оболочкой (орехи, желуди). Еще дольше — шишки и семена у ряда хвойных. Спелость сухих плодов определяется изменением их цвета и опадением. Сочные плоды считаются созревшими, когда они приняли свойственную им окраску и становятся мягкими на ощупь.

Окончание вегетации. Прежде всего следует отметить день, когда у деревьев или кустарников замечены первые по-осеннему раскрашенные листья. Затем день, когда листва растений полностью приняла осеннюю окраску (желтую, красную). Опадение листвы у различных пород протекает различно: у одних медленно (береза, дуб), у других быстро (осина, тополь, орешник). Следует отметить сроки: когда опадают первые по-осеннему раскрашенные листья, когда масса их падает на землю и когда растение полностью оголяется. У многих

деревьев в этот период происходит закладка почек возобновления. По окончании листопада растение вступает в период относительного покоя.

Период относительного покоя. Среди древесных и кустарниковых пород различают два типа растений: а) периодически сбрасывающие всю листву на зиму; б) сохраняющие листья в течение всего года. Оба эти типа при наблюдениях следует учитывать. В зимний период в первую очередь надо вести наблюдения над почками. Для этого необходимо дать характеристику морфологии почек, описать их размеры, положение, форму, цвет, характер укрытия от морозов (отрастание и форма почечных чешуй, наличие или отсутствие опушения, клеящих веществ и пр.), различия между почками листовыми и цветочными, верхушечными и боковыми, придаточными и пазушными. Важно знать, сохраняет ли растение на зиму живые, или сухие листья или они опадают. Действие мороза на деревья и кустарники приводит к отмиранию побегов и почек и к образованию морозобоин. Для фиксирования продолжительности периода зимнего покоя у различных деревьев и кустарников раз в декаду, начиная с осени, срезают ветви, по три ветки каждого вида, переносят их в теплое помещение, ставят в воду и ведут наблюдения над характером развития у них побегов.

Некоторые полукустарники и полукустарнички в пустынях (например, полынь) кроме зимнего покоя переживают период летнего покоя, когда они не растут, не цветут и не плодоносят. Начало этого периода совпадает с наступлением засухи и продолжается вплоть до осенних дождей. В это время ведутся наблюдения за изменениями органов растений (листьев, почек, корней), содержанием в них влаги, отмиранием побегов и за другими характерными особенностями.

Травянистые растения. Травянистые растения делятся по длительности жизни на однолетние и многолетние. Однолетние растения в течение одного сезона проходят весь цикл своего развития, т. е. они всходят из семян, оставшихся в почве с прошлого года или занесенных в сообщество, растут, цветут, плодоносят и, обсеменившись, умирают.

Многолетние и двулетние растения развиваются совершенно по-иному. Они заканчивают цикл жизни в несколько лет и существенно меняют свой облик с возрастом. Подробно исследованием возрастных отличий растений занимался Т. А. Работнов (1950а, 1950б).

Вегетативная фаза. Эта фаза охватывает период от всходов до появления семени (до взрослого состояния). В течение этого периода растение претерпевает изменения, которые выражаются как в морфологических, так и в физиологических и биохимических показателях.

При фенологических наблюдениях отмечают изменения морфологических признаков надземных органов. Из семян образуются всходы, которые по мере роста меняют цвет, опу-

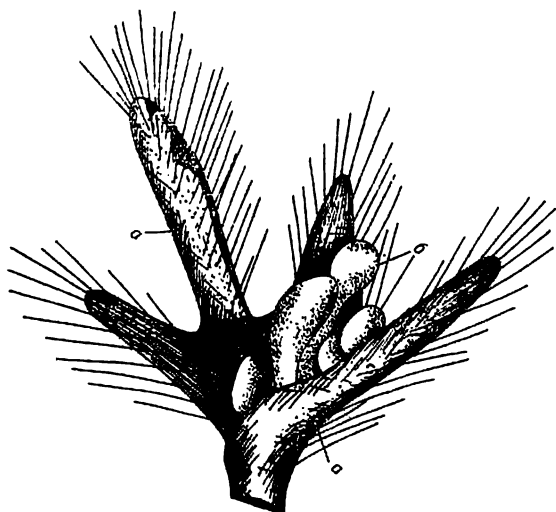


Рис. 6. Открытая почка возобновления со сформированным цветоносным побегом у *Potentilla humifusa* Willd. ex Schlecht. (Центральный Казахстан, горы Кокшетау, 1956 г., ориг. рис. И. В. Борисовой).

a — зачатки листьев; *b* — зачатки бутонов.

шение, принимают иную форму и превращаются в ювенильные (юношеские) растения (Работнов, 1950б). При дальнейшем развитии эти молодые особи постепенно начинают принимать облик взрослого растения. Ювенильные растения не так легко отличить от взрослых; различие между ними выражено только в листьях, росте и общем габитусе. Время пребывания растения в юношеском состоянии Т. А. Работнов исчисляет периодом от нескольких месяцев до 10 лет. После появления сформированных листьев важно следить за их развитием в течение вегетационного периода. Для травянистых растений характерно развитие нескольких (двух-трех) генераций листьев. Есть растения, у которых они появляются непрерывно в течение лета, а на зиму остаются листья последней генерации.

Бутонизация. Эта фенофаза означает для одних растений начало генеративного периода жизни, а для других, у которых зачатки цветков сформировались при заложении почек до зимнего покоя,— это период перехода от относительного покоя зачатков генеративных органов к их росту и развитию. В это время проявляется их способность цвести и плодоносить. Вегетативная мощь растения увеличивается часто и после того, как оно вступило в генеративную фазу жизни. В почках возобновления, как это указано и для деревьев, зачатки соцветий и цветков могут быть сформированы полностью (рис. 6) или же совсем не сформированы. Время зацветания зависит в первую

очередь от срока закладки зачатков соцветий; часто позже всех начинают цвести те растения, у которых побег в почках не сформирован полностью. Растения с заранее сформированными соцветиями в почках относятся к ранневесенним видам, а не имеющие их — к летним и позднелетним. Бывают и отступления от этого правила, когда растения со сформированными в почках соцветиями цветут позднее летних и позднелетних (например, *Potentilla erecta* (L.) Напре, *Thalictrum aquilegifolium* L. и некоторые другие). Иногда, наоборот, замечается более раннее образование бутонов у видов, не имеющих сформированных соцветий в почках возобновления. Интересные наблюдения проведены М. Гольдсвортом (Holdsworth, 1961) в департаменте ботаники Ганского университета над цветением геофитов двух видов: *Zephranthes eitrina* и *Z. tubispatha*. Цветение этих видов всегда происходит на 3-й день после дождей. В период засухи соцветия медленно развиваются внутри луковиц. Если зачатки соцветий до наступления засухи не достигли определенной минимальной степени развития или засуха слишком продолжительна, то дальнейшее их развитие подавляется. Этот вопрос требует еще углубленного и всестороннего изучения.

Цветение. Началом цветения у большинства растений следует считать раскрытие первого цветка*, массовое цветение наступает тогда, когда больше половины бутонов превращается в цветки, конец цветения — когда на растении остаются единичные цветки. У некоторых многолетних травянистых растений не обязательно ежегодное цветение, могут наблюдаться перерывы (Работнов, 1950б); причем чем хуже условия существования растений, тем более длительны эти перерывы. Проводя многолетние фенологические наблюдения, необходимо отмечать этот факт и сопоставлять его с данными метеорологическими, эдафическими и гидрологическими. Большинство травянистых многолетников способно к ежегодному цветению. Выделяются три группы растений: а) монокарпики — цветут раз в жизни; б) олигокарпики — цветут и плодоносят несколько раз в течение жизни; в) поликарпики — цветут и плодоносят много раз. Наблюдения в этой области представляют большой интерес для изучения циклов жизни растений в разных условиях среды.

Плодоношение. Началом плодоношения считается опадение венчика (если он есть) и набухание завязи. Созревание плодов, как и завязывание их, происходит не сразу, а постепенно, поэтому на одном и том же растении можно заметить и зеленые плоды и уже созревшие. Время, когда больше половины плодов на растениях принимает соответствующую окраску, а семена или плоды начинают отделяться в массовом количестве

* У клейстогамных растений начало цветения падает на период, когда открываются пыльники.

от материнской особи (обсеменение), принято считать началом созревания. Очень важно в период этих наблюдений изучать семенную продуктивность растений.

Количество семян у одной особи определяют путем подсчета количества плодов на каждом побеге и количества семян в плоде. Произведение этих величин дает среднюю семенную продуктивность одного растения. На выбранной площадке отдельные экземпляры растений нужно отметить этикетками и на каждой особи подсчитать количество семян.

Окончание вегетации. Когда растение закончило плодоношение и плоды осыпались, оно начинает постепенно подсыхать. У однолетников происходит полное отмирание всех надземных и подземных органов. У травянистых многолетников подземные части сохраняются, а надземные у одних отмирают полностью (тогда почки возобновления располагаются на подземных частях), у других же на зиму сохраняются некоторые побеги, а иногда и листья (зимнезеленые гемикриптофиты и хамефиты; у этих растений почки возобновления расположены у земли или на побегах невысоко над землей). Засыхание растений происходит не сразу, а постепенно и начинается еще тогда, когда не все плоды осыпались. В некоторых случаях частичное отмирание листьев начинается значительно раньше. Обычно сначала изменяется окраска листьев, они желтеют, краснеют и буреют и постепенно опадают, а лишенный листьев стебель подсыхает. В таком состоянии растение сохраняется до зимы и уходит под снег.

Период относительного покоя. В зимний период необходимо сделать морфологическое описание растения, указать наличие сохранившихся живых органов и их окраску, положение зимующих побегов и почек. Важно определить влажность зимующих органов, наличие или отсутствие подснежного развития. Для этого осенью у 30—50 экземпляров одного вида измеряют длину живых надземных побегов, а затем через равные промежутки времени выкапывают из-под снега по три экземпляра этого вида и повторно измеряют. Прослеживают и продолжительность покоя у зимующих видов. Для этого 10—20 экземпляров одного и того же вида выкапывают с корнями из грунта и помещают в ящики с землей, которые оставляют под открытым небом. По одному ящики переносят (в разные сроки) в теплое помещение и ведут наблюдения за развитием находящихся в них растений. Таким образом учитывается влияние длительности охлаждения и изучается перезимовывание одного и того же вида в разных условиях среды и в разных сообществах.

У некоторых длительно вегетирующих злаков в степях (*Stipa lessingiana* Trin., *S. ucrainica* P. Smirn., *Festuca sulcata* Hack., *F. pseudovina* Hack.) в середине лета, в наиболее жаркий период (во вторую половину июня—первую половину июля и позже), отчетливо намечается полупокой, т. е., когда боль-

шинство доминирующих злаков (кроме тырсы и тырсика) плод доносит и присыхает (Лавренко, 1940; Беспалова и Борисова, 1963, 1966). К осени вегетация этих злаков возобновляется, а зимой вновь наступает период покоя. Группа коротковегетирующих многолетников (эфемероидов) в пустынях и южных степях переживает более явно выраженный период покоя летом, например, мятлик луковичный (*Poa bulbosa* L.), осока вздутая, или песчаная (*Carex physodes* M. B.), толстостолбиковая, или пустынная осока (*Carex pachystylis* J. gay), и др. Ритм развития этих многолетних растений напоминает ритм пустынных однолетников, но в противоположность последним у них летом сохраняются подземные и частично надземные органы (луковички, корневища).

В период летнего полупокоя злаков в степи и покоя эфемероидов в пустынях и южных степях обязательно необходимо продолжать наблюдения над растениями: над их почками возобновления, их надземными и подземными органами и т. д. Ритм жизни этих растений, обусловленный их биолого-экологическими особенностями, заслуживает дальнейших, более детальных исследований. У пустынных однолетников окончание вегетации наступает в конце весны. Летом и осенью желательнее следить за состоянием их семян в почве. Наблюдения за вегетацией озимых однолетников следует вести и зимой.

Фенофазы надо отмечать отдельно для однолетних и для многолетних травянистых растений.

Для однолетних растений за основу принимаются указанные шесть фенофаз со следующими подфазами*.

1 (в) — вегетативная: 1 — появление всходов; 2 — образование розетки; 3 — образование стебля (высота в сантиметрах) и облиствение; 4 — полное облиствение;

2 (б) — бутонизация: 1 — набухание цветочных почек; 2 — формирование бутонов; 3 — полная бутонизация;

3 (ц) — цветение: 1 — раскрытие бутонов, начало цветения и первые цветки; 2 — полное цветение; 3 — отцветание;

4 (п) — плодоношение: 1 — начало образования плодов (опадение околоцветника и набухание завязи); 2 — наличие только незрелых плодов; 3 — наличие только зрелых плодов; 4 — начало обсеменения; 5 — обсеменение при цветении; 6 — обсеменение при наличии незрелых плодов; 7 — обсеменение при наличии одних только зрелых плодов; 8 — обсеменение после полного усыхания или смерти растения;

5 (ов) — окончание вегетации: 1 — появление изменений в окраске листьев; 2 — усыхание и отмирание всего растения;

6 (поп) — период относительного покоя растения переносясь в состоянии жизнеспособных семян в почве (летом, осенью, зимой и весной) или зимующих вегетативных органов, развившихся с осени (озимые однолетники).

* О фенофазах у злаков см. на с. 39.

Для многолетних растений наблюдения следует проводить несколько иначе. Если ставится задача проследить развитие многолетнего растения за весь период его жизни, то наблюдения надо вести в течение нескольких лет, отмечая все происходящие каждый год изменения: сначала как всхода, далее — как ювенильного, затем — переходного к взрослому и, наконец, как взрослого растения, способного к генеративному возобновлению. Но можно идти и другим путем: изучать в сообществе одновременно в течение одного года особи одного вида, но разного возраста и таким образом составить представление о разных этапах развития данного вида.

Развитие многолетнего растения, способного к генеративному размножению, начинается весной с набуханием почек, которые были заложены в предыдущем вегетативном периоде, а иногда и раньше.

Наблюдения проводятся с учетом следующих фенофаз и подфаз.

1 (в) — вегетативная: 1 — распускание почек; 2 — образование первой и второй пары листьев; 3 — закладка почек возобновления (бывают три типа почек: в почках сформирован весь побег будущего года, включая соцветие; в почках полностью сформирована лишь вегетативная часть побега; в почках не полностью сформирована вегетативная часть побега); 4 — образование розетки у двудольных или кущение у злаков (см. с. 39), выход и формирование листьев; 5 — рост стеблей (высота в сантиметрах) и облиствение; 6 — полное облиствение.

2 (б) — бутонизация: 1 — набухание цветочных почек; 2 — формирование бутонов (иногда при продолжающемся росте стебля); 3 — полная бутонизация.

3 (ц) — цветение: 1 — раскрытие бутонов, начало цветения, появление первых цветков (с преобладанием бутонов); 2 — полное цветение (в этой фазе появляются завязывающиеся плоды); 3 — отцветание (плоды, которые могут быть частично зрелыми, преобладают над цветками).

4 (п) — плодоношение: 1 — начальная фаза образования плодов (опадение околоцветника); 2 — наличие только незрелых плодов одновременно с цветками (вторая подфаза фазы цветения); 3 — наличие зрелых плодов одновременно с незрелыми; 4 — наличие только зрелых плодов; 5 — начало обсеменения; 6 — обсеменение при цветении (третья подфаза фазы цветения); 7 — обсеменение при наличии незрелых плодов (третья подфаза фазы плодоношения); 8 — обсеменение при наличии одних только зрелых плодов (четвертая подфаза фазы плодоношения); 9 — обсеменение после полного усыхания растения.

5 (ов) — окончание вегетации: 1 — появление первых изменений в окраске листьев; 2 — преобладание нормальной окраски листвы над измененной; 3 — преобладание измененной окраски листвы над нормальной; 4 — листва полностью изменила окраску; 5 — листопад; 6 — безлистное состояние; 7 — частичное

отмирание отдельных органов растений в разных фазах развития; 8 — засыхание надземной массы растения; 9 — полное засыхание и отмирание надземной вегетативной части.

6 (поп) — период относительного покоя, во время которого растения могут различаться: а) по количеству, форме, расположению листьев, побегов, ростков и почек (пазушные, придаточные), а также по расположению корневой шейки к поверхности почвы; б) по наличию приспособлений, защищающих почечные чешуи от холода или жары (опушение, клейкие вещества); в) по появлению и направлению ростков и побегов (горизонтальные, восходящие, приподнимающиеся, вертикальные).

Остановимся на некоторых систематических группах растений, требующих специфических фенонаблюдений.

Особенности фенофаз у растений разных систематических групп

Папоротники. Нами будут рассмотрены фенофазы растений, относящихся к семейству настоящих папоротников (*Polypodiaceae*).

Как известно, при развитии папоротников чередуются два поколения: небольшого размера (половое) и более крупное (бесполое). Здесь мы рассмотрим только более крупное, бесполое поколение. У бесполого поколения папоротника на нижней поверхности листьев, между краем и жилкой, реже — по самому краю сидят кучки спорангиев (сорусы), голые или под покрывальцем. Только у немногих родов папоротников спороносные листья отличаются от вегетативных; у большинства же папоротников различий между листьями не наблюдается. Молодые листья папоротников (вайи) вначале бывают спирально скручены, затем медленно разворачиваются.

Отмечаются следующие фазы развития папоротников: 1 — появление листьев; 2 — полное распускание (разворачивание скрученного листа); 3 — появление на нижней стороне листа папоротника спорангиев со спорами; 4 — созревание спор (обнаруживается по высыпанию спор или встряхивании листа, внешне это выражается в побурении или пожелтении спорангиев); 5 — отмирание (засыхание вегетативных частей).

Хвощи. Развитие разных видов хвощей происходит различно. У одной, наиболее распространенной группы, например у хвоща полевого (*Equisetum arvense* L.), ранней весной появляются бледные буроватые стебли со спороносными колосками, которые увядают после созревания спор и резко отличаются от позднее развивающихся зеленых вегетативных побегов. У второй группы, например у хвоща лесного (*E. silvaticum* L.), весной появляются лишенные хлорофилла стебли, несущие на вершине спороносные колоски, а по созревании спор на растениях вырастают зеленые веточки. У третьей группы, например у хвоща ветвистого (*E. ramosissimum* Dsf.), весной появляются ветвистые растения

зеленого цвета, на верхушке которых значительно позднее возникают спороносные колоски.

При фенологических наблюдениях отмечают следующие фазы развития хвощей.

У первой группы: 1 — появление бледного буроватого стебля со спороносными колосками; 2 — «пыление» (рассеивание спор); 3 — отмирание стебля со спороносным колоском после созревания спор; 4 — появление зеленого ветвистого стебля; 5 — полное развитие растения; 6 — отмирание побегов.

У второй группы: 1 — появление бледного стебля со спороносным колоском; 2 — «пыление»; 3 — появление зеленых веточек на спороносном стебле; 4 — полное оформление зеленого растения; 5 — отмирание зеленых побегов.

У третьей группы: 1 — появление зеленого ветвистого стебля; 2 — возникновение спороносных колосков; 3 — «пыление»; 4 — отмирание побегов.

Злаки. Среди травянистых растений необходимо выделить группу злаков, фенологическое развитие которых имеет некоторые особенности. У этой группы растений можно отличать следующие фазы и подфазы.

1 (в) — вегетативная: 1 — появление всходов; 2 — развитие третьего листа (из пазухи развернувшегося ранее второго листа показалась верхушка третьего); 3 — кущение (образование боковых побегов — из влагалищной части листа появилась верхушка свернутого в трубочку листа); 4 — выход в трубку (у главного побега начинается рост стебля, т. е. начинают удлиняться междоузлия стебля и формируется соломина);

2 (к) — колошение (бутонизация): из влагалища верхнего листа показалась половина колоса или три-четыре верхушечных колоска метелки;

3 (ц) — цветение: происходит раскрытие цветковых чешуй отдельных цветков, которое начинается у одних видов с верхних цветков, а у других — с нижних; снаружи колосков у перекрестнопыляющихся видов появляются вполне созревшие пыльники, выбрасывающие пыльцу;

4 (п) — плодоношение: 1 — молочная спелость (зерно в средней части колоса или в верхушечных колосках метелки достигло в длину нормальных размеров спелого зерна и занимает всю внутреннюю часть между цветковыми чешуями, а содержимое зерна имеет вид молока или свернувшегося белка); 2 — желтая, или восковая, спелость (зерно в средней части колоса или в верхушечных колосках метелки целиком пожелтело, мнется как воск и легко режется ногтем); 3 — полное затвердевание и осыпание зерновок (зерно затвердевает и легко отделяется от колоска);

5 (о) — отмирание: у однолетников прекращается ассимиляция, листья и стебель засыхают и растение отмирает, а у многолетних злаков происходит отмирание только генеративных побегов;

6 (вп) — развитие вегетативных побегов: следует отметить предзимнее и ранневесеннее состояние вегетативных побегов

ОБРАБОТКА СОБРАННЫХ МАТЕРИАЛОВ

Данные фенологических наблюдений обычно бывают занесены в большое количество тетрадей и бланков. Для удобства материал следует расположить и оформить так, чтобы его можно было легко читать и сравнивать. Данные обрабатывают в соответствии с задачей, которая стоит перед исследователем. Если задачей является изучение ритма развития отдельных растений и сопоставление его с другими явлениями природы, то следует составить таблицы, фенологические спектры или кривые. Если же задача наблюдения — выявление ритма развития фитоценоза для более глубокого его изучения, то лучше всего составить феноспектры (Gams, 1918; Шенников, 1928) *. Если цель наблюдения — сравнение сроков зацветания и плодоношения одних и тех же видов растений в разных географических зонах, то составляются фенокарты (или карты фенологических изолиний) зацветания того или иного растения или сроков уборки урожая сельскохозяйственных культур. Фенологические карты можно сравнить с картами распределения осадков, температуры воздуха, его влажности и прочих климатических показателей, а также с картами геоботаническими и почвенными. Сравнение позволяет выявить зависимость наступления отдельных фенофаз растения от климатических и иных факторов.

Остановимся вначале на методике обработки материалов эколого-фенологических наблюдений, а затем на способах составления фенологических карт.

Эколого-фенологические наблюдения

Фенологические наблюдения, как уже отмечалось, проводятся одновременно за развитием растения и за сезонными изменениями факторов среды его обитания. Сезонные морфологические изменения в растении связаны, кроме того, с внутренними, физиологическими процессами, происходящими в нем самом. Поэтому желательно вести наблюдения за изменением морфологии органов растения и его физиологических функций параллельно с изучением среды обитания.

По окончании фенологических наблюдений для изучаемых видов накапливаются данные о датах наступления каждой фенофазы и о продолжительности ее в днях. Для характеристики среды в первую очередь необходимо иметь сведения о температуре воздуха (максимальной, минимальной и средней для каж-

* О способе построения феноспектров и кривых подробно сказано при описании методики фенологических наблюдений в сообществах, см. с. 80—89

дой фазы или подекадно, если фаза продолжительна), количество осадков и влажности воздуха. Очень важно иметь данные о глубине залегания грунтовых вод, о запасе доступной для растений влаги (в мм) в слое почвы от поверхности до глубины проникновения корневых систем, о количестве солей в почве (в процентах от веса почвы), реакции почвы, количестве гумуса в корнеобитаемой толще и т. д. (Бейдеман, 1960а, б; Бейдеман, Паутова, 1969; Ганецкая, 1960), а также об интенсивности солнечной радиации и составе света по фазам развития видов.

Получив цифровые показатели, составляют таблицу, в которую помещают все данные об изменении среды по фенофазам (табл. 3).

Как видно из табл. 3, для разных растений характерны различные показатели условий среды для каждой фазы. В основном это зависит от прохождения фаз во времени и от их продолжительности у разных видов и жизненных форм.

Для более детальной фенологической характеристики каждого вида необходимо проанализировать связь сроков наступления фенофаз с температурой воздуха, влажностью почвы, а для аридных районов и с концентрацией хлора в почвенном растворе.

Прежде всего рекомендуется все имеющиеся виды разделить на группы по жизненным формам (однолетние и многолетние травы, полукустарнички, кустарнички и деревья) и каждую группу изучать отдельно. В качестве примера мы привели феноэкологический анализ группы эфемеров пустынной зоны Азербайджанской ССР (см. табл. 3).

Для того чтобы уточнить распределение растений по срокам цветения (раннецветущие, позднецветущие виды) и сопоставить последние с другими факторами среды, сопровождающими смену фенофаз (изменением температуры воздуха, влажностью почвы, солевым составом и др.), на графике по горизонтальной оси откладывают температуру воздуха (в °С), а по вертикальной — даты наступления фенофаз. Затем точками отмечают начало и конец цветения и плодоношения всех видов в соответствии с температурой воздуха и датами их наступления и окончания. Для каждой подфазы строят особый график. Выявляются два типа связей между датами наступления указанных фенофаз и их окончанием и температурой воздуха (табл. 4).

Дальнейшее сопоставление температуры воздуха и дат наступления фенофаз у каждого вида в отдельности с приведенными в таблице этими же показателями для разных групп позволяет составить два списка видов: раннецветущих и позднецветущих.

Сравнение производится следующим образом: показатели температуры и даты цветения видов, например *Alopecurus myosuroides* Huds. и *Aegilops squarrosa* L. (см. табл. 3), сопоставляются с выделенными выше группами (см. табл. 4). Оказывается, что у *Alopecurus myosuroides* Huds. сроки цветения (7—22/IV) и плодоношения (22—28/IV), а также температура воз-

Таблица

Фенофазы у растений и изменение температуры воздуха, запаса влаги в почве и содержания хлора в почвенном растворе за вегетационный период 1931 г.
 Географический пункт: Азербайджанская ССР, Муганская степь; опытно-мелиоративная станция около ж.-д. ст. Сарыджалар

Вид, фенофаза	Дата	Характеристика фенофаз			
		продолжительность, дн	средняя температура воздуха, °С*	доступная влажность почвы, мм**	концентрация хлора г/д*
<i>Aegilops squarrosa</i> L.					
Вегетативная	28/III—19/IV	23	11,7	45,8	3,4
Бутонизация	19/IV—30/IV	12	12,4	54,7	3,4
Цветение . . .	30/IV—9/V	10	15,8	54,7	3,4
Плодоношение .	6/V—8/VI	34	19,6	45,2	5,6
<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds.					
Вегетативная	28/III—2/IV	6	10,9	25,8	5,8
Бутонизация	2/IV—7/IV	6	7,5	25,8	5,8
Цветение . . .	7/IV—22/IV	16	11,0	25,8	5,8
Плодоношение .	22/IV—28/IV	7	11,7	21,3	5,8
<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) Jaub. et Spach.					
Вегетативная	28/III—20/IV	24	10,5	25,5	3,1
Бутонизация	20/IV—3/V	14	13,2	35,1	7,6
Цветение . . .	3/V—10/V	8	15,5	16,1	12,1
Плодоношение	10/V—20/V	11	17,0	9,1	12,2
<i>Bromus japonicus</i> Thunb.					
Вегетативная	23/X—2/IV	160	2,6	—	—
Бутонизация	2/IV—8/V	37	12,0	34,2	0,35
Цветение . . .	8/V—12/V	5	17,7	46,6	0,35
Плодоношение	12/V—18/V	7	16,2	46,6	0,35
<i>Sphenopus divaricatus</i> (Gouan) Reichb.					
Вегетативная	28/III—17/IV	21	10,3	48,0	3,8
Бутонизация	17/IV—4/VI	49	16,7	48,0	3,8
Цветение . . .	29/V—12/VI	15	22,2	15,0	55,0
Плодоношение .	5/VI—18/VI	14	23,7	14,0	55,0
<i>Chamaemelum praecox</i> (M. B.) Vis.					
Вегетативная	31/III—3/IV	4	10,2	35,6	3,8
Бутонизация	3/IV—3/V	31	11,3	38,5	3,8
Цветение . . .	17/IV—11/V	25	14,9	33,2	3,8
Плодоношение	4/V—28/V	25	17,7	21,4	5,6

* Для характеристики температурного режима необходимо брать не только среднюю температуру воздуха, но также температуру воздуха в начале и конце каждой фенофазы и сумму температур за тот или иной период развития растения. Полученные данные также следует включить в эту таблицу.

** В корнеобитаемой толще почвы.

Период цветения и плодоношения эфемеров

Цветение				Плодоношение			
начало		конец		начало		конец	
дата	температура, °C	дата	температура, °C	дата	температура, °C	дата	температура, °C
<i>Раннецветущие</i>							
28/III— 28/IV	9	12/IV— 5/V	15	30/III— 1/V	12	28/IV— 30/V	18
<i>Позднецветущие</i>							
20/IV— 15/V	15	1/V— 1/VI	18	1/V— 24/V	16	20/V— 18/VI	23

духа при цветении (11°) и плодоношения (11,7°) соответствуют аналогичным показателям первой группы, вследствие чего данный вид следует отнести к раннецветущим видам. Сроки цветения (30/III—9/V) и плодоношения (6/V—8/VI) у *Aegilops squarrosa* L., а также температура воздуха при цветении (15,8°) и плодоношении (19,6°) соответствуют аналогичным показателям второй группы и этот вид следует отнести к поздневесеннецветущим видам.

Необходимо отметить, что анализ сроков наступления тех или иных фенофаз, проведенный вышеуказанным способом, более точен, чем простое сравнение дат, и позволяет приурочить сроки цветения вида к определенным температурам воздуха.

Чтобы выявить зависимость наступления фенофаз от влажности почвы (доступной растениям влаги), концентрации почвенного раствора, кислотности почвы, содержания в ней гумуса и других факторов среды, фенологический анализ следует продолжить. Приведем два примера такого анализа из имеющегося у нас материала. Пример первый — анализ смен фенофаз у видов растений в зависимости от температуры воздуха и влажности почвы. Такую связь мы назвали гидротермофенологической (Бейдеман, 1960). Методика анализа та же, которая применялась при выявлении связи между сроками цветения и плодоношения видов и температурой воздуха (см. табл. 4). Для каждой фазы строится особый график, где по горизонтальной оси откладывается температура воздуха, а по вертикальной — доступная растениям влага (в миллиметрах) в корнеобитаемой толще. На этом графике точками отмечают места пересечения линий температуры и влажности почвы, при которых протекает данная фенофаза у различных видов (рис. 7, а, б). Результаты анализа показаны в табл. 5. Из таблицы видно, что при близких грациях температуры воздуха, неизменно повышающейся от вегетативной фазы к плодоношению, коли-

чество почвенной влаги в это же время при разных типах гидротермофенологической связи меняется. Тип гидротермофенологической связи устанавливается по зависимости наступления той или иной фенофазы у растений от температуры воздуха и влажности почвы.

При первом же типе связей количество почвенной влаги остается почти неизменным; при втором — несколько увеличивается, а при третьем он резко уменьшается от вегетации

Таблица 5

Группы эфемеров, выделенные по типам гидротермофенологической связи

Фенофаза	Температура воздуха, °С	Влажность почвы, мм
<i>Первый</i>		
Вегетативная	9—11	35—42
Цветение .	11—18	42—55
Плодоношение	14—21	39—55
<i>Второй</i>		
Вегетативная	10—11	22—32
Цветение .	9—15	28—42
Плодоношение	13—22	17—40
<i>Третий</i>		
Вегетативная	3—9	17—21
Цветение .	13—16	7—17
Плодоношение	15—20	1—12

к плодоношению. Сравнение показателей температуры воздуха и влажности почвы у разных видов растений (см. табл. 3 и 5) позволяет, как и в первом случае, выделить группы видов с различными типами гидротермофенологической связи между наступлением фенофазы, количеством доступной влаги в почве и средней температурой воздуха. Характерно, что один и тот же вид в разных условиях среды имеет различные типы связи.

Рассмотрим те же два вида растений, что и в предыдущем случае — *Aegilops squarrosa* L. и *Alopecurus myosuroides* Huds. Для первого характерны два типа связи — наступление фенофаз в зависимости от температуры воздуха и от содержания влаги в почве (табл. 6). На участке 2 с луговыми почвами этот вид растет в условиях сильного увлажнения и имеет гидротермофенологическую связь первого типа (количество доступной влаги максимальное). На участках 9, 10 и 14 он произрастает на более сухих, находящихся в процессе становления зональных ксероморфных почвах, и имеет ту же связь, но уже второго типа (количество доступной влаги меньше, чем в первом случае). *Alopecurus myosuroides* Huds. произрастал на трех участках почвы которых луговые, с достаточным увлажнением. Гидротермофенологическая связь на всех участках — первого типа. Виды эфемеров, изученные с помощью вышеописанного метода

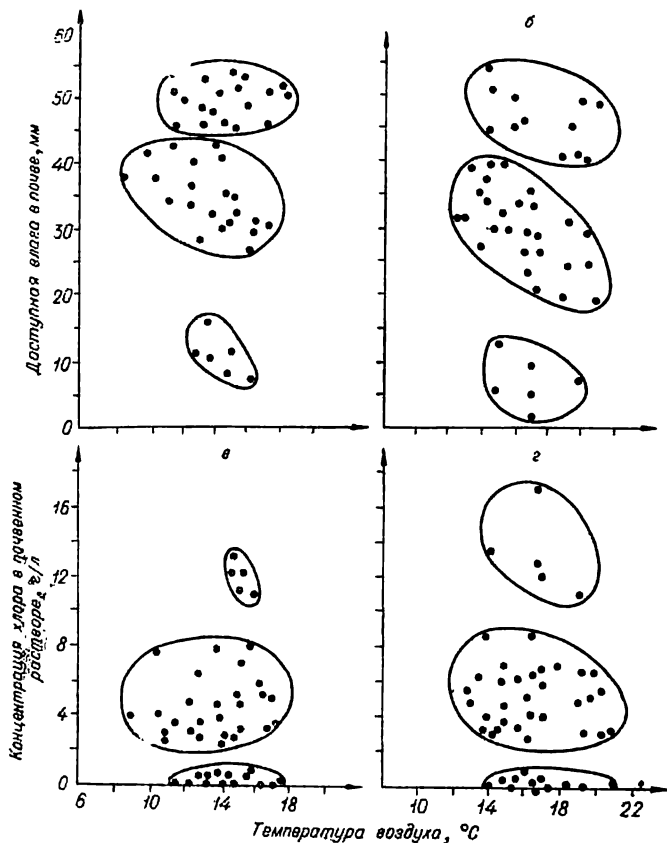


Рис. 7. Зависимость цветения и плодоношения некоторых видов эфемеров от условий внешней среды (Закавказье, Кура-Араксинская низменность, ориг).

Гидротермофенологические связи: а — цветение, б — плодоношение; галотермофенологические связи: в — цветение, г — плодоношение. Точками обозначены разные виды.

имеют разнообразные типы гидротермофенологической связи, варьирующие как у одного вида в определенных пределах, так и от вида к виду.

Второй пример — анализ зависимости смен фенофаз у видов от температуры воздуха и концентрации хлора в почвенном растворе. Такой тип связи мы называем галотермофенологическим (Бейдеман, 1960). Методика анализа та же. На графиках, строящихся для каждой фенофазы отдельно, по горизонтальной оси откладывается средняя (за период протекания фенофазы) температура воздуха, а по вертикальной — концентрация хлора в растворе на корнеобитаемую толщу почвы. Места пересечения линий температуры воздуха и концентрации хлора в почве, при которых протекает данная фенофаза у различных видов, отмечают точками (см. рис. 7, в, г). Результаты анализа при-

Таблица

Эколого-фенологические показатели для некоторых видов эфемеров Кура-Араксинской низменности Закавказья

Фенофазы	Дата	Продолжительность фазы, дни	Температура воздуха, °С	Влажность почвы, мм	Концентрация хлора в растворе, г/л
1	2	3	4	5	6

Aegilops squarrosa L.

Участок 2. Луговые почвы темные

Вегетативная	28/III—19/IV	23	11,7	45,8	3,4
Бутонизация	19/IV—30/IV	12	12,4	54,7	3,4
Цветение . . .	30/IV—9/V	10	15,8	54,7	3,4
Плодоношение	6/V—8/VI	34	19,6	45,2	5,6

Участок 9. Луговые почвы светлые

Вегетативная	28/III—30/IV	33	11,9	20,0	4,8
Бутонизация	30/IV—8/V	9	15,8	33,9	6,3
Цветение . . .	8/V—13/V	6	17,8	33,9	4,8
Плодоношение	13/V—21/V	9	18,2	36,8	4,8

Участок 10. Луговые почвы светлые

Вегетативная	30/III—17/IV	17	10,8	22,0	4,9
Бутонизация	17/IV—29/IV	13	11,9	22,0	3,3
Цветение . . .	29/IV—10/V	12	15,9	35,5	4,9
Плодоношение	10/V—24/V	15	17,7	24,6	6,5

Участок 14. Луговые почвы, переходные к ксероморфным, зональным

Вегетативная	28/III—17/IV	21	10,3	23,5	5,8
Бутонизация .	17/IV—27/IV	11	11,4	21,3	5,8
Цветение . . .	27/IV—8/V	13	14,2	24,9	5,6
Плодоношение .	8/V—24/V	17	17,5	23,0	5,3

Alopecurus myosuroides Huds.

Участок 2. Луговые почвы темные

Вегетативная	—	—	—	—	—
Бутонизация .	—	—	—	—	—
Цветение . . .	28/III—6/V	40	11,7	54,3	3,4
Плодоношение	16/IV—17/V	32	14,3	50,5	4,5

Участок 8. Луговые почвы темные

Вегетативная	—	—	—	—	—
Бутонизация .	—	—	—	—	—
Цветение . . .	28/III—30/IV	34	11,0	34,2	0,35
Плодоношение	17/IV—13/V	27	14,3	34,2	0,35

Участок 1. Луговые почвы темные

Вегетативная	28/III—16/IV	19	10,7	30,9	5,8
Бутонизация .	16/IV—18/IV	3	11,4	30,9	5,8
Цветение . . .	18/IV—6/V	27	13,3	40,4	5,8
Плодоношение	6/V—17/V	9	11,9	53,5	5,8

1	2	3	4	5	6
<i>Eremopyrum orientale</i> (L.) J. et Spach.					
Участок 10. Луговые почвы светлые					
Вегетативная	28/III—19/IV	23	10,4	22,0	4,9
Бутонизация .	19/IV—26/IV	8	10,9	22,0	4,9
Цветение . . .	26/IV—12/V	18	15,8	35,5	4,9
Плодоношение .	12/V—24/V	13	17,6	24,6	6,5
Участок 13. Ксероморфные почвы, неполно развитые, зональные					
Вегетативная	29/III—20/IV	24	10,5	25,5	3,1
Бутонизация	20/IV—3/V	14	13,2	35,1	7,6
Цветение . . .	3/V—10/V	8	15,5	16,1	12,1
Плодоношение	10/V—20/V	11	17,0	9,1	12,2

Примечание. Средняя температура воздуха, влажность почвы и концентрация хлора в почвенном растворе для корнеобитаемой толщи почвы указаны за период протекания той или иной фенофазы.

ведены в табл. 7. Из таблицы видно, что от вегетативной фазы к плодоношению повышается как температура воздуха, так и концентрация хлора в почвенном растворе. При этом абсолютная величина концентрации хлора в почвенном растворе разная в трех типах связи. В первом типе она максимальная, во втором — меньше, в третьем — минимальная. Сравнение температуры воздуха и концентрации хлора в почвенном растворе для некоторых видов (см. табл. 3, 7) позволяет выделить группы видов с различной зависимостью наступления фенофаз от концентрации хлора в почвенном растворе и температуры воздуха, причем один и тот же вид, произрастая в неодинаковых условиях, имеет различные типы галотермофенологической связи.

Для подтверждения этого рассмотрим показатели некоторых видов, например *Aegilops squarrosa* L. и *Eremopyrum orientale* (L.) J. et Spach. (см. табл. 3, 6, 7). Галотермофенологическая связь у *Aegilops squarrosa* L. второго типа. *E. orientale* (L.) J. et Spach. в различных местообитаниях поддерживает разные концентрации хлора в растворе. Этот вид произрастает в несколько иных условиях, чем *Aegilops squarrosa* L. (на более засоленных почвах), и зависимость наступления у него фенофаз от темпера-

Таблица 7
Группы эфемеров, выделенные по типам галотермофенологической связи

Фенофаза	Экологические факторы	
	температура, °C	концентрация хлора, г/л
<i>Первый</i>		
Вегетативная .	3—9	3—8
Цветение . . .	13—16	11—13
Плодоношение	15—20	11—17
<i>Второй</i>		
Вегетативная	9—11	2—6
Цветение . . .	11—18	3—8
Плодоношение	14—21	3—9
<i>Третий</i>		
Вегетативная .	9—11	0,79—1
Цветение . . .	11—18	0,79—1
Плодоношение	14—21	1—2

туры воздуха и концентрации хлора в растворе в одном месте обитании осуществляется по первому типу, а в другом — по второму.

Чтобы окончательно уяснить фенэкологическую амплитуду каждого вида, составляется фенэкологическая схема (табл. 8) в которую помещаются данные, полученные в предыдущем первичном анализе материала. По вертикальной оси этой схемы откладываются показатели трех типов гидротермофенологической связи, а по горизонтальной — соответственно трех галотермофенологической. Получается сетка из 9 квадратов. Каждый квадрат отражает, с одной стороны, определенные связи между наступлением фенофазы у вида, температурой воздуха и влажностью почвы в этот период; с другой — аналогичные связи между наступлением фенофазы, температурой воздуха и концентрацией хлора в растворе в это время. Так, первый квадрат свидетельствует о высокой влажности почвы и высокой концентрации хлора в растворе, увеличивающейся по фазам развития видов. Второй квадрат показывает такую же влажность почвы, но меньшую концентрацию хлора в растворе, которая, однако, увеличивается от вегетативной фазы к плодоношению. Третий квадрат характеризует наибольшую влажность почвы и наименьшую концентрацию хлора в растворе. Концентрацию хлора в растворе, одинаково изменяющуюся по фазам развития растений, можно проследить по каждому вертикальному ряду квадратов из трех, находящихся в схеме. Влажность почвы, одинаково изменяющаяся по фазам развития растений, показана в каждом горизонтальном ряду из трех, находящихся в схеме. Таким образом, изменение концентрации хлора в растворе видно из горизонтальных рядов квадратов, а влажность почвы — из вертикальных. Температура воздуха закономерно увеличивается по фазам развития, возрастая от вегетации к плодоношению.

Границы температурных показателей разных типов гидротермофенологической и галотермофенологической связей всегда совпадают, однако почти во всех случаях перекрывают друг друга. Температурные градации для вегетативной фазы типов галотермофенологической связи первого квадрата шире, чем для той же фазы в первом и четвертом квадратах типа гидротермофенологической связи. Это объясняется тем, что некоторые наблюдения проведены в конце зимы — начале весны, когда была низкая температура воздуха.

После рассмотрения факторов среды, в которой произрастает вид, он может быть помещен на определенное место в данной схеме. Причем одни виды располагаются в нескольких квадратах, а другие — строго приурочены к одному. В качестве примера рассмотрим распределение видов эфемеров в этой схеме. Например, *Alopecurus myosuroides* Huds. поместился в двух соседних квадратах (2-м и 3-м). Для него характерно прохождение фенофаз при максимальной почвенной влажности, при

Группы по типам гидротермфенологической связи		Фенофазы	
первая	вторая	третья	
9-11 11-18 14-21* 21-22 22-23 23-24* вегетационная вегетационная вегетационная нецветущая нецветущая нецветущая	11-13 13-16 16-19 13-14 14-17 17-20 вегетационная вегетационная вегетационная нецветущая нецветущая нецветущая	15-20 20-23 23-26 17-18 18-21 21-24 вегетационная вегетационная вегетационная нецветущая нецветущая нецветущая	9-11 11-18 14-21* 21-22 22-23 23-24* вегетационная вегетационная вегетационная нецветущая нецветущая нецветущая
Фенофазы			
первая	вторая	третья	
Группы по типам галотермфенологической связи			
*** Концентрация хлора в почвенном растворе, г/л.			
** Запас почвенной влаги, мм.			
* Температура воздуха, °С.			

Кв. 7	Кв. 8	Кв. 9
<i>Splenopus divaricatus</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Zerna rubens</i> <i>Filago spiculata</i> , <i>Medicago minima</i> , <i>Eremopyrum orientale</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Astragalus hamosus</i> , <i>Hordeum leporinum</i> , <i>Bromus japonicus</i>	<i>Poa bulbosa</i> , <i>Hordeum leporinum</i> , <i>Bromus japonicus</i>	<i>Chamaemelum praecox</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Bromus japonicus</i>

Кв. 4	Кв. 5	Кв. 6
<i>Chamaemelum praecox</i> , <i>Arabidopsis pumila</i> , <i>Bromus japonicus</i> , <i>Coelenteria phleoides</i>	<i>Hordeum leporinum</i> , <i>Aegilops squarrosa</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>Arabidopsis pumila</i> , <i>Medicago minima</i> , <i>Veronica polita</i> , <i>Chamaemelum praecox</i> , <i>Coelenteria phleoides</i> , <i>Bromus japonicus</i> , <i>Poa bulbosa</i>	<i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Veronica polita</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Lamium amplexicaule</i> , <i>Bromus japonicus</i>

Кв. 1	Кв. 2	Кв. 3
<i>Bromus japonicus</i>	<i>Aegilops squarrosa</i> , <i>Senecio vernalis</i> , <i>Caucalis daucoides</i> , <i>Malvastrum transcaucasicum</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Lepidium perfoliatum</i> , <i>Veronica polita</i> , <i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Bromus japonicus</i>	<i>Alopecurus myosuroides</i> , <i>Veronica polita</i> , <i>Erodium cicutarium</i> , <i>Lamium amplexicaule</i> , <i>Bromus japonicus</i>

Кв. 1	Кв. 2	Кв. 3
3-9 13-16 15-20 3-8 11-13 11-17 вегетационная вегетационная вегетационная нецветущая нецветущая нецветущая	9-11 11-18 14-21 2-6 3-8 3-9 вегетационная вегетационная вегетационная нецветущая нецветущая нецветущая	9-11 11-18 14-21* 0,79-1 0,79-1 1-2*** вегетационная вегетационная вегетационная нецветущая нецветущая нецветущая

Фенофазы		
первая	вторая	третья

температуре воздуха, увеличивающейся от вегетативной фазы к плодоношению и при несколько разнящейся концентрации хлора в растворе (средней и минимальной из трех типов связи). *Aegilops squarrosa* L. расположился в двух квадратах (2 и 5-м) с одинаковой средней концентрацией хлора в почвенном растворе, несколько увеличивающейся от вегетативной фазы к плодоношению. Величина доступной растениям влаги неодинакова и изменяется от максимальной (во 2-м квадрате) средней (в 5-м квадрате). Третье из рассмотренных нами растений — *Eremopyrum orientale* (L.) J. et Spach. — найдется также в двух соседних квадратах (7-м и 8-м), оно характеризуется прохождением фенофаз при минимальных (возможных) запасах влаги в почве, резко уменьшающихся к плодоношению, и при двух градациях (максимальной и средней) концентрации хлора в почвенном растворе и температуру воздуха, также увеличивающихся к плодоношению. Как видно из анализа вышеуказанных трех видов, эколого-фенологические показатели у них различны, и виды в схеме располагаются в квадратах, характеризующих разные феноэкологические связи.

Рассмотрение всех видов, вписанных в схему, дает возможность сделать ряд выводов: 1) в крайних условиях существования (квадраты 1, 3, 4, 6, 7, 9), т. е. при сухой почве с высокой концентрацией хлора, а также при малой концентрации хлора в сухой почве и при очень влажной почве с высокой концентрацией хлора, живет небольшое количество видов; в средних условиях (квадраты 2, 5, 8) произрастает основная масса видов при разных комбинациях экологических показателей; 2) у некоторых видов, находящихся в разных местообитаниях, фенофазы протекают при разном напряжении экологических факторов; 3) у одних видов феноэкологические связи сильно варьируют, например у *Bromus japonicus* Thunb., тогда как у других соответствуют строго одной комбинации взаимосвязей, например у *Filago spathulata* (J. et C.) Presl. (квадрат 8). Однако феноэкологическая амплитуда у большинства видов ограничена, и, как правило, их распространение обусловлено каким-либо одним фактором: или влажностью почвы, на фоне которой варьирует концентрация хлора в растворе, или, наоборот, стабильной концентрацией хлора при меняющейся влажности почвы.

На приведенных примерах мы разобрали феноэкологические связи только одной жизненной формы — эфемеров. Исследование различных жизненных форм и экологических групп растений всех зонах Советского Союза таким же методом приведет к установлению важных феноэкологических закономерностей. Так, виды, произрастающие на севере, имеют свои закономерности, зависящие от конкретных факторов среды; закономерности развития видов в средней части Советского Союза обусловлены уже другими факторами, а виды, произрастающие на юге, по-видимому, также имеют характерные особенности развития. Однако основные закономерности могут сохраняться и в разных условиях.

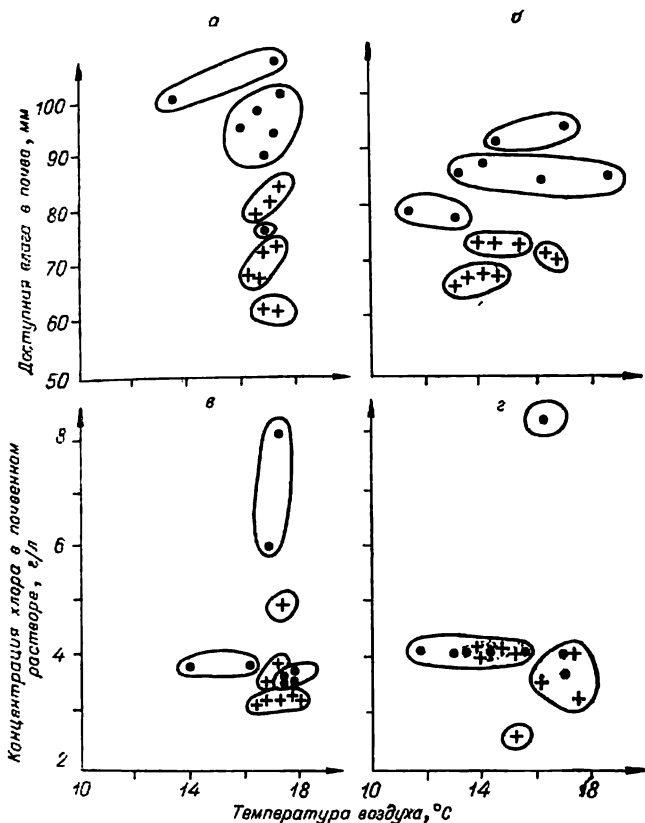


Рис. 8. Зависимость цветения и плодоношения разных видов волоснецового луга от условий внешней среды (Бурятская АССР, по Рампиловой, 1963).

а, б — гидротермофенологические связи: а — цветение; б — плодоношение; в, г — галотермофенологические связи: в — цветение; г — плодоношение. Точки (1-й вариант опыта) и крестики (2-й вариант опыта) обозначают разные виды.

среды. Так, М. А. Рампилова (1963), изучая сезонный ритм развития растений волоснецового луга, провела в Бурятии, согласно нашему методу, феноэкологический анализ видов, составляющих волоснецовый луг. Приводим табл. 9 и 10 и рисунок (рис. 8) из работы этого автора, в которых рассматриваются гидротермо- и галотермофенологические связи между группами видов, развивающихся в сходных условиях температуры воздуха, влажности почвы и содержания в ней солей по фазам развития растений. Автор выделяет три группы, достаточно четко отграничивающиеся друг от друга. В конце работы М. А. Рампилова помещает феноэкологическую схему для групп растений волоснецового луга и приходит к заключению, что эколого-фенологические показатели растений волоснецового луга ограничены различными условиями температуры воздуха, влажности почвы.

Таблица 9
Фенофазы у растений на волосянцевом лугу и изменение факторов среды за вегетационный сезон 1962 г. (по Рампиловой, 1963)

Географический пункт: Бурятская АССР, Кяхтинский район, солончаковый луг в Загустайской долине, ботанический полустационар отдела биологии БКНИИ СО АН СССР

Фенофаза	Дата	Продолжительность фаз, дн	Температура, °С		Относительная влажность воздуха, %	Температура почвы (°С) на глубине, см		Влажность почвы (%) на глубине, см		Поглощенный азот в корневом горизонте, мг на 100 г почвы	Поглощенный фосфор, мг на 100 г почвы	Концентрация воднорастворимых солей в почве, %	
			на высоте от поверхности почвы	на высоте от поверхности почвы		0—40	40—100	0—20	20—30			хлор	сера
Бескильница тонкоцветная													
Без удобрений Вегетативная Бутонизация Цветение . . . Плодоношение . . . С удобрениями: навоз 60 т/га + +N ₅₀ P ₃₀	24/IV—10/VII	48	15,7	16,1	65,4	12,8	7,7	42,30	41,01	—	—	0,63	—
	10/VII—15/VII	6	17,3	18,5	77,1	16,5	12,2	57,80	44,23	—	—	0,35	—
	15/VII—5/VIII	22	17,3	17,9	78,9	18,8	13,6	53,87	41,13	—	—	0,35	—
	5/VIII—30/VIII	26	14,6	15,3	71,3	16,0	14,2	47,74	42,57	—	—	0,41	—
Вегетативная Бутонизация Цветение . . . Плодоношение . . .	24/IV—5/VII	43	15,1	15,4	63,8	12,8	7,0	37,25	28,17	—	—	0,34	—
	5/VII—15/VII	11	16,5	17,1	71,5	15,9	11,3	42,18	31,82	—	—	0,32	—
	16/VII—5/VIII	22	17,3	18,0	78,9	17,6	13,5	48,00	36,64	—	—	0,32	—
	5/VIII—30/VIII	26	14,6	15,4	71,3	16,1	13,6	44,58	34,63	—	—	0,41	—
Волоснец Пабо													
Без удобрений Вегетативная Бутонизация Цветение . . . Плодоношение . . . С удобрениями: навоз 60 т/га + +N ₅₀ P ₃₀	24/IV—19/VI	27	13,9	13,8	62,4	10,6	4,8	35,55	40,73	5,8	108,4	0,59	1,75
	19/VI—5/VII	17	16,3	17,4	69,0	15,3	9,5	45,68	41,65	3,0	116,8	0,83	1,79
	5/VII—25/VII	21	17,1	18,4	71,6	16,5	11,0	51,98	39,37	2,6	122,1	0,36	1,79
	25/VII—30/VIII	37	15,5	16,6	72,7	16,7	13,7	48,02	39,62	1,9	96,4	0,41	1,64
Вегетативная	24/IV—19/VI	27	13,8	13,8	62,4	10,6	4,8	34,94	26,45	2,7	64,3	0,37	1,91

и концентрации хлора. В крайних условиях гидро- и галотермо-фенологических связей существует малое количество видов растений. Преобладающее число их находится в средних условиях. Установлено, что у большинства видов эколого-фенологические амплитуды не ограничены и их распространение обусловлено не одним фактором, а различными комбинациями экологических показателей.

З. Г. Ганецкая (1960) провела такой же анализ основных видов растений, произрастающих в каменистых степях гор Кокшетау в Казахстане. Феноэкологическая схема, построенная по тому же типу, что и наша, позволила З. Г. Ганецкой прийти к заключению, что разные виды обладают не одинаковой экологической пластичностью. Наименьшее количество видов растений в схеме вошло в группы, характеризующиеся крайними условиями существования: высокой температурой воздуха при минимальном запасе влаги в почве и пониженной температурой при максимальной влажности почвы. Наиболее многочисленными по видовому составу являются группы, характеризующиеся умеренной температурой и достаточной влажностью почвы. Одни виды в разных сообществах проходят фенологические фазы при одинаковых показателях среды, другие, более пластичные по экологии, в разных сообществах проходят жизненный цикл при несколько различающихся условиях. Как видно, применяя метод обработки собранного материала путем сопоставления фенологических фаз развития растений с факторами среды, авторы, изучавшие в совершенно различных географических районах (Бурятия, Казахстан, Кавказ) разные типы растительности (луг, степь, пустыня), приходят к почти аналогичным теоретическим положениям. А. Марчелло (Marcello, 1965—1966a) говорит, что способность живых организмов следовать ритмическому изменению внешней среды определяет потенциал выживания вида. Она может быть пассивной, полностью определяемой внешними агентами, или активной, основанной на спонтанной системе с собственным периодом. А. Марчелло предлагает изображать, «идеальный континент биологических ритмов» равнобедренным треугольником, где по основанию возрастает солнечная радиация, а по высоте — доступная влага. Внутри этой фигуры распределяются все виды растений и растительные сообщества соответственно их экологии и ритмике. По существу, мысль А. Марчелло перекликается по замыслу с предложенной нами феноэкологической схемой.

Изучение этих закономерностей почти не начато, и для исследователей здесь имеется большое поле деятельности.

Как уже отмечалось, сезонные морфологические изменения в растениях связаны со сменой протекающих в них физиологических процессов (Куперман, 1960), а также с сезонными изменениями среды, в которых они обитают. Смена фаз и изменения интенсивности транспирации у различных видов растений в течение вегетационного периода при идентичных

Фенолого-экологическая схема для группы растений волоснецового луга (по Рампиловой, 1963)

Группы по типам гидротермофенологической связи		Фенофазы	
третья		вторая	
плодоношение	11,7—13,3* 78—79*	плодоношение	16,2—17,6 93—100
цветение	17 70—75	плодоношение	13,2—18,8 84—87
вегетивная	11,8—15,1 70—75	плодоношение	13,2—18,8 84—87
Кв. 7		Кв. 4	
Горькуша солончаковая, ползунок русский, одуванчик двухцветковый		Горькуша солончаковая, ползунок русский, одуванчик двухцветковый, ситник Введенского	
Кв. 8		Кв. 5	
Горькуша солончаковая, волоснец Пабо, ползунок русский, одуванчик двухцветковый, гречиха сибирская		Горькуша солончаковая, волоснец Пабо, ползунок русский, одуванчик двухцветковый, бескильница тонкоцветная, сведа морская	
Кв. 9		Кв. 6	
Гречиха сибирская		Волоснец Пабо, бескильница тонкоцветная, сведа морская, ситник Введенского	

Ситник Введенского		Бескильница гречиха сибирская		Бескильница тонкоцветная, гречиха сибирская		Бескильница тонкоцветная, гречиха сибирская	
Кв. 1		Кв. 2		Кв. 3		Кв. 3	
17,3	13,7-17,3	16,3	11,8-17,3	17,2-17,9	17,3	17,1-17,6	11,3-15,5*
92,0	100-106	8,3	5,9-6,3	3,8-4,1	3,6	3,5-3,6	4,1***
15,7-17,3	14,6-17,2	цветение	вегетативная	плодоношение	вегетативная	цветение	плодоношение
79-84	92-94	16,8-17,0	11,8-17,3	17,2-17,9	17,3	17,1-17,6	11,3-15,5*
вегетивная	плодоношение	5,9-8,0	5,9-6,3	3,8	3,6	3,5-3,6	4,1***
первая	первая	цветение	вегетативная	цветение	вегетативная	цветение	плодоношение
Фенофазы							
первая		вторая		третья		третья	
Группы по типам галотермофенологической связи							

* Температура воздуха, °С.

** Запас почвенной влаги, мм.

* Концентрация хлора в почвенном растворе, г/л.

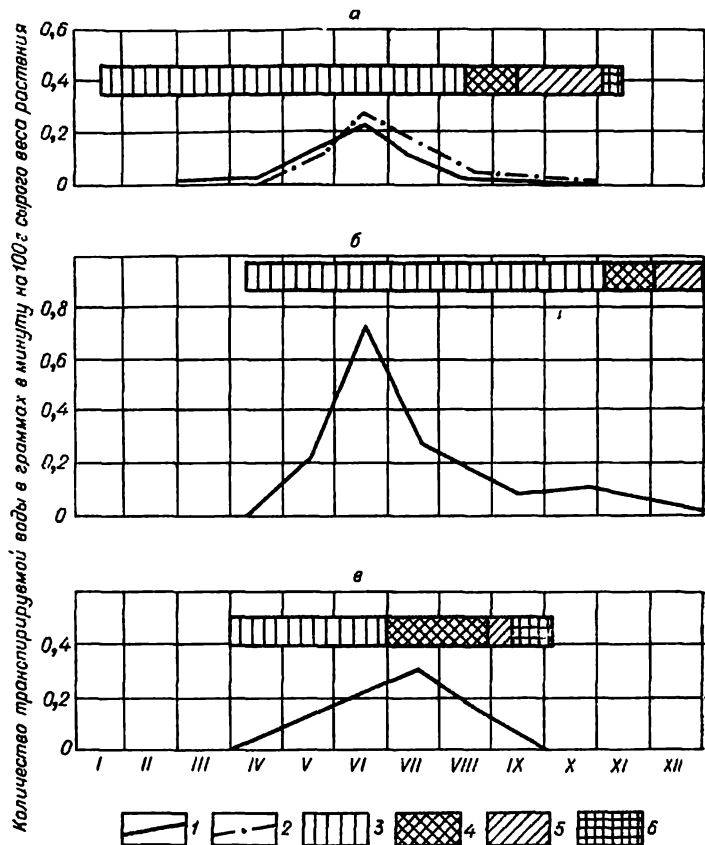


Рис. 9. Фазы вегетации (феноспектр) и ход интенсивности транспирации некоторых растений в Кура-Араксинской низменности в Закавказье (по Бейдеман, 1954).

а — *Salsola crassa* M. B. (1) и *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bg. (2) (феноспектр общий для обоих видов); б — *Artemisia fragrans* Willd. в — *Suaeda altissima* (L.) Pall.: 3 — фаза вегетативная; 4 — фаза цветения; 5 — фаза плодоношения; 6 — фаза отмирания (у многолетних растений только надземных частей).

условиях среды подчиняются одной и той же закономерности. Так, три изученных нами растения: *Salsola crassa* M. B., *Petrosimonia brachiata* (Pall.) Bge. и *Artemisia fragrans* Willd. при одинаковых климатических условиях (произрастание в одном географическом пункте и при одинаковом иссушении почвы в корнеобитаемом слое в жаркие летние месяцы) имеют одинаковый характер смен фенофаз и изменения интенсивности транспирации (рис. 9), которая резко уменьшается с середины июня, и тогда наступает цветение. Четвертое растение — *Suaeda altissima* (L.) Pall. — при тех же климатических условиях, при ином режиме влажности почвы, достаточном и постоянном в корнеобитаемом слое в течение периода его вегетации, имеет

максимальные величины интенсивности транспирации в июле, при наибольшей температуре воздуха. В отличие от предыдущих трех видов *Suaeda altissima* (L.) Pall. цветет в момент максимальной интенсивности транспирации. Таким образом, при перемене режима влажности почвы наступление фенофаз и изменение интенсивности транспирации наблюдается у растений в разные периоды их вегетации.

Фенологические карты

Наступление фенофаз у одних и тех же видов растений на широких просторах нашей Родины происходит не одновременно. Это, как уже указывалось, тесно связано с климатической зональностью, но зависит и от орографии местности, высоты над уровнем моря, экспозиции склона и т. д.

Наблюдения, проведенные в географическом ландшафте разных зон и в разных рельефных условиях — на равнинах и в горах, дают возможность сравнить их результаты. Нанеся даты наступления фенофаз на географическую карту, получим карту фенологическую. Район, предназначенный для картирования, покрывается сетью пунктов (или используют уже имеющиеся пункты), на которых по единой методике, в одни и те же сроки и над одними и теми же растениями производятся фенологические наблюдения. На основе собранных материалов получают фенологические карты разного содержания, в зависимости от поставленной задачи (наступления фенологической весны, лета, сельскохозяйственных работ и т. д.), показывающие либо поступательное движение сезонных явлений по территории, либо длительность этих явлений природы. На карте проводятся линии (изофены), соединяющие даты начала фаз. Интервал при проведении линий принимается равным 5—10 дням. С помощью изофен выявляются территории, где данная фаза наступила в одно и то же время.

Впервые подобную карту наступления весны в Средней Европе составил немецкий ученый Г. Гофман (Hoffman, 1881). Он поместил на ней не реальные сроки наступления весны, а отнесенные к датам г. Дормштата (Гессена).

Одновременно с Г. Гофманом, А. Анго (Angot, 1882, 1892), К. Вименауером (Wimmenauer, 1897) крупный ученый Е. Инэ (Inne, 1885, 1889, 1905, 1916, 1922, 1925, 1927) опубликовал много работ по фенологии вообще и особое внимание уделил сопоставлению фенофаз с температурой воздуха (сумм температур), фенокартированию и ряду методических вопросов. Некоторые работы он опубликовал совместно с Г. Гофманом (Inne, Hoffman, 1884). Е. Инэ (Inne, 1905) пытался установить эмпирическую формулу, по которой можно было бы находить по заданной широте и долготе соответствующую изофену весны. По его данным, при увеличении широты на 1° (111 км) зацветание за-

паздывает на 3 дня, а увеличение долготы на 111 км при той же широте вызывает опоздание на 0,9 дня. По сравнению с Г. Гофманом, который наносил на карты относительные даты фенологических явлений, Е. Инэ сделал шаг вперед, помещая на карты фактические календарные даты. Особый интерес представили его фенологические карты сельскохозяйственных работ (сбор зерновых) и наступления весны. Они привлекли к себе внимание не только метеорологов и ботаников, но и агрономов.

Ф. Шнелле (Schnelle, 1960) в своей работе указывает, что в Германии после Е. Инэ были созданы фенологические карты того же направления многими учеными (Schrepfer, 1922; Hiltner 1926; Hägle, 1938; и др.).

Первая фенологическая карта хода созревания хлебов в России была составлена В. И. Ковалевским (1884), но в отличие от Г. Гофмана он наносил на карты средние многолетние данные для отдельных губерний. Д. Н. Кайгородов (1907, 1917) впервые в России стал наносить на карту изофены. Отыскав для каждого наблюдательного пункта долготу и широту, он помещал эти пункты на карту России, разделенную им на четырехугольники в 5° долготы и $2,5^\circ$ широты каждый, затем по этим четырехугольникам разносил фенодаты наблюдений для отмеченных пунктов. Вычислив для каждого четырехугольника среднюю арифметическую дату с точностью до 0,1, он вписывал ее в центр. Пользуясь этими цифровыми данными, наложенными на карту в виде сети, Д. Н. Кайгородов вычерчивал изофены, называя их «изохронами». Такой метод составления фенологических карт схематичен и применим для больших пространств.

Новый принцип в фенологическом картографировании, основанный на отклонениях от нормы, предложил Н. П. Смирнов (1925а). Он обратил внимание на то, что отклонение действительных дат от средних в наступлении фаз развития проявляется у всей совокупности растительных организмов и колеблется из года в год таким образом, что отступление от многолетней средней равняется 21 дню. Однако для каждого года и определенного пункта размеры колебаний в сроках наступления различных явлений гораздо меньше. Например, для бывшего Быховского уезда Могилевской губернии даты большинства явлений отклонялись от нормы не более как на ± 6 дней. Н. П. Смирнов назвал свой метод методом аномалий. Годовыми феноаномалиями автор считает отступление хода периодических явлений от многолетней средней. Нанося на карты годовые феноаномалии, можно видеть, что на территории Европы выделяются очень обширные области. Причем для одних областей характерны ускоренные по отношению к среднему времени сроки наступления периодических явлений (области экспрессии); для других — замедленные (области депрессии). Границы между этими областями — медианы — ложатся по определенным направлениям и образуют круги с центрами в определенных пунктах. Этим центром намечается четыре.

За послевоенный период фенологические карты появились в разных странах, тематика их становится шире, а количество возрастает (Schnelle, 1952, 1953; Schnelle, Witterstein, 1952, 1955, 1964; Rosenkranz, 1940; и др.). Они включаются в основном в атласы природы. Много подобных карт опубликовано в немецких климатических атласах. Есть такие атласы и в СССР. Г. А. Дуров (1966), Г. С. Малышева (1968) и Г. Э. Шульц (1970а) особо отмечают фенологические карты в «Атласе Армянской ССР» (1961) и «Атласе Грузинской ССР» (1964).

Необходимость в дальнейшей разработке методики фенологического картографирования возрастает, и многие исследователи ею занимаются — F. Schnelle (1952, 1953, 1955, 1961, 1965, 1966); S. Uhlig (1952, 1953); M. Kurpelova (1965).

В СССР в этом направлении работают и многого уже достигли В. А. Батманов (1957, 1960б, 1962в, 1966), Н. И. Гук (1957), Ю. П. Гвоздик и Ю. П. Михайлов (1965), Р. С. Мкртчян (1966), Н. Г. Харин (1966а, б), Г. Э. Шульц и С. Д. Харина (1966).

Все работы методического характера по составлению фенологических карт сосредоточены в основном во Всесоюзном географическом обществе СССР, где сотрудниками Е. В. Бессоновой (1960, 1966), Г. С. Малышевой (1964а — в, 1965а, б, 1968), В. Н. Наугольной (1967); С. В. Щеголевой (1967) под руководством Г. Э. Шульца проведен ряд методических поисков для карт. Серии фенологических карт помещены в научно-справочные краеведческие и учебные атласы Украинской ССР, Ленинградской, Псковской, Мурманской, Архангельской и Тюменской областей. «Атлас Ленинградской области» и «Атлас Псковской области» опубликованы соответственно в 1967, 1969 гг.; остальные находятся в печати (Шульц, 1970а). Издано ценное руководство по составлению фитофенологических карт Г. С. Малышевой (1968), в котором подробно излагаются методы построения карт, названных автором фитофенологическими в отличие от зоофенологических и карт сезонных явлений природы.

Фенологические карты для какой-либо местности, области, района не должны составляться в отрыве от остальных явлений природы. При сопоставлении их с картами рельефа, почв, растительности, глубины залегания и минерализации грунтовых вод, атмосферных явлений (температура, влажность воздуха) выявляются закономерности в протекании периодических явлений в косной и живой материи. В таком случае фенологическая карта служит индикатором сезонного развития природы, и сопоставление ее с другими картами природных явлений может быть одним из приемов эколого-географического анализа. С другой стороны, как уже отмечалось, карта служит средством выявления зависимостей между физиологическими процессами, происходящими в растениях, а также пособием для установления сроков ряда хозяйственных мероприятий, например

уборки урожая, косьбы, сбора плодов и пр. Этот принцип положен в основу классификации фенологических карт Ф. Шнейле (1961).

Г. С. Малышева (1968) делит фенологические карты на флорофенологические и ценофенологические. К первой группе она относит карты, которые позволяют выявить закономерности в сроках наступления фенологических фаз у разных видов и сортов растений в пределах их ареалов. В эту же группу она включает и прикладные флорофенологические карты (карты сезонных сельскохозяйственных работ по отдельным культурам). С помощью ценофенологических карт выявляются географические закономерности сезонного развития отдельных типов растительности. Сюда можно присоединить картирование аспектности в разных растительных сообществах по сезонам вегетации. Автор указывает на карты, составленные А. П. Федосеевым (1965а, б, 1956, 1957) для Казахстана, например, ценофенологические карты. В настоящее время в основном составляются флорофенологические карты.

Г. Э. Шульц (1970а) разделяет фенологические карты на специальные, геоботанические и ландшафтные. На первом показана сезонная ритмика отдельных видов и сортов растений по существу, это флорофенологические карты Г. С. Малышевой; на вторых — сезонная ритмика растительных сообществ и они являются специфическими геоботаническими картами. Последние аналогичны ценофенологическим картам Г. С. Малышевой. Ландшафтные фенологические карты характеризуют сезонную ритмику ландшафтных зон и их подразделений. В них приводятся сведения о пространственной динамике границ сезонов и подсезонов. Из всех фенологических карт ландшафтные, по мнению Г. Э. Шульца, несут в себе максимум информации. Все исследователи различают согласно масштабности крупномасштабные, среднемасштабные и мелкомасштабные карты.

Методика составления карт подробно изложена В. А. Батмановым (1934, 1957, 1960б, 1962а, 1966), Г. Э. Шульцом (1935, 1962), Н. И. Гуком (1957), Л. Н. Гвоздиком и Ю. П. Михайловым (1965). Все предлагаемые методы картографирования обобщены в статьях Г. С. Малышевой (1964а, б, 1965а, б, 1968).

Особенно ценна работа Г. С. Малышевой (1968) по составлению фитофенологических карт. В этой книге сведены методы разных авторов для мелкомасштабного, среднемасштабного и крупномасштабного картографирования. Для мелкомасштабного картографирования приводится ряд методов: 1) метод Батманова, достоинством которого, по мнению Г. С. Малышевой, является широкое внедрение в фенологическое картографирование приемов вариационной статистики, повышающей точность карт; 2) комплексно-географический, основой которого заложены Г. Э. Шульцем (1935), в дальнейшем усо-

вершенствованный Г. С. Малышевой (1964б, 1965а, б). Этот метод дает возможность устранять неоднородность материалов и обобщать фенодаты по природным комплексам с учетом почвенных, климатических, рельефных и особенно геоботанических карт; 3) феноклиматический, или расчетный метод, основан на индикаторных особенностях растений, позволяющих расшифровать феноклиматический режим определенного региона. Принимая во внимание связи растения со среднесуточными температурами воздуха, суммами температур за фенофазу или вегетационный период, можно с большей уверенностью интерполировать фенодаты, учитывая данные метеорологических станций.

Следует отметить, что выделяемые Г. С. Малышевой методы — комплексно-географический и феноклиматический, или расчетный, по существу перекликаются между собой. Карта будет надежнее и точнее, если есть возможность использовать оба эти метода одновременно, учитывая как природные данные и индикаторные свойства растений, так и температурные условия по данным метеостанций.

Для составления фенологической карты какой-либо территории необходимо иметь значительное число пунктов, на которых проводятся в течение многих лет фенологические наблюдения. Так, Г. Э. Шульц (1935), составляя карты для территории 300 тыс. км² (в границах Ленинградской области на 1933 г.), использовал данные по фенологии растений за 35 лет (1897—1933). Например, по зацветанию черемухи общее число дат равнялось 825. В среднем один пункт приходился на каждые 1500 км². Среднее линейное расстояние между ними равнялось 39 км. Собранный материал дал возможность составить фенологическую карту в масштабе 1 : 2 000 000. При переходе к более крупному масштабу точность карты сохранялась путем увеличения числа пунктов пропорционально квадрату изменения линейного масштаба.

Для обработки весь собранный материал необходимо разделить по районам. Фенорайоны следует выделять с учетом всех естественноисторических условий местности: рельефа, высоты над уровнем моря, типа почв и растительности. Горные местности, равнины, прибрежные низины, каньоны рек и т. д. следует учитывать отдельно. Тщательная проверка материалов позволяет установить критерий выделения районов. За основу деления территории Ленинградской области на фенорайоны были взяты изменения сроков (по широте и долготе) фенологических явлений в пределах одного-двух дней для каждого района. Г. Э. Шульц, например, считает, что запаздывание в развитии растительности весной в умеренном климате Европы равно 2—3 суткам на 1° широты. Изменения по долготе значительно меньше. Вся исследуемая территория Ленинградской области была разбита на районы шириной 60—80 км с юга на север и длиной 100—150 км с запада на восток. Средняя площадь их

близка к 10—12 тыс. км². Естественные границы фенорайонов определяются всем комплексом местных естественноисторических факторов, что заставляет часто отступать от прямолинейных форм, которые принимает В. А. Батманов при выделении фенорайонов. В этом преимущество метода Г. Э. Шульца. Когда материалов немного, следует организовать их обработку таким образом, чтобы использовать и краткосрочные одногодичные наблюдения. Г. Э. Шульц (1935) проводил обработку материала с учетом метода В. А. Батманова (1934), по которому сначала вычисляют средние порайонные даты для каждого года. Затем для проверки данных определяют отклонение от средней годовой.

Весь материал разбивают на группы для выявления его дефектности, при этом учитывают колебания отклонений дат для данного района. Различают три группы: 1. Типичная. Все отклонения от средних годовых фенодат не превышают ± 3 сут. 2. Сомнительная. Отклонения от средних годовых фенодат составляют $\pm 4—6$ сут. и подлежат более детальному анализу. 3. Явно дефектная. Сюда относятся отклонения от годовых районных дат более чем на ± 6 сут. Из обработки они исключаются. После выбраковки дефектных материалов исправляют соответствующие ежегодные средние. Затем вычисляют средние многолетние районные фенодаты с точностью до десятой доли дня и средние отклонения дат в каждом пункте от средних годовых дат района (с той же точностью). Прибавляя даты средних отклонений к многолетней районной дате (или вычитая их), получим приведенные значения средних многолетних дат для всех пунктов. Эти величины округляют до целых чисел. Средние данные, полученные на основании однолетних наблюдений, заключают в скобки, так как они значительно колеблются ежегодно и вследствие этого менее достоверны. Если за отдельные годы по каким-либо пунктам наблюдений не было и даты отсутствуют, то средние годовые районные даты интерполируют по датам соседних районов. Г. Э. Шульц приводит пример такой интерполяции для Устюжно-Бологовского района за 1931—1932 гг. (табл. 11).

Мы остановимся на методике интерполяции, так как она и в настоящее время является основной и не потеряла своего значения. Автор интерполирует фенодаты 1931 и 1932 гг. В соседнем с Устюжно-Бологовским Молого-Судском районе для 1931 г. получена фенодата 18/V. Разница между фенодатами Устюжно-Бологовского и Молого-Судского районов равна в среднем $1,5$ дня; $18 + (-1,5) = 16,5$. В Валдайском районе выявлена фенодата 18/V. Разница между фенодатами Устюжно-Бологовского и Валдайского районов составляет $1,3$ дня; $18 + (-1,3) = 16,7$. Среднее из $16,5$ и $16,7$ равно $16,6$; округляя, получаем дату 17/V 1931 г. для Устюжно-Бологовского района. Для 1932 г. аналогичным путем получаем среднюю фенодату 14/V для того же района.

Интерполяция средних порайонных фенодат по фенодатам соседних районов, Устюжно-Бологовский район (по Шульцу, 1935)

Район	1924г.	1925г.	1926г.	1927г.	1928г.	1929г.	1930г.	1931г.	1932г.	1933г.	Средняя рази-ца
Устюжно-Бологовский	24/V	9/V	22/V	31/V	21/V	18/V	17/V	—	—	27/V	—
Молого-Судский	26/V	12/V	23/V	29/V	21/V	21/V	21/V	18/V	15/V	28/V	—
Валдайский	—	9/V	—	2/V ¹	22/V	20/V	19/V	18/V	16/V	29/V	—
Разница между районами:											
1-м и 2-м	-2	-3	-1	+2	0	-3	-4	—	—	-1	-1,5
1-м и 3-м	—	0	—	-2	-1	-2	-2	—	—	-1	-1,3

Автор называет такой метод проверки и обработки фенологических данных «методом взаимного приведения». Для большего уточнения и проверки Г. Э. Шульдц предлагает в качестве контроля использовать метод сумм температур. После просмотра всех материалов средние фенодаты наносятся на карту. Далее по числовым данным проводят линии, объединяющие одинаковые показатели. Для равнинной местности это не представляет значительных затруднений. Если фенодаты некоторых пунктов немного отличаются от остальных, то они бракуются.

На двух картах (рис. 10), заимствованных нами из работы Г. С. Малышевой (1968), показана интерполяция дат. В районе с сильно пересеченным рельефом проводить линии одновременного прохождения фенофаз очень сложно. Благодаря рельефу с большим количеством склонов, балок, холмов создается комплекс микроклиматических условий, и часто соседние пункты имеют разные фенодаты. Глазомерное проведение изофен на карте уже ненадежно. В этом случае необходимо учитывать высотный градиент запаздывания фенодат для исследуемого района.

Влияние высоты местности над уровнем моря на протекание фенофаз у растений замечено исследователями давно. В 1830 г. Г. Шюблер (Schübler, 1830) впервые отметил для Германии, что сроки фенологических явлений с подъемом в горы на каждые 100 м запаздывают на четверо суток. Австрийский ботаник К. Фритч (Fritsch, 1850, 1851, 1854) писал, что при подъеме на 200 м наступление фаз развития растений запаздывает на 6 дней. А. Анго (Angot, 1894) после обработки соответствующих данных, полученных в горах Франции, приводит многолетний высотный градиент, равный четырем суткам. Е. Ине (Inpe 1915, 1925) указывает, что высотный градиент не равнозначен для всего вегетационного периода, например, у вишни, груши и яблони сроки облиствения изменяются на 2,4 дня, а цветения — на

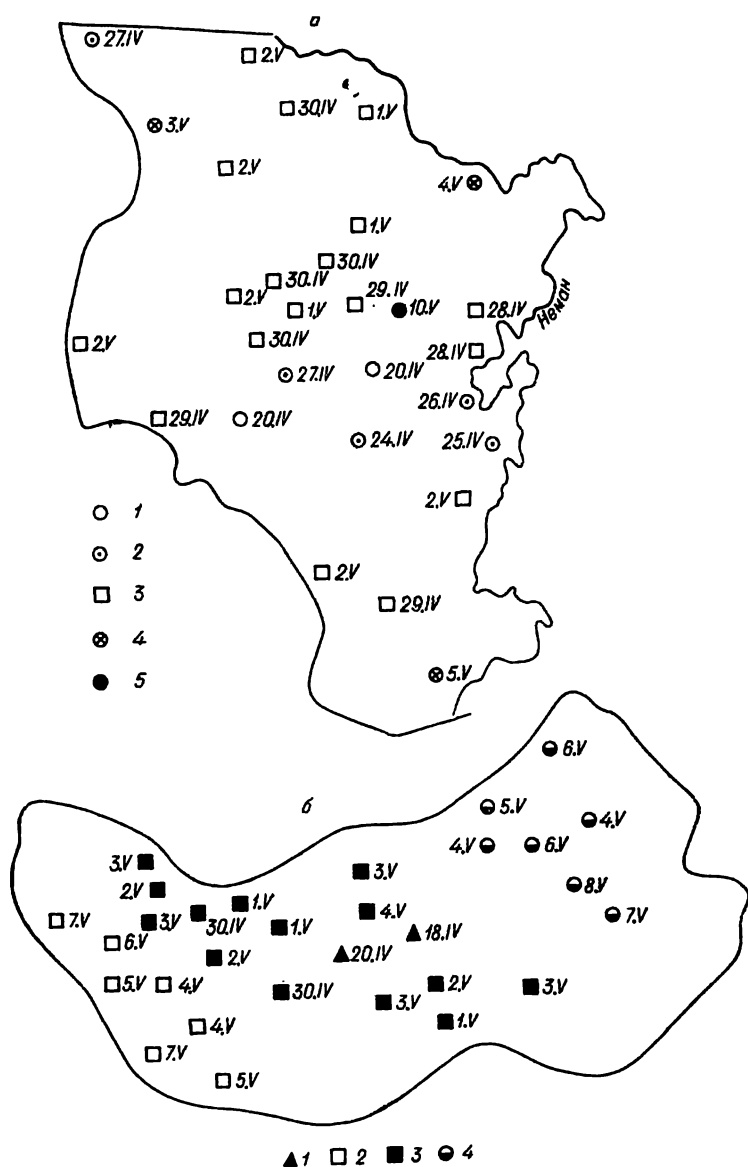


Рис. 10. Фрагменты основы карт зацветания черемухи (Литовская ССР) с фенодатами (по Малышевой, 1968).

a — момент нанесения материала: 1 — с 18 по 22/IV; 2 — с 23 по 27/IV; 3 — с 28/IV по 2/V; 4 — с 3 по 7/V; 5 — с 8 по 12/V; *b* — момент выбраковки: 1 — даты аномальные; 2 — группа дат 4—7/V; 3 — то же, 30/IV—4/V; 4 — то же, 4—8/V.

3,2 дня через каждые 100 м подъема. Е. Гильтнер (Hiltner, 1926) подтвердил данные Е. Ине. Г. Шрепфер (Schrepfer, 1922) констатировал для бука, дуба и конского каштана изменение фенофаз, равное 10 сут.

Среди ботаников, изучавших этот вопрос, можно назвать К. Круга (Crug, 1925), Г. Вальтера (Walter, 1927), Г. Гамса (Gams 1927), В. Пфаффа (Pfaff, 1919), А. Фиори (Fiore, 1905), М. Миньо (Minio, 1926), А. Марчелло (Marcello, 1935а, б, 1937, 1965), А. Гопкинса (Hopkins, 1900, 1918, 1938), Д. Костелло и Прайса (Costello and Price, 1939), Ф. Розенкранца (Rosenkranz, 1937а, б, 1951), М. Роллера (Roller, 1965), М. Курпелова (Kurlpelova, 1961—1963, 1965), М. Молга и Ж. Соколовского (Molga, Sokolovska, 1963). В нашей стране первыми проводили наблюдения в горах Г. Радде (Radde, 1899) и Кеппен в Крыму в 1852 г.

Первые обоснованные исследования были проведены В. А. Батмановым (1934) при составлении фенологической карты Урала и Г. Э. Шульцом — Валдайской возвышенности (в 1935 г.). В. А. Батманов приводит среднее значение высотного градиента — трое суток при подъеме на 100 м. Позднее Г. Э. Шульц и В. В. Шамраевский (1941) показали феноамплитуду на склонах гор разной экспозиции. Больше всего данных по феноградиенту для гор Кавказа. В этих районах работали А. В. Кожевников (1937б), М. Г. Зангиев (1959, 1960) — в Закатальском районе, А. М. Семенова-Тян-Шанская (1939) — в Южной Осетии, Л. А. Малышев (1957, 1958, 1960, 1961, 1965) — в Тебердинском заповеднике. Интересные работы проведены в Армении. Феноградиенты по высотам опубликованы Р. С. Мкртчяном (1966). Г. С. Наринян (1959, 1948, 1960, 1967) изучал фенологию видов в высокогорьях. В горах Средней Азии работали М. И. Зверев (1947) и Л. Н. Бабушкин (1948, 1964), в окрестностях г. Душанбе — Г. Э. Шульц (1947, 1949, 1957), на Памире — А. П. Стешенко (1960, 1962, 1965а, б — 1967), в тундровой зоне — Т. Д. Александрова (1963). обстоятельная сводка (из которой нами взяты многие сведения) по изменению сроков наступления фенофаз у растений с изменением высоты над уровнем моря составлена Ф. П. Айрапетяном (1969). Очень подробно автор разбирает данные по фенологии растений в горных условиях разных стран и приводит полученные разными исследователями феноградиенты. Из составленной им таблицы для разных стран можно видеть, что в весеннее время через 100 м высоты феноявления запаздывают на 2—3 дня и только в Альпах — на 4,4—5 дней. При цветении феноградиент равен 2—5 дням, а в Армении на оз. Севан — 8,5 дням. При созревании амплитуда в датах больше и равна 3—7 дням.

Кроме рельефа на темп развития растений оказывает влияние близость водоема. Так, Н. Н. Галахов (1963) изучал влияние моря на сезонное развитие растений в окрестностях Калининграда. Он пришел к выводу, что ширина полосы непосред-

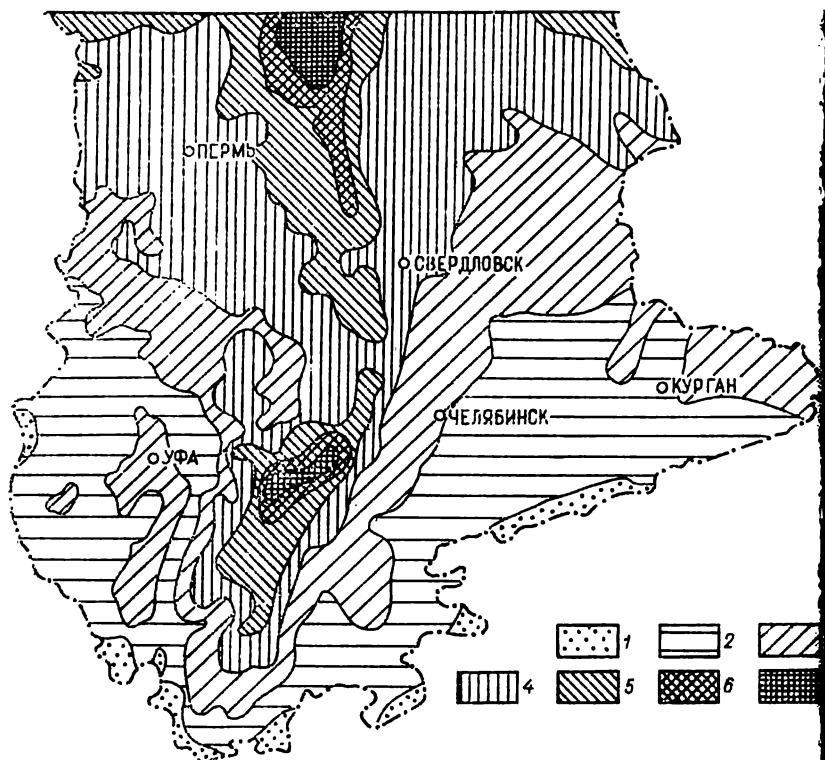


Рис. 11. Карта начала цветения черемухи на Урале, по В. А. Батманову (из Малышевой, 1968).

1 — начало цветения черемухи до 18/V; 2 — то же, 19—21/V; 3 — то же, 22—24/V; 4 — то же, 25—27/V; 5 — то же, 28—30/V; 6 — то же, 3/V—2/VI; 7 — то же, 2/VI.

венного воздействия моря на сезонное развитие растений в побережье равна 20 км. Г. С. Малышева (1964а, б, 1965а) показала, что влияние Балтийского моря распространяется на 15—20 км и отставание в наступлении фенофаз в этих районах равно 2—3 сут. Однако в различной по широте береговой полосе влияние Балтийского моря на растения не одинаково. В. Н. Моложников (1970) наблюдал изменение сроков в наступлении фенофаз растений в полосе 20—25 км от Байкала по широким долинам.

На карте цветения черемухи на Урале, составленной В. А. Батмановым и заимствованной нами из работы Г. С. Малышевой (1968), очень четко видно, как изменяются фенодаты на склонах гор (рис. 11).

Методика составления среднемасштабных и крупномасштабных карт подробно изложена Г. С. Малышевой (1968), поэтому мы не будем на ней останавливаться. Следует только отметить, что карты среднего масштаба составлялись Улигом (Uhlig, 1953), Шнелле и Витерштейном (Schelle, Witterstein, 1952), Ку

пеловой (Kugrelova, 1966); Шнелле (Schnelle, 1966). Крупномасштабные карты могут быть составлены на основе полевой съемки. Примером детального плана, как указывает Г. С. Малышева, может служить план зацветания клюквы крупноплодной, составленный З. Г. Щенниковой и показанный на Всесоюзном фенологическом совещании, проходившем в Ленинграде в 1967 г. Этот план является результатом экометрической съемки (по В. А. Батманову) в окрестностях Свердловска.

В СССР пока в основном издаются и составляются мелко-масштабные карты.

Фенологические карты, составленные для какой-либо местности, района или области, не могут рассматриваться в отрыве от остальных природных явлений, имеющих место в этом же районе или области. Так, сопоставляя фенологические карты с картами рельефа, почв, растительности, глубины залегания и минерализации грунтовых вод, можно вывести закономерности зависимости прохождения фенофаз во времени от факторов среды, а также объяснить причины неодновременности наступления фенофаз у растений соседних районов. До сих пор фенологические карты сопоставлялись преимущественно с климатическими и поэтому их роль иногда рассматривалась слишком узко: они являлись лишь подспорьем к метеорологическим наблюдениям. Мы считаем, что фенокарты имеют более широкое значение и являются одним из приемов эколого-фенологического анализа растительного покрова.

ИЗУЧЕНИЕ ФЕНОЛОГИИ РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ

ПРОВЕДЕНИЕ НАБЛЮДЕНИЙ

В сообществе все растения, входящие в его состав, связаны друг с другом через местообитание — среду. Ритм развития компонентов сообщества тесно сопряжен с сезонными изменениями так называемой косной материи, которая влияет на развитие растений непосредственно и косвенно. Свет, воздух, вода, химические вещества влияют непосредственно; рельеф, экспозиция склона, высота над океаном — косвенно.

В результате своей жизнедеятельности растения изменяют среду обитания — создают фитоклимат и почву.

Развитие растений в сообществе кроме факторов среды, влияющих на все сообщество в целом, подвергается еще влиянию и этой фитосреды. Таким образом, одни компоненты сообщества находятся под воздействием других и наоборот.

Для иллюстрации микроклимата леса приведем разницу

в освещенности и температуре воздуха и почвы под пологом деревьев и в разных ярусах (рис. 12).

Чтобы установить закономерности в периодическом развитии растений в сообществе, необходимо изучать ритмику не только растений, но и всех факторов среды. В идеале надо изучать биогеоценоз в его ритмике, а желательно и ландшафт в целом (Сукачев, 1964; Калесник, 1960). Но этого мало, необ-

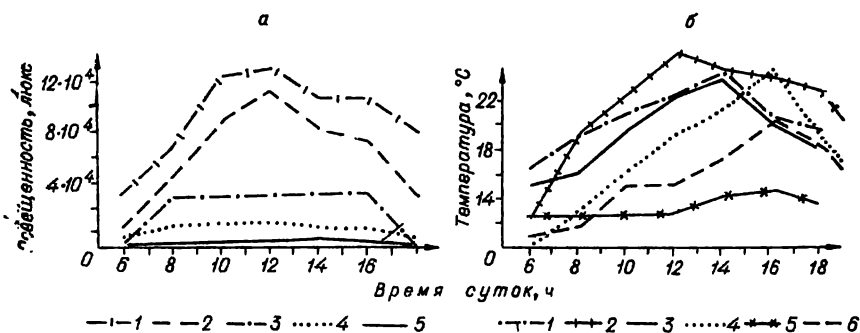


Рис. 12 Освещенность и температура 15 мая 1952 г. (по Braun-Blanquet, 1955).

a — освещенности: 1 — в *Rosmarineto-Lithospermetum*, прямой свет; 2 — то же, общий свет; 3 — то же, свет у поверхности земли; 4 — в *Querceto-Buxetum pinetosum*, свет под деревьями на 1,5-метровой высоте; 5 — то же, у поверхности земли; *b* — температура: 1 — на высоте 1 м в лесу из *Pinus salzmannii*; 2 — то же, в *Rosmarineto-Lithospermetum*; 3 — на поверхности почвы в лесу из *Pinus salzmannii*; 4 — то же, в *Rosmarineto-Lithospermetum*; 5 — на глубине 5 см в лесу из *Pinus salzmannii*; 6 — то же, в *Rosmarineto-Lithospermetum*.

ходимо связать ритм растения с происхождением вида и его историей. Сравнение сезонной периодичности развития растений с современной климатической периодичностью в разных географических условиях позволяет сделать вывод о происхождении отдельных синузид и всего сообщества (Кожевников, 1931, 1937а, б).

В. Д. Александрова (1961б), отмечая влияние температуры воздуха и снежного режима на сезонное развитие растений Арктики, пишет: «...таким образом, снежный режим и ход температур в приземном слое воздуха — важнейшие факторы среды, которые влияют на сезонную динамику растений в арктической тундре. Однако сама последовательность смен аспектов определяется эколого-биологическими наследственными различиями в ритмике развития разных видов» (с. 68).

Наблюдения, проводимые в растительном сообществе, позволяют нам, во-первых, показать картину развития всех видов, составляющих сообщество и установить смену аспектов во времени, которая имеет свою специфику в разных зонах Советского Союза и у разных типов растительности; во-вторых, определить внутри сообщества соотношение между количеством экземпляров вида, находящихся в одной какой-либо фазе и количеством экземпляров того же вида, но находящихся в

другой фенофазе, и соотношение между ними у разных видов.

Прежде чем приступить к ведению фенологических наблюдений в сообществе, следует тщательно описать его: составить список видов, отметить их обилие, наметить ярусность, выделить синузии, а также дать геоморфологическое описание местности, определить тип почвы, указать глубину грунтовых вод и окружающую растительность. Наблюдения надо проводить на ограниченной площади, однородной по составу растительности и достаточной для характеристики фитоценоза. Размер площадки лучше всего устанавливать на месте в зависимости от рельефа местности, от характера растительного сообщества, состава входящих в него синузий, а также комплексности растительного покрова и прочих условий.

Мы рекомендуем следующие размеры учетных площадок: не менее 4 м² для травяных сообществ и 100 м²— для лесных. Другие исследователи предпочитают иные размеры. Например, А. П. Шенников (устное сообщение) рекомендует для травяных сообществ не менее 100 м², а для древесных — не менее 500 м². Предлагаемые нами учетные площадки небольших размеров имеют следующие преимущества: во-первых, при количестве на обследуемой площади не менее 10 на гектар, они включают если не все, то большинство видов, входящих в состав данного растительного сообщества, во-вторых, можно наблюдать на таких площадках все растения, произрастающие на данном участке, в-третьих, легче установить соотношение между экземплярами одного вида, одновременно находящимися в разных фенофазах. Площадке лучше придать форму вытянутую, например 1×4 м.

Выбранные площадки следует отметить хорошо вбитыми кольями, на одном из них написать номер участка. При многолетних исследованиях наблюдения следует проводить над растениями на одних и тех же площадках.

Параллельно фенологическим наблюдениям в те же дни необходимо осуществлять наблюдения над влажностью почвы, ее солевым режимом, изменением уровня грунтовых вод и их химизмом в тех районах, где они залегают близко к поверхности. Также важно измерять температуру и влажность воздуха по ярусам растительного сообщества, дефицит насыщения и температуру почвы по подземным «корневым» ярусам.

В тундре и в высокогорном поясе горных стран одним из основных факторов, определяющих длительность вегетационного периода растений, является снежный покров.

В. Д. Александрова (19616) указывает, что в тундре «...для местообитаний, рано освободившихся от снега (вершины), вегетационный период оказался равным почти трем месяцам; для мест, освободившихся в середине июня (склоны), — около двух с половиной месяцев... и для мест, освободившихся к концу июня (нижние части склонов и дно ложбин), — около двух месяцев» (с. 68).

Следовательно, в тундре очень важно проводить измерения глубины снежного покрова и устанавливать сроки его таяния. Интересные материалы по данному вопросу имеются в работе В. Д. Александровой (1961б).

При наблюдениях над влажностью почвы и над изменением уровня и химизма грунтовых вод бурение и рытье почвенных ям следует производить вне учетной площадки, отступая от нее в сторону не менее чем на 5 м, но в аналогичных условиях рельефа и в растительном сообществе, относящемся к одной и той же ассоциации и характеризующемся идентичным видовым составом растений с одинаковым жизненным их состоянием.

Параллельно регистрации фенофаз необходимо собирать гербарии растений, находящихся в разных фенофазах, а также фиксировать в спирте почки, листья, бутоны, цветки и плоды. Это даст возможность в зимнее время при обработке материала детально ознакомиться с морфологией изучаемых растений. Сбирать гербарий следует не на площадке, выделенной под фенологические наблюдения, а рядом с ней, выбирая особи того же вида, одинаковые по жизненности и находящиеся в одной и той же фенофазе с наблюдаемыми на площадке.

В сообществе необходимо учитывать не только развитие разных видов, но также и разновозрастных особей одного вида. Так, например, в любом лесу можно найти под пологом взрослых деревьев молодые особи, всходы и подрост (ювенильные деревья) однолетнего, двулетнего, трехлетнего и большего возраста. Всходы и подрост могут принадлежать как к видам, составляющим древесный ярус данного участка леса, так и к видам, не входящим в его состав. Наличие молодых особей в лесу показывает способность к его возобновлению. «Подрост — это молодое поколение леса, идущее на смену старому», — говорил Г. Ф. Морозов (1926, с. 29). Над всеми этими возрастными группами — всходами, подростом (однолетними, двулетними, трехлетними и многолетними) и взрослыми деревьями, способными к размножению, нужно вести фенологические наблюдения особо.

Учет возрастного состава деревьев и кустарников в лесу производится путем заполнения для каждого вида отдельного бланка (табл. 12).

Для всех возрастных групп растений заполняются также особые бланки. Для всходов применяется бланк, образец которого приведен в табл. 13. Над подростом наблюдения проводятся для каждого возраста отдельно. Учет подростка в лесных сообществах (1-летнего, 2-летнего, 3—5-летнего, 5—10-летнего и более старшего) производится согласно табл. 14*. Наблюдения над взрослыми деревьями и кустарниками ведутся по фенофазам, указанным ранее (см. табл. 2). Сравнивая наблюде-

* В составлении таблиц 13 и 14 принимала участие С. Н. Карандина.

Учет возрастного состава деревьев и кустарников в лесу в 19... г.

№ участка:
 Размер участка:
 Название сообщества:
 Тип почвы:
 Название древесной породы:

Географический пункт:

Возрастная группа	Дата						Высота, см (пли м)
Всходы, колнч. экз. на 1 м ²							
Подрост (ювенильные растения) на всем участке, экз.							
1-летних							
2-летних							
3—5-летних							
5—10-летних							
Прематурные (полузрелые) расте- ния (возраст от ... до лет) на всем участке, экз.							
Взрослые растения на всем участке, экз.							
вегетирующие							
способные к плодоношению							

ния, можно выявить различия в фенологическом развитии разновозрастных растений одного вида и растений одного возраста у разных видов. Для каждой даты наблюдения в графе против соответствующих рубрик фенофаз надо ставить или цифру, обозначающую процент особей, находящихся в той или иной фазе, от общего количества особей, или значок, символизирующий наличие того или иного признака, или слово, например, против рубрики «окончательный цвет листьев» в фазе «окончание вегетации» пишется «желтый», «красный», «пестрый» и т. д.

Высоту особей всходов и ювенильных растений выражают в сантиметрах, взрослых растений — в метрах. Высота всходов и подростка измеряется вешкой с сантиметровыми делениями или складным метром. Конец вешки или метра ставится у основания корневой шейки или недалеко от нее (если под растением есть бугорок) и отмечается высота самого высокого побега. Взрослые экземпляры деревьев измеряются высотомером. Ширина кроны определяется путем опускания (мысленно) перпендикуляра от конечных ветвей и промера расстояния между перпендикулярами. Прирост отдельных боковых побегов следует измерять каждый раз от основания побега до верхушечной почки. При этом взятые под наблюдение побеги необходимо пометить. Лучше всего привязать полоску марли, которая всегда хорошо заметна, или окрасить основание побега белой масляной краской или известью.

В основу исследования травяных растений независимо от того, являются ли они синузией в лесу или самостоятельным

Учет и фенологические наблюдения над всходами в лесу в 19... г.

№ участка:

Географический пункт:

Размер участка:

Название сообщества:

Тип почвы:

Название древесной породы:

Характеристика фенофаз	Дата					
<i>Вегетация</i>						
Всходы, колич. экз. на 1 м ²						
Появление второй пары листьев *						
Наличие листьев *						
Среднее колич. листьев у одного всхода (от ... до ...)						
Высота всходов, см (от ... до ...) . . .						
Образование верхушечной почки *						
Образование пазушных почек *						
Образование боковых побегов в слу- чае гибели верхушечной почки *						
Опробкование тканей стебля *						
<i>Окончание вегетации</i>						
Появление листьев осенней окраски *						
Окончательный цвет листьев						
Осыпание первых листьев *						
Полное осыпание листьев *						
<i>Период относительного покоя</i>						
Наличие листвы *						
Отсутствие листвы *						
Наличие роста почек *						
Отсутствие роста почек *						
Обмерзание растений *						
Гибель растений *						

* Указать процент особей, находящихся в данной фазе или, по возможности, точное их количество.

Примечание. (Отметить все особенности развития всходов).

сообществом (лугом, степью и т. д.), следует положить тот же принцип, что при изучении лесного сообщества, т. е. учитывать особи всех возрастов каждого вида. Совокупность особей вида, произрастающих в определенном фитоценозе, Т. А. Работнов (1950б) называет популяцией. Для фенолога представляет большой интерес изучение фенофазного состояния популяций.

Т. А. Работнов (1950а, 1960) детально разработал вопрос о возрастных группах травяных многолетников. Дальнейшее изложение данного вопроса основано на работах этого автора.

Всходы. Под всходом надо понимать молодое растение возникшее из семян или иного зачатка, которое в начальном периоде жизни морфологически отличается от ювенильных растений наличием семядольных листьев, отсутствием надземных органов и пр. В большинстве случаев к этой группе отно-

учет и фенологические наблюдения над подростом (ювенильные растения)
в лесу в 19... г.

№ участка:

Географический пункт:

Размер участка:

Название сообщества:

Тип почвы:

Название древесной породы:

Характеристика фенофаз	Дата					
<i>Вегетация</i>						
Количество особей на всем участке						
Высота, см или м (от ... до ...)						
Набухание почек *						
Зеленение почек *						
Развертывание молодых листьев . . .						
Длина верхушечных побегов текущего года, см (от ... до ...)						
Длина боковых побегов текущего года, см: **						
первого						
второго						
третьего						
Полное оформление первых листьев *						
Развертывание большей части листьев *						
Вторая генерация листьев *						
Формирование верхушечной почки *						
<i>Окончание вегетации</i>						
Начало изменения цвета листьев *						
Полное осеннее расцветивание *						
Окончательный цвет листьев *						
Начало осыпания листьев *						
Осыпание большей части листьев *						
<i>Период относительного покоя</i>						
Наличие листвы *						
Отсутствие листвы *						
Рост почек или отсутствие его *						
Обмерзание отдельных частей растений (морозобойны) *						

* Указать процент особей, находящихся в данной фазе или, по возможности, точное их количество

** Наблюдение ведется за несколькими определенными побегами из разных частей кроны (осветленной и затененной, верхней и нижней).

Примечание. (Отметить все особенности развития растений разного возраста).

сятся растеньица, появившиеся из семян в данный вегетационный сезон.

Всходы растений появляются либо весной — весенние всходы, либо осенью — осенние. Некоторое количество всходов отмирает в первый год их жизни. Частичная гибель всходов, появившихся весной, происходит летом и осенью того же года, а осенних всходов — в зимний период текущего и следующего года. «Для характеристики популяций присутствие в их составе всходов является, однако, весьма показательным. Оно ха-

рактирует наличие в ценозе условий, благоприятных для образования семян и для возникновения в них всходов. Численность всходов любого вида сильно колеблется по сезону. Она также претерпевает значительные колебания от года к году» (Работнов, 1950а, с. 117). Поэтому при наблюдениях чрезвычайно важно учитывать количество всходов у разных видов на единицу площади и их гибель как в течение первого года наблюдений, так и в последующие годы (Работнов, 1950а, б).

Ювенильные растения (юношеские). Эту группу не всегда легко отделить от взрослых растений, от которых она отличается по листьям и общему габитусу. Развитие ювенильных растений происходит медленно — в этом состоянии они могут пребывать до 10 лет. Длительность периода у разных видов неодинакова. Учет ювенильных растений различного возраста в составе популяций полнее характеризует процесс их возобновления в растительном сообществе, чем наличие всходов. Но все же юношеское состояние обычно еще не свидетельствует о том, что процесс приживания особи в ценозе закончен. Поэтому численность ювенильных особей неустойчива и может сильно варьировать от года к году. В связи с этим совершенно необходимо вести ежегодный их учет (табл. 15).

Полувзрослые (прематурные) растения. «Выделение в составе популяции группы особей, переходных от ювенильных к взрослым, — полувзрослых или прематурных, там, где это возможно, представляется весьма целесообразным» (Работнов, 1950а, с. 117). Участие в составе популяции полувзрослых особей характеризует темп превращения ювенильных растений во взрослые. При более грубой разбивке популяции на возрастные группы полувзрослые особи следует относить к взрослым.

Взрослые растения. К этой группе относятся растения, способные к генеративному размножению. Но среди них есть особи, не дающие генеративных органов (вегетирующие и утерявшие эту способность старческие — сенильные — растения). Численность взрослых особей от года к году почти не меняется. Состав же групп взрослых растений может меняться в связи с наличием количества генеративных и вегетативных особей.

Для учета имеющихся в данном ценозе (в видовых популяциях) разновозрастных групп того или иного вида удобно пользоваться специальным бланком (см. табл. 15).

При многолетних наблюдениях важно учитывать количество всходов, перешедших в ювенильное и, наконец, во взрослое растение. Для регистрации данных можно предложить бланк, заимствованный из работы Т. А. Работнова (1950а), и несколько видоизмененный нами (табл. 16).

Прохождение генеративного цикла развития взрослых растений следует учитывать согласно табл. 2. Желающим более подробно ознакомиться с вопросом о разном возрасте рас-

Учет популяции вида в растительном сообществе в 19... г.

№ участка:
 Размер участка:
 Название сообщества:
 Тип почвы:
 Название вида:

Географический пункт:

Растения	Дата				
Всходы, экз. на 1 м ²					
Ювенильные, экз. на участке:					
однолетние					
двухлетние					
многолетние					
Прематурные, экз. на участке:					
вегетирующие					
способные к плодоношению					
Взрослые, экз. на участке:					
вегетирующие					
сепильные					

Примечание. (Отметить все особенности в развитии отдельных групп популяции).

тений мы рекомендуем исследования Т. А. Работнова (1949, 1950а, 1950б, 1960).

При выделении популяции не следует смешивать это понятие с синузией. Т. А. Работнов так разграничивает их: «1. Популяции, как и синузии, формируются в процессе развития биогеоценозов. 2. Популяции образованы особями одного вида, в то время как в состав отдельных синузий могут входить как один, так и многие виды. 3. Синузия — группа особей, однородных в биологическом отношении, занимающих одну и ту же экологическую нишу*. Популяция — совокупность особей одного и того же вида, различающихся в силу отличия в возрасте и в жизненном состоянии по своим биологическим свойствам и занимаемым ими экологическим нишам. Всем особям популяции, однако, свойственна способность со временем, при известных обстоятельствах, занять одну и ту же экологическую нишу и войти в состав одной и той же синузии. 4. В состав синузии обычно входят лишь часть популяции или части популяций,

* Понятие, широко распространенное в зоологии и введенное в ботанику Т. А. Работновым (1950а). Под экологической нишей следует понимать пространственно ограниченные части местообитания как над почвой, так и в почве, отличающиеся определенной спецификой среды и занимаемые обособившимися в процессе развития биогеоценоза группами растений.

Учет разных групп популяций видов растений

№ участка:

Географический пункт:

Размер участка:

Название сообщества:

Тип почвы:

Название вида:

Группа популяций (на участке), экз.	19... г.	19... г.	19... г.	19... г.
<i>Всходы</i>				
Перешло в ювенильное состояние				
Погибло				
<i>Ювенильные растения</i>				
Перешло в прематурное состояние				
Не отросло				
Погибло				
<i>Прематурные растения</i>				
Перешло во взрослое вегетативное состояние				
Осталось в полувзрослом состоянии				
Не отросло				
Погибло				
<i>Взрослые растения</i>				
Перешло в генеративное состояние				
Осталось в вегетативном состоянии				
Не отросло				
Погибло				

в то время как одна и та же популяция может входить в состав нескольких синузий» (1950б, с. 475).

Популяция может быть одно-, двух- и трехсинузальная. Поэтому при описании фитоценоза и при характеристике популяций необходимо указывать, в какую синузию входит та или иная возрастная часть популяции того или иного вида.

Еще один важный момент. Как уже отмечалось, при изучении фенологии фитоценозов следует учитывать соотношение между количеством особей, находящихся в том или ином фенологическом состоянии. Обычно в популяции одновременно присутствуют особи, находящиеся в разных фенофазах, и количество их варьирует в течение всего периода наблюдений. Например, одна часть особей вегетирует, другая — бутонизирует или цветет и какая-то часть, может быть и незначительная, плодоносит. Иными словами, наступление фенофаз перекрывает друг друга. В последующий период соотношение по фенофазам будет иным. У разных видов это проявляется по-разному.

Чтобы определить соотношения отдельных фенофаз у одного вида, нужно учесть количество особей, находящихся в той или иной фазе развития. Для установления этого необходимо либо выражать количество особей, находящихся в той или иной фенофазе, в процентах от общего их числа, либо принимать все количество растений данного вида независимо от обилия

Фенологическое описание весеннего аспекта карганно-полынного сообщества

№ участка: 8
 Размер участка: 10 м²
 Тип почвы: светлая луговая, переходная к зональной

Географический пункт: Восточно-Закавказская низменность, селение Джеват

Дата: 25 мая 1950 г.

Ярус	Вид	Обилие	Фенофазы						Высота,
			вегетация	бутонизация	цветение	плодоношение	обсеменение	относит. покой	
I	Карган древовидный	Сор ₂	6	—	—	—	—	—	30
I	Мятлик луковичный	Сор ₃	—	—	4	2	—	—	30
I	Костер японский	Сор ₁	—	3	2	1	—	—	35
I	Лук	Сор ₁	—	2	3	2	—	—	32
II	Полынь Мейера . .	Сор ₃	6	—	—	—	—	—	15

Аспект: цветение мятлика.

Взяты образцы почвы для определения ее влажности; горизонт 0—5 см, стаканы 62, 64, 83; горизонт 5—10 см, стаканы 88, 89, 90; горизонт 10—25 см, стаканы 101, 102, 103; горизонт 25—40 см, стаканы 205, 206, 207. Глубина грунтовых вод 3 м. Образец воды 65.

Примечание. Много нор землероев. На других участках карганно-полынного сообщества лук только зацветает, а на данном участке ассоциация он уже цветет.

за шесть и выражать глазомерно соотношения с точностью до единицы (т. е. до 1/6 общего количества). Если все экземпляры данной популяции находятся в стадии вегетации, то в графе «вегетация» ставится отметка 6*. Если большая часть экземпляров (4/6) всего количества находится в фазе вегетации, а меньшая (2/6) зацветает, то в графе «вегетация» ставится отметка 4, а в графе «бутонизация» — 2. В сумме отметки всегда дают 6. Соотношение растений, находящихся в разных фазах развития, меняется при каждом новом наблюдении. У разных видов оно проявляется по-разному.

В качестве примера приведем данные, полученные в результате весенних наблюдений в карганно-полынной группировке Восточно-Закавказской низменности (табл. 17).

Виды вписываются в таблицу по ярусам или подъярусам, начиная с верхнего. В следующей графе отмечается обилие вида в фитоценозе при каждом наблюдении, так как оно меняется в течение времени (особенно у однолетних видов). Это особенно заметно, если наблюдения проводят несколько лет подряд. В следующих шести графах (фенофазы) против каждого названия растения ставится отметка, выражающая количество экземпляров данного вида, находящихся в одной или в нескольких фенофазах. Эта отметка сама собой устанавливает и подфазы: если в графе «цветение» будет стоять отметка 1,

* Мы будем придерживаться шестибалльной системы.

значит оно только началось, если отметка 6—цветение массовое. Если в графе «цветение» стоит отметка 4, а в графе «плодоношение»—2, значит цветение пошло на убыль и часть растений начала плодоносить. Такое обозначение очень удобно и позволяет сравнивать данные. В последней графе указывается высота растений в сантиметрах. Измерение травянистой растительности необходимо производить при каждом наблюдении. Высоту взрослых деревьев следует измерять один раз в сезон, а подроста—несколько раз. Внизу таблицы, как и в предыдущих случаях, помещают замечания о проведенных дополнительных наблюдениях над средой и особенностями развития фитоценоза. Это важно, если ассоциация представлена двумя сообществами при несколько различающихся экологических условиях. Входящие в его состав виды будут находиться в разных фенофазах в одни и те же календарные дни.

Осеннее описание этого же карганно-полынного сообщества выглядит иначе (табл. 18). Как видно из этой и предыдущей таблицы, соотношение фенофаз в одном сообществе у разных видов растений весной и осенью разное. Мятлик луковичный весной цветет и плодоносит, осенью он отмирает, и только некоторая его часть, благодаря осенним дождям, вновь начинает вегетировать. Костер японский весной цветет, а осенью еще не вегетирует. Полынь Мейера весной вегетирует, а осенью цветет и плодоносит. Карган древовидный весной вегетирует, а осенью плодоносит, создавая красивый аспект своими серебристыми плодами. В результате определения влажности почвы выявляется разница в увлажнении слоев весной и осенью.

Таблица 18

Фенологическое описание осеннего аспекта карганно-полынного сообщества

№ участка: 8

Размер участка: 10 м²

Тип почвы: светлая луговая, переходная к зональной

Географический пункт: Восточно-Закавказская низменность, селение Джеват

Дата: 20 октября 1950 г.

Ярус	Вид	Обилие	Фенофазы					Высота, см	
			вегетация	бутонизация	цветение	плодоношение	обсеменение		отсохт. покров
I	Карган древовидный	Сор ₂	—	—	—	4	2	—	103
II	Костер японский	Сор ₁	—	—	—	—	6	—	35
I	Полынь Мейера	Сор ₃	—	—	4	2	—	—	65
III—IV	Мятлик луковичный	Сор ₃	—	2	—	—	4	—	30—40
	Лук	Сор ₁	—	—	—	—	—	6	—

Аспект: цветение полыни, плодоношение каргана.

Взяты образцы почв для определения ее влажности: горизонт 0—5 см, стаканы 34, 35, 36; горизонт 5—10 см, стаканы 48, 49, 50; горизонт 10—25 см, стаканы 64, 65, 66; горизонт 25—40 см, стаканы 78, 79, 80. Глубина грунтовых вод 3,3 м. Образец воды 74.

Примечание. Лук отмер, в почве можно найти только его луковички. Много вор землеросв.

При сравнении бланков с последовательными записями вырисовывается картина развития отдельных видов и всего фитоценоза.

З. Г. Беспалова и И. В. Борисова (1960, 1966), развивая наш способ регистрации фенофазного состояния популяции вида, применяют не шестибальную шкалу, а десятибальную. Принцип регистрации тот же, но в сумме отметки всегда дают 10 и количество фенофаз равно 10. Авторы предлагают отмечать следующие фенофазы. «Вег.» — вегетация — начало вегетации (раскрывание почек возобновления отмечается особо). «О. ц. п.» — отрастание цветonoсных побегов (сюда относится стеблевание, выход в трубку у злаков, отрастание цветonoсных побегов у двудольных). «Бут.» — бутонизация, появление цветочных почек. «Цвет.» — цветение (раскрытие цветочных почек). «Плод. зел.»* — плодоношение при зеленых цветonoсных побегах. «Плод. сух.» — плодоношение при сухих или подсыхающих цветonoсных побегах. «Обс. зел.» — обсеменение при зеленых цветonoсных побегах. «Обс. сух.» — обсеменение при сухих цветonoсных побегах. «Подсых.» — подсыхание (общее усыхание растений по окончании цикла развития). «Летний или зимний покой» — период приостановки развития летом и зимой в пустынях, пустынных и сухих степях и только зимой в остальных зонах.

З. Г. Беспалова и И. В. Борисова (1960) предлагают свой образец бланка, который удобен и целесообразен при более подробном изучении фенофазного состояния популяций (табл. 19).

Фенологические наблюдения позволяют получить следующие характеристики растительного сообщества: 1) видовой состав; 2) наличие особей разного возраста в популяциях; 3) смену возрастных изменений популяции по годам; 4) количественные отношения между разными фенофазами одного и того же вида в разные сезоны года; 5) продолжительность фенофаз каждого вида; 6) фенологическое состояние видов в различное время года; 7) аспекты сообщества и смену их во времени; 8) фенологические типы растений.

Наблюдения над развитием сообществ чрезвычайно важно проводить в разных экологических условиях: в равнинных условиях — в низине, на склоне и на вершине бугра; в горах — при разной экспозиции склонов; в пустынях — при разной степени иссушения и засоления почвы, а также при различной глубине залегания грунтовых вод. Наблюдения над травяным покровом в лесах должны проводиться под пологом леса и на прогалинах. Сопоставление фенологии растений с другими периодическими явлениями природы (динамикой влажности почвы

* Важно отметить эти фенофазы не только у длительно вегетирующих растений, но и у эфемеров, эфемероидов и гемизфемероидов.

Фенологическое описание белопопынно-типчачово-ковылькового сообщества в сухих степях Казахской ССР

№ участка:
Размер участка:
Тип почвы: светло-каштановая,
карбонатная

Географический пункт: Казахская ССР
близ ст. Жана-Арка, Карагандинской
области
Дата: 5 июня 1959 г.

Вид	Облие (или общее проек- тивное пок- рытие)	Средняя вы- сота, см	Вег.	О. ц. п.	Бут.	Цвет.	Плод. зел.	Плод. сух.	Обс. зел.	Обс. жел.	Подсых.	Летний или зимний покой	Аспект
<i>Stipa lessingiana</i> Trin.	Cop ₁₋₂	33	10	—	—	—	—	—	—	—	—	—	Серовато-зеленый
<i>Festuca sulcata</i> Hack.	Cop ₁₋₂	18—42	1	—	2	1	6	—	—	—	—	—	зеленый
<i>Artemisia gracilescens</i> Krasch. et Iljin.	sp	9—24	5	5	—	—	—	—	—	—	—	—	(по- лынь
<i>Poa bulbosa</i> L.	sp	—	—	—	—	—	—	5	—	1	—	4	и зла- ки)

и грунтовых вод, а также фенологией животных и т. д.) может дать характеристику как экологии сообществ, так и отдельных видов.

Результаты нескольких лет наблюдений позволяют выявить взаимовлияние климатических, почвенных и ценологических факторов в биогеоценозе.

Фенологическое состояние растений в сообществе может также служить индикаторным признаком при геологических и гидрологических исследованиях. С. В. Викторов (1955) пишет, что в безводных предгорьях Туркестанского хребта для опознания близкого залегания грунтовых вод ему приходилось прибегать к фенологическим признакам. Так, легко отличить сая с близкими грунтовыми водами от сухих по фенологическому состоянию широко распространенных в них перовский (*Perovskia scrophulariifolia* Vge). В первых саях заросли перовский были не только очень густы, но экземпляры ее отличались повышенной жизнестойкостью, а засыхание и увядание их происходило значительно позже, чем у особей того же вида на других участках. Вследствие этого перовския в подобных оврагах до поздней осени создавала красивые темно-фиолетовые аспекты, позволявшие отмечать такие участки еще издали. Подобные явления пришлось наблюдать и нам в Таджикистане в предгорьях Кураминского хребта. С. В. Викторов также указывает, что наличие в субстрате битума вызывало повторное цветение у многих видов: у некоторых видов была обнаружена вторичная вегетация, не сопровождающаяся вторичным цветением. Это указывает на то, что фенологическое состояние видов в сообществе может служить иногда и индикационным признаком,

что было отмечено также Б. В. Виноградовым (1957), С. С. Хохловым (1947), Г. Э. Шульц (1970а). Этот вопрос еще очень мало изучен и требует особого внимания и дальнейшего исследования.

ОБРАБОТКА СОБРАННЫХ МАТЕРИАЛОВ

Данные фенологических наблюдений обычно записываются в тетради или на бланке. Для удобства сравнения этого огромного материала его следует расположить так, чтобы он был легко читаемым. Обработка данных проводится в соответствии с задачей, которую ставит перед собой исследователь. Если задачей является изучение ритма развития видов растений и сопоставление этого ритма с таковым других явлений природы и жизненных процессов растения, то в этом случае лучше составить комбинированные кривые. При изучении ритма развития фитоценоза с целью более глубокого его познания лучшей сводкой показателей являются феноспектры (Gams, 1918; Шенников, 1928; Серебряков, 1947; Шалыт, 1946; Бейдеман, 1954; и др.). Если необходимо сравнить сроки зацветания и плодоношения видов растений разных географических зон, составляются фенокарты зацветания того или иного растения или сроков уборки урожая сельскохозяйственных растений. Фенологические карты можно сопоставить с картами распределения осадков, температуры воздуха, его влажности и прочих климатических показателей. Сравнение дает возможность выявить закономерности в распределении климатических факторов и во времени наступления отдельных фенофаз у растения.

Фенологические кривые

Существует несколько способов составления кривых. Например, (рис. 13), в прямоугольных координатах по оси абсцисс отмечают месяцы, а по оси ординат — число видов, находящихся в данной фазе (Серебряков и Галицкая, 1951; Семенова, 1939, 1962; Бейдеман, 1969; Голубев, 1969). Полученные таким путем кривые наглядно показывают изменение числа цветущих видов по месяцам. Если параллельно наблюдениям над растением проводилось изучение и других природных явлений, то, нанеся показатели последних на графики, можно сопоставить их друг с другом. Полезно поместить на один и тот же график, например, температуру воздуха и количество цветущих экземпляров растений разных видов или одного вида в фитоценозе. Аналогичное сопоставление можно провести с влажностью почвы, глубиной залегания грунтовых вод, а также с процессами, происходящими в самом растении, наблюдаемыми параллельно фенофазам, например интенсивностью транспирации. Такие комбинированные графики очень наглядно показывают соответствие чередования фенофаз с другими природными явлениями.

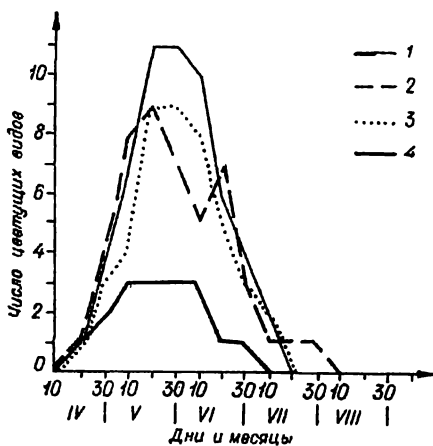


Рис. 13. Кривые цветения болотных растений в Подмоскowie (по Серебрякову и Галицкой, 1951).

1 — цветение растений Калифовского мезотрофного болота; 2 — то же, Балашихинского мезотрофного болота; 3 — то же, Балашихинского приозерного болота; 4 — то же, Луцинского верхнего болота.

На примере рис. 15 видно, как на график одновременно накладываются кривые цветения и плодоношения тропических лесов и кривые распределения осадков и хода среднемесячных температур воздуха. Оказывается, что наибольшее количество цветущих видов приходится на январь, февраль и март, т. е. на месяцы, когда выпадает максимальное количество осадков. Позднее, когда

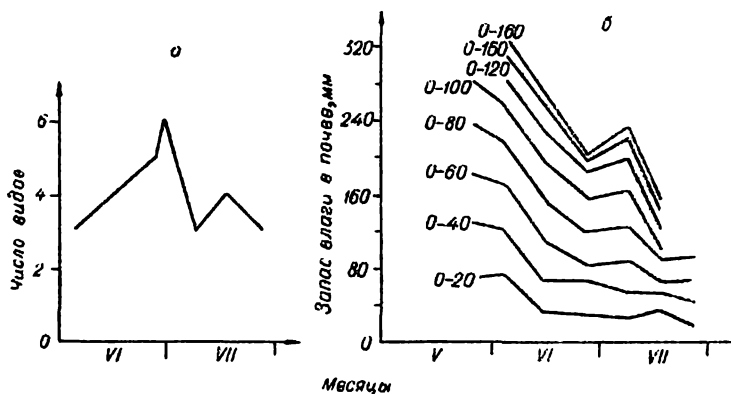


Рис. 14. Кривые цветения разнотравно-пырейного сообщества и запаса влаги в почве (Акмолинская область, Баранкульский район, 1958 г. (по Ян Баочжэнь, 1960).

а — цветение видов; б — запас влаги в почве на разных глубинах (от 0 до 160 см).

В качестве примера можно привести сравнение кривых цветения разнотравно-пырейного сообщества и запаса влаги в почве за сезон вегетации растений 1958 г. в сухих степях в Баранкульском районе Акмолинской области в среднем течении р. Терсаккан — притока р. Ишима (рис. 14).

На рисунке видно, что кривая изменения запаса влаги в течение сезона вегетации растений и кривая изменения количества цветущих видов почти полностью совпадают. С увеличением влаги в почве повышается количество цветущих видов, с уменьшением же ее в середине лета оно снижается. Графики влажности построены по методу, изложенному в статье И. Н. Бейдеман (1965).

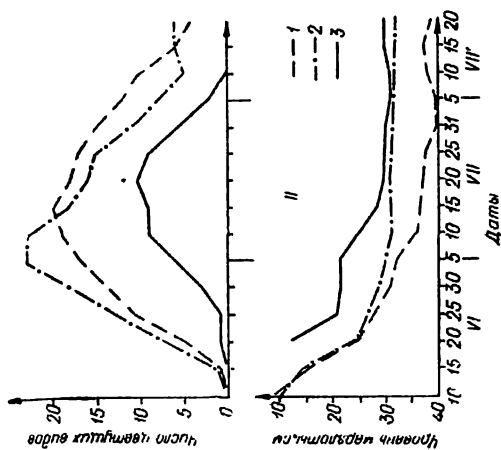


Рис. 16. Цветущие виды (I) и уровень мерзлоты (II) под растительным покровом в разных растительных сообществах (о. Большой Ляховский, 1956 г.) (из Александровой, 1961).

1 — кокуватопатнятая злаково-южиково-ярко (Saxil rotaris Wahl.)-моховая тундра; 2 — полотноная мохово-разнотравная тундра; 3 — злаково-пушицево-гибридное болотце. Уровни мерзлоты на втором графике обозначены теми же значками, что и соответствующие сообщества.

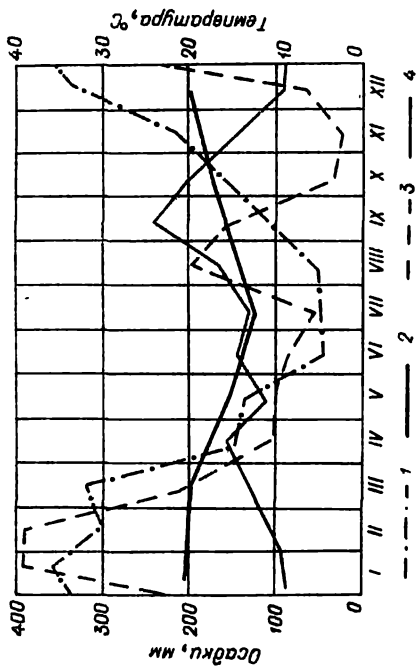


Рис. 15. Распределение осадков, ход среднемесячных температур воздуха и относительное количество цветущих и плодоносящих видов растений в тропическом лесу в окрестностях г. Терезополиса (Бразилия, штат Рио-де-Жанейро) (из Родина, 1956).

1 — осадки; 2 — температура; 3 — цветение; 4 — плодоношение.

да количество осадков резко снижается, происходит столь же резкое уменьшение количества цветущих растений. Кривая плодоношения показывает максимум в конце сухого периода и в начале периода дождей. Кривая среднемесячных температур не имеет таких резких колебаний, как осадки, но все же следует отметить, что периоды наименьшего количества цветущих особей и наименьших среднемесячных температур совпадают.

Не менее интересно сопоставить кривые цветения видов с кривыми глубины залегания мерзлоты в тундрах. Из рис. 16 видно, что кривые цветения тем выше, чем глубже залегает вечная мерзлота. В данном случае основную роль уже играет температура почвы.

Фенологические спектры

Впервые сводные изображения фенологического развития всех видов, входящих в состав фитоценоза, были даны Д. Н. Кайгородовым (Поплавская, 1948) (рис. 17), затем А. В. Крюковым (Поплавская, 1948) (рис. 18). Более совершенные спектры составили Г. Гамс (Gams, 1918), А. П. Шенников (1928), а позднее И. Г. Серебряков (1947), М. С. Шалыт (1946), И. Н. Бейдеман (1954) и др.

Спектр Г. Гамса (Gams, 1918) состоит из горизонтальных полосок, расположенных одна под другой, каждая из которых изображает развитие соответствующего вида (рис. 19). Длина полоски равна годичному периоду, ширина же ее неодинакова и соответствует разным периодам развития растения. Период покоя показан на графике тонкой линией (у многолетников), либо не отмечен вообще (у однолетников). По мере развития растения полоска утолщается и достигает наибольшей ширины в момент цветения, затем она вновь суживается и при затухании жизненных процессов переходит в тонкую линию и обрывается. Весь столбец с горизонтальными полосками делится вертикальными линиями на 12 одинаковых частей (по месяцам года). Спектр Г. Гамса, несомненно, очень нагляден благодаря своей простоте.

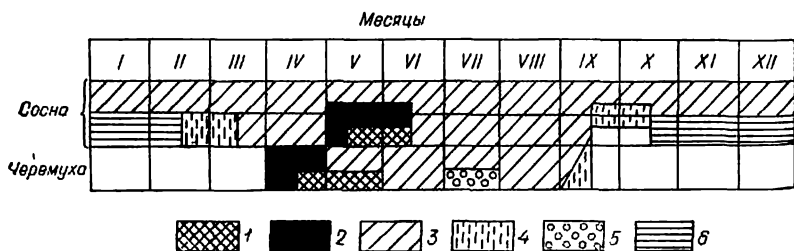


Рис. 17. Феноспектр черемухи и сосны (по Кайгородову из Поплавской 1948).

1 — время цветения; 2 — начало облиствения или охвоения; 3 — полное облиствление; 4 — опадение листьев или хвои; 5 — созревание семян или плодов; 6 — сбор семян или плодов.

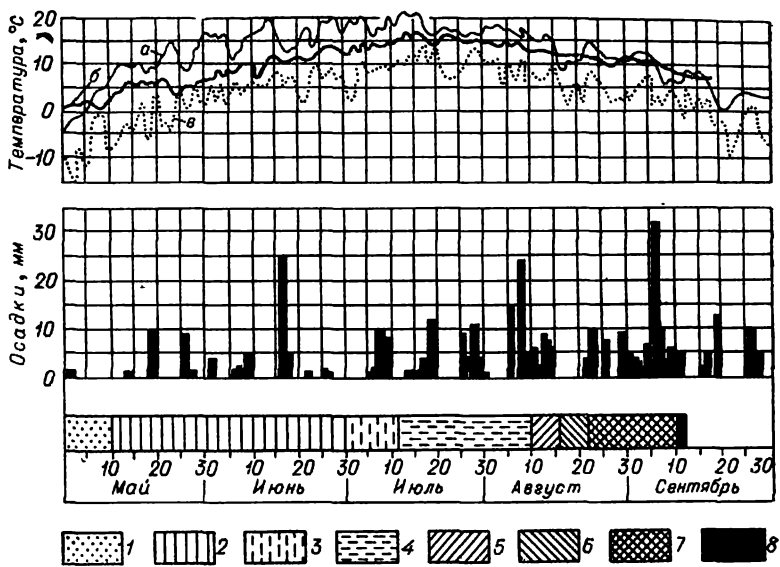


Рис. 18. Феноспектр ржи в Забайкалье (по Крюкову из Поплавской, 1948).

1 — время посева; 2 — период вегетативного развития; 3 — колошение; 4 — цветение; 5 — молочная спелость; 6 — желтая спелость; 7 — полная желтая спелость; 8 — время уборки; а — среднесуточная температура почвы на глубине 20 см; б — среднесуточная температура воздуха; в — абсолютная минимальная температура воздуха.

но в нем есть существенный недостаток: он не ярко выражает отдельные фенофазы и не показывает соотношения между ними для каждого растения. Принцип построения фенологического спектра Г. Гамса и был использован В. Д. Александровой (1961б) в несколько видоизменной форме для растений тундры.

На спектре она изобразила фенологическое состояние вида белой полосой, ширина которой пропорциональна обилию его на местности. Зачерненная часть этой полосы показывает лишь одну фазу — цветение в процентах от общего количества особей, находящихся в разных фазах развития (рис. 20).

Интересна также попытка В. В. Алехина (1938а) дать сводное изображение фенофаз. Применяя фенологические значки и располагая их последовательно во времени, В. В. Алехин составил таблицу (рис. 21), по которой можно судить о развитии растений в фитоценозе. Каждое растение на рисунке представлено полосой, на которой указана длительность вегетативных и генеративных фаз. Последние обозначены фенологическими значками (объяснение значков см. на с. 23), а вегетативные фазы наносятся штриховкой и расположены слева направо.

Наиболее удачны фенологические спектры, предложенные в 1928 г. А. П. Шенниковым (рис. 22). Годичный цикл развития растения изображается в виде горизонтальной полосы (ленты), разделенной на несколько отрезков, условно обозначающих фе-

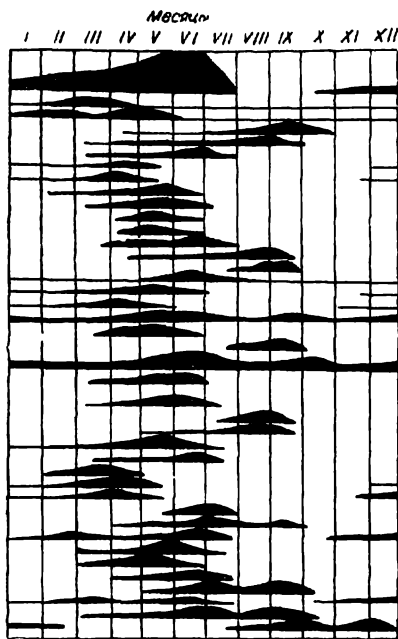


Рис. 19. Феноэкологический спектр ржаного поля в Швейцарии по Гамсу (Gams, 1918).

центу встречаемости особей, остающихся в вегетативном состоянии. На верхней границе видовой спектра отмечается время вступления вида в фазы развития (время появления первых цветущих особей, первых отцветших цветков и пр.), на нижней границе (или на средней горизонтальной линии) — время выхода из фаз (время, когда замечены последние цветущие особи, последние незрелые плоды и т. п.). Точки, определяющие начало одной из фаз и конец предыдущей, соединяются чертой. Таким образом, видовой спектр разделяется на ряд отрезков, соответствующих фазам фенологического развития вида. Линии, разграничивающие фазы, редко вертикальны, обычно они наклонны» (Шенников, 1928, с. 11).

Отрезки спектра закрашиваются в цвет, принятый для обозначения фаз, или заштриховываются, как на рис. 22. А. П. Шенников принимает цвета для отдельных фаз: зеленый — вегетативная фаза; голубой — бутонизация; красный — цветение; светло-желтый — созревание плодов; оранжевый — плодоношение; коричневый — отмирание. Вертикальные линии, пересекающие спектр всего сообщества в целом, разграничивают его фенологические фазы и аспекты.

Использование принципа, положенного А. П. Шенниковым в основу построения фенологических спектров, позволяет полу-

нологические фазы. Эти отрезки располагаются слева направо, начиная с первой весенней фазы и кончая осенним увяданием. Длина каждого из них соответствует (в принятом масштабе) продолжительности фазы. Отрезки окрашиваются в разные цвета или покрываются условной штриховкой. Над спектром помещают шкалу, на которой указаны месяцы и числа. Ширина полос спектров всех видов одного фитоценоза показывает различную их встречаемость в данном ценозе. Наиболее широкие полосы соответствуют 80—100% встречаемости.

«Видовой спектр наиболее распространенных видов (или всех, если возможно) делится горизонтальной линией на две части: верхняя пропорциональна проценту встречаемости особей, проходящих генеративный цикл развития, нижняя — про-

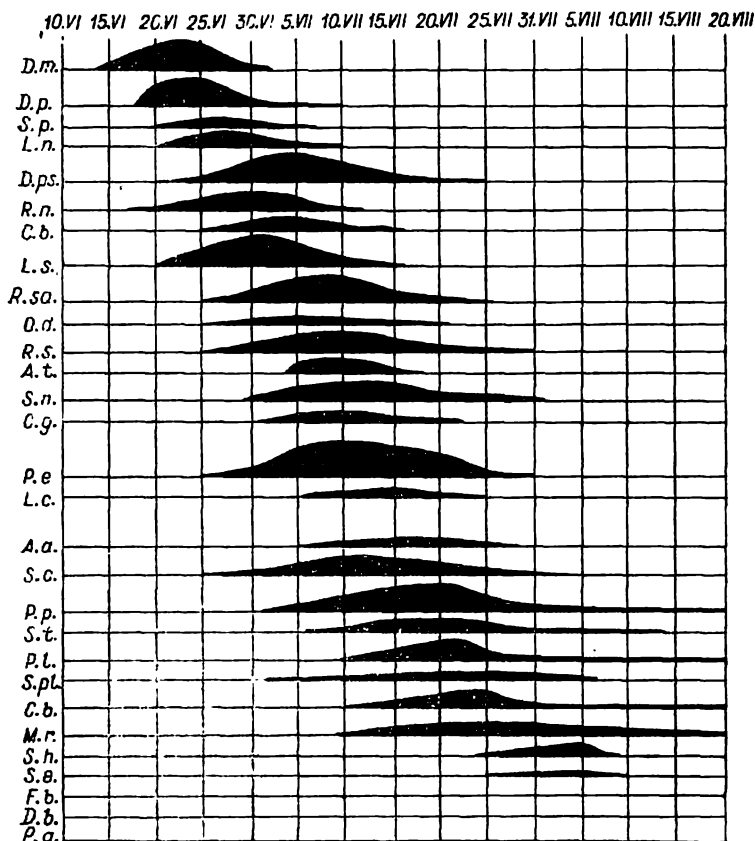


Рис. 20. Спектр цветения полигональной мохово-разнотравной тундры (о. Большой Ляховский, 1956 г.) (по В. Д. Александровой, 1961б).
 Виды: *D. m.*—*Draba micropetala* Hook; *D. p.*—*Draba Pohlei* Tolm.; *S. p.*—*Salix polaris* Wahl.; *L. n.*—*Luzula nivalis* Laest, *D. ps.*—*Draba pseudopilosa* Pohle; *R. n.*—*Ranunculus nivalis* L., *C. b.*—*Cardamine bellidifolia* L., *L. s.*—*Lloydia serotina* (L.) Reichb., *R. sa.*—*Ranunculus sulphureus* Soland., *O. d.*—*Oxyria digyna* (L.) Hill., *R. s.*—*Ranunculus sabini*, *A. t.*—*Androsace trifoliata* Adam, *S. n.*—*Saxifraga nivalis* L., *C. g.*—*Cochlearia groenlandica* L., *P. e.*—*Potentilla emarginata* Pursh, *L. c.*—*Luzula confusa* Lindb., *A. a.*—*Alopecurus alpinus* Smith., *S. c.*—*Saxifraga caespitosa* L., *P. p.*—*Papaver polare*, *S. t.*—*Saxifraga tenuis* (Wahl.) H. Smith, *P. l.*—*Papaver lapponicum* (Tolm.) Nordh., *S. pl.*—*Saxifraga platysepala*, *C. b.*—*Cerastium Bialynickii* Tolm., *M. r.*—*Minuartia rubella* (Wahl.) Graebn., *S. h.*—*Saxifraga hieracifolia* Waldst. et Kit, *S. e.*—*Stellaria edwardsii* R. Br., *F. b.*—*Festuca brevifolia* R. Br., *D. b.*—*Deschampsia brevifolia*, *P. a.*—*Poa alpigena* (Fries.) Lindm.

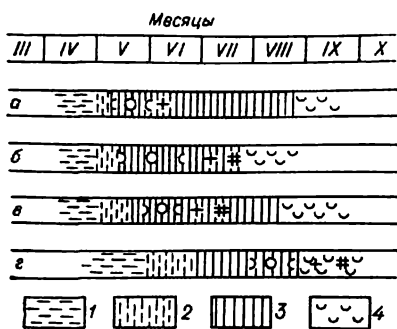


Рис. 21. Фенологический спектр четырех растений (а—д), составленный из значков (по АLEXИНУ, 1938а).

1 — вегетация до появления стебля; 2 — рост стебля; 3 — стебель сформировался; 4 — отмирание листьев и стебля.

чать наиболее определенные результаты. Этот принцип использовали и другие авторы.

М. С. Шалыт (1946, 1960) предлагает ширину полос видовых спектров считать пропорциональной обилию или проективному обилию растений в фитоценозе, а не встречаемости, что, с нашей точки зрения, является более удобным (рис. 23). Кроме того, он рекомендует изменять ширину фенологического спектра в течение вегетации растения пропорционально изменяющемуся проективному обилию последнего. Этот способ выявляет роль вида в сообществе.

На наш взгляд, в методику построения фенологических спектров необходимо внести изменения согласно цифровой записи, предложенной нами для оценки фенофаз при ведении наблюдений в сообществах (см. с. 75—76). При нанесении на спектр отдельных фенофаз для каждого числа месяца (в масштабе) откладываются на широтной части полосы спектра те показатели соотношения фаз данного вида, которые зарегистрированы записью (рис. 24). Так, например, если на данное календарное число в фазе вегетации находится $3/6$ растений и в фазе бутонизации $3/6$, то $3/6$ ширины полосы закрашивают в зеленый цвет (принимая расцветку Шенникова), а $3/6$ — в голубой. Если в следующую дату наблюдений фаза вегетации растения имеет отмет-

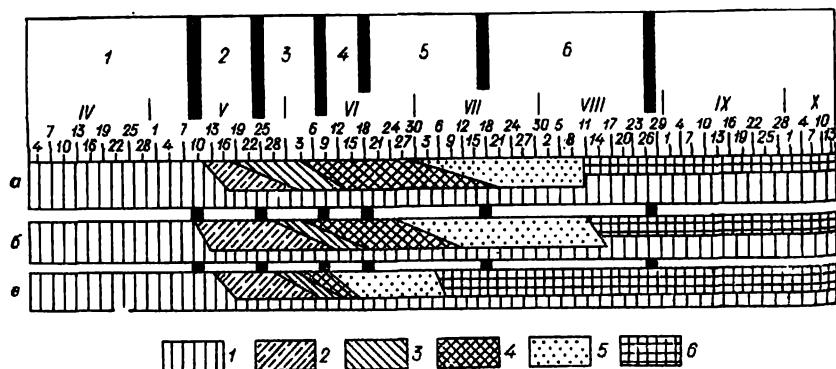


Рис. 22. Фенологический спектр растений из разнотравного лугового сообщества в пойме р. Вологды (по ШЕННИКОВУ, 1928).

1—7 — (в верхней строке) — стадии фенологического развития сообщества. Римские цифры и арабские между ними — месяцы и числа. а — *Glechoma hederacea* L., б — *Geum rivale* L.; в — *Taraxacum vulgare* (Lam.) Schred; 1 — вегетативная фаза; 2 — бутонизация; 3 — цветение; 4 — созревание плодов; 5 — обсеменение; 6 — отмирание.

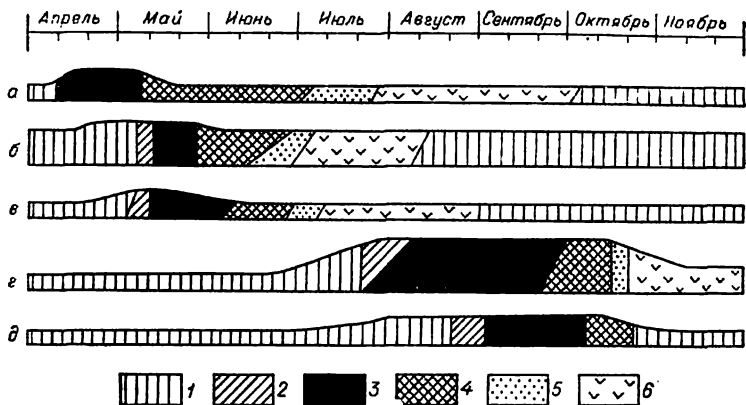


Рис. 23. Фенологический спектр ковыльно-типчаковой степи (Аскания-Нова) (по Шалыту, 1946).

а — *Iris pumilla* L.; б — *Festuca sulcata* Hack; в — *Carduus uncinatus* M. B.; г — *Galatella villosula* Novopokr; д — *Artemisia austriaca* Jacq.; 1 — вегетативное состояние; 2 — бутонизация; 3 — цветение; 4 — созревание; 5 — обсеменение; 6 — отмирание. Ширина полосы соответствует проектному обилию вида, %.

ку 2, бутонизации — 3 и цветения — 1, то 2/6 ширины видового спектра закрашиваем зеленой краской, 3/6 — голубой и 1/6 — красной. Затем путем интерполяции соединяем линиями зеленые части спектра с зелеными, голубые с голубыми, красные с красными или отрезки с соответственной штриховкой.

Используя бланки, предложенные З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой (1960), в которых фенофазы отмечаются по десятибальной шкале, следует делить широтную часть фенологического спектра на десять или девять отрезков (рис. 25).

Предложенный нами метод построения фенологического спектра позволяет более правильно установить характер прохождения фенофаз во времени, чем метод построения феноспект-

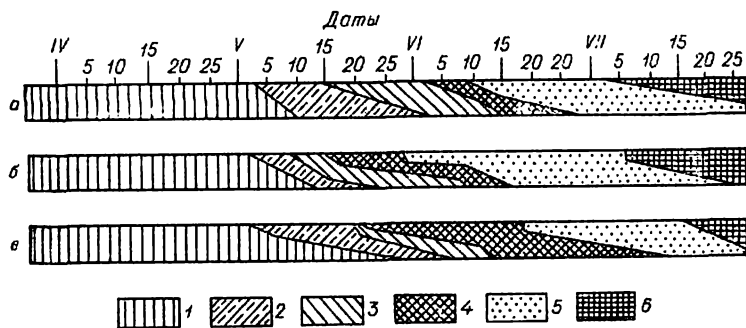


Рис. 24. Фенологический спектр трех эфемеров Кура-Араксинской низменности (ориг.).

а — *Astragalus hamosus* L.; б — *A. cruciatus* Link.; в — *Eremopyrum triticeum* (Gaertn.) Nevski; 1 — вегетативная фаза; 2 — бутонизация; 3 — цветение; 4 — плодоношение; 5 — обсеменение; 6 — отмирание.

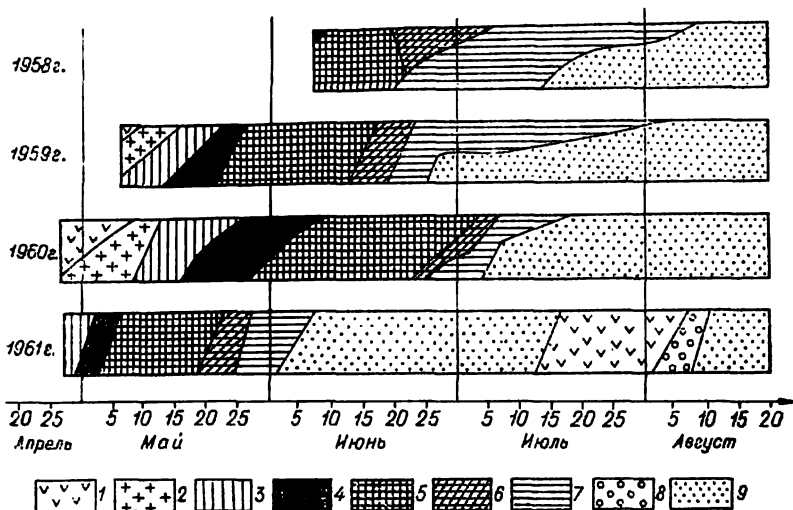


Рис. 25. Фенологический спектр *Androsace turczaninovii* Freyn в типчаково-сублесингианово-полынно-спирейном сообществе, Карагандинская область, 1958—1961 гг. (ориг. рис. З. Г. Беспаловой и И. В. Борисовой).

1 — вегетативная фаза; 2 — отрастание цветочных побегов; 3 — бутонизация; 4 — цветение; 5 — плодоношение при зеленых стеблях; 6 — плодоношение при сухих стеблях; 7 — обсеменение при сухих стеблях; 8 — подсыхание; 9 — относительный покой.

ров А. П. Шенникова, и дает возможность на каждое календарное число видеть истинное соотношение фенофаз у любого вида растения. При сопоставлении двух спектров, показывающих изменение сроков фенофаз при разных экологических условиях, легко устанавливается разница в прохождении фенофаз у одних и тех же видов в разных условиях среды.

Фенологический спектр наглядно показывает продолжительность отдельных фаз, время вступления каждого вида в ту или иную фазу и характер их протекания (быстрое чередование или растянутое прохождение), особенности ритма развития отдельных видов и целых групп растений и экологически равноценных видов. Сравнивая спектры развития одного и того же фитоценоза за несколько лет, легко установить изменения в ритме развития растений в разные годы.

А. П. Шенников предлагает давать обобщенные спектры, менее громоздкие и более удобные для сопоставления с климатическими и эдафическими факторами. В этом случае продольные полосы изображают спектры стадий* сообщества: начало весны, середину весны и т. д. «В них вписаны в виде трапеции фазы цветения растений соответственных стадий. Точки, определяющие место и форму этих трапеций, таковы: верхняя левая точка — время начала цветения наиболее раннего из видов, цветущего»

* Под стадиями надо понимать сезонность в развитии сообщества.

ших в данную стадию; верхняя правая точка — конец цветения вида, наиболее рано отцветающего в ту же стадию; нижняя левая точка — начало цветения наиболее поздно зацветающего вида; нижняя правая точка — конец цветения наиболее поздно отцветающего вида. Так определяются границы фазы во времени» (Шенников, 1928, с. 17). На этих же обобщенных спектрах помещают количество осадков и температуру воздуха, а также кривую цветения, определяемую числом цветущих видов в каждый срок наблюдения. А. П. Шенников (1928) рекомендует подобным же образом изображать ход фенологического развития на фоне других факторов, например влажности почвы, воздуха, температуры почвы и т. д. (рис. 26).

Некоторые авторы (Смирнова-Гараева, 1960; Шелле, 1961 и др.) располагают фенофазы по кругу. При таком изображении сопоставление прохождения фенофаз у разных видов наглядно. Однако соотношение между различными фенофазами у популяции вида на таком спектре нельзя показать (рис. 27).

В отличие от предыдущих авторов у И. Г. Серебрякова (1947) для более дробного рассмотрения фенофаз на фенологический спектр наносятся (рис. 28) образование зачатков почвенных чешуй, зеленых листьев, зачатков соцветий и характер почек возобновления. Развитие листового аппарата изображается в форме

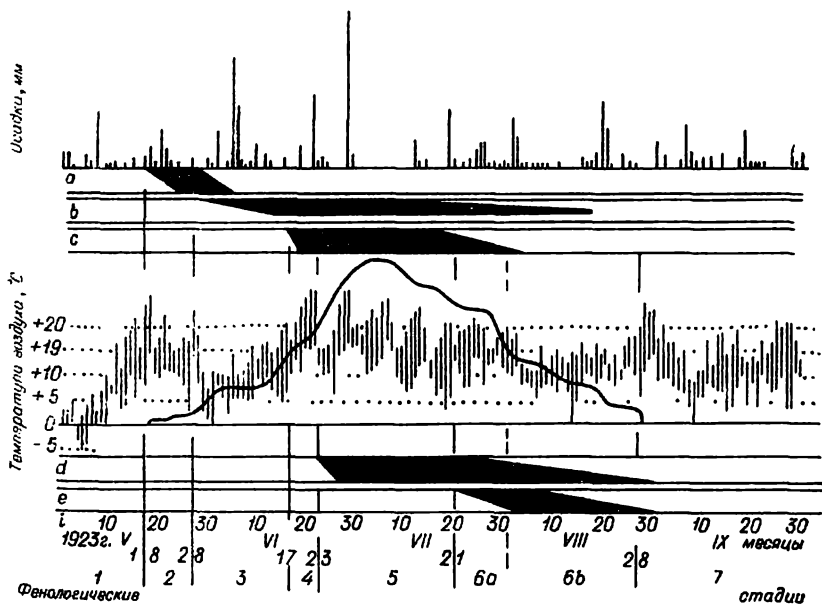


Рис. 26. Обобщенный спектр лугового сообщества (по Шенникову, 1928). а — спектры сообщества начала весны, середины весны и т. д. Вертикальные линии между спектрами — посуточные температуры воздуха (верхние концы линий — максимальные, нижние — минимальные). Кривая линия — «кривая цветения», определяемая числом цветущих видов на каждый срок наблюдений. Под спектром — числа в месяцы в течение периода цветения сообщества и деление его на фенологические стадии, или «времена года» (1, 2.....7):

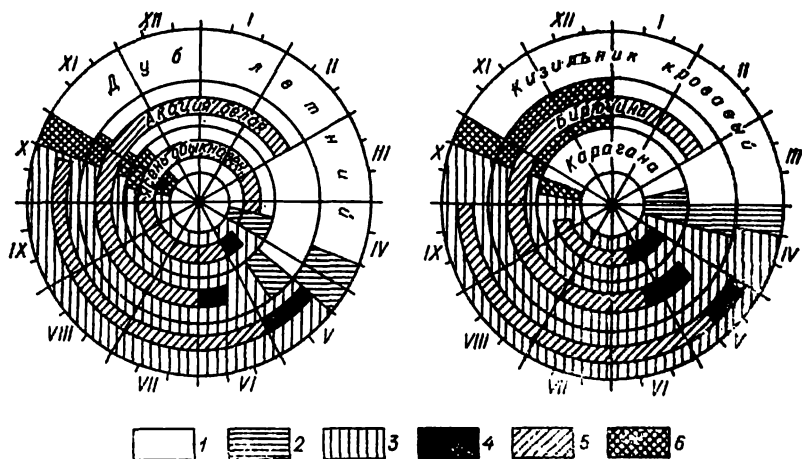


Рис. 27. Феноспектры основных древесных и кустарниковых пород в Криворожье (по Смирновой-Гараевой, 1960).

1 — зимний покой; 2 — пробуждение почек; 3 — вегетация; 4 — цветение; 5 — плодоношение; 6 — листопад.

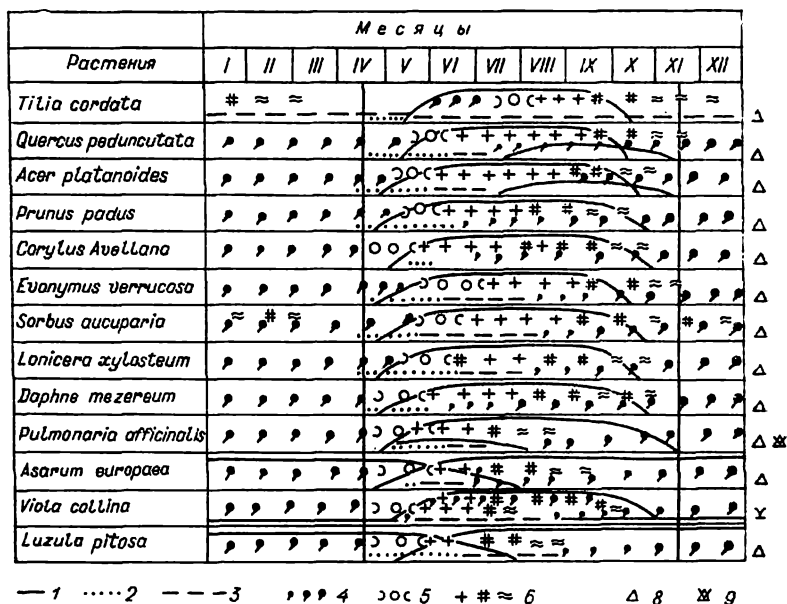


Рис. 28. График сезонного развития растений липового леса (Подмосковье) (по Серебрякову, 1947).

1 — изменение листовой поверхности; 2 — образование зачатков почечных чешуй; 3 — образование зеленых листьев; 4 — образование зачатков соцветий и цветков; 5 — начало и окончание цветения; 6 — созревание плодов и семян и обсеменение; 7 — почки открытые; 8 — почки закрытые; 9 — почки, пролептически раскрывающиеся.

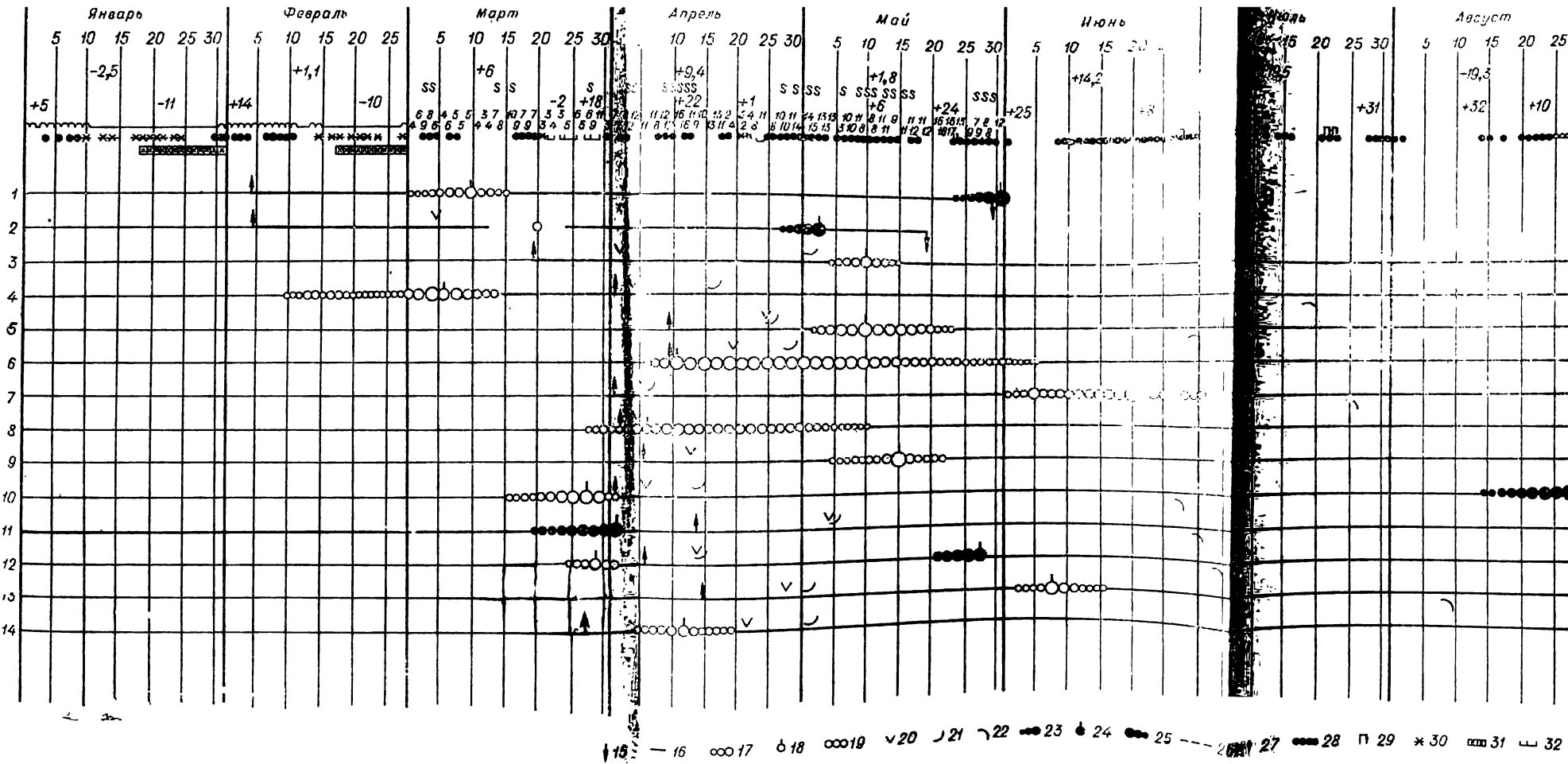
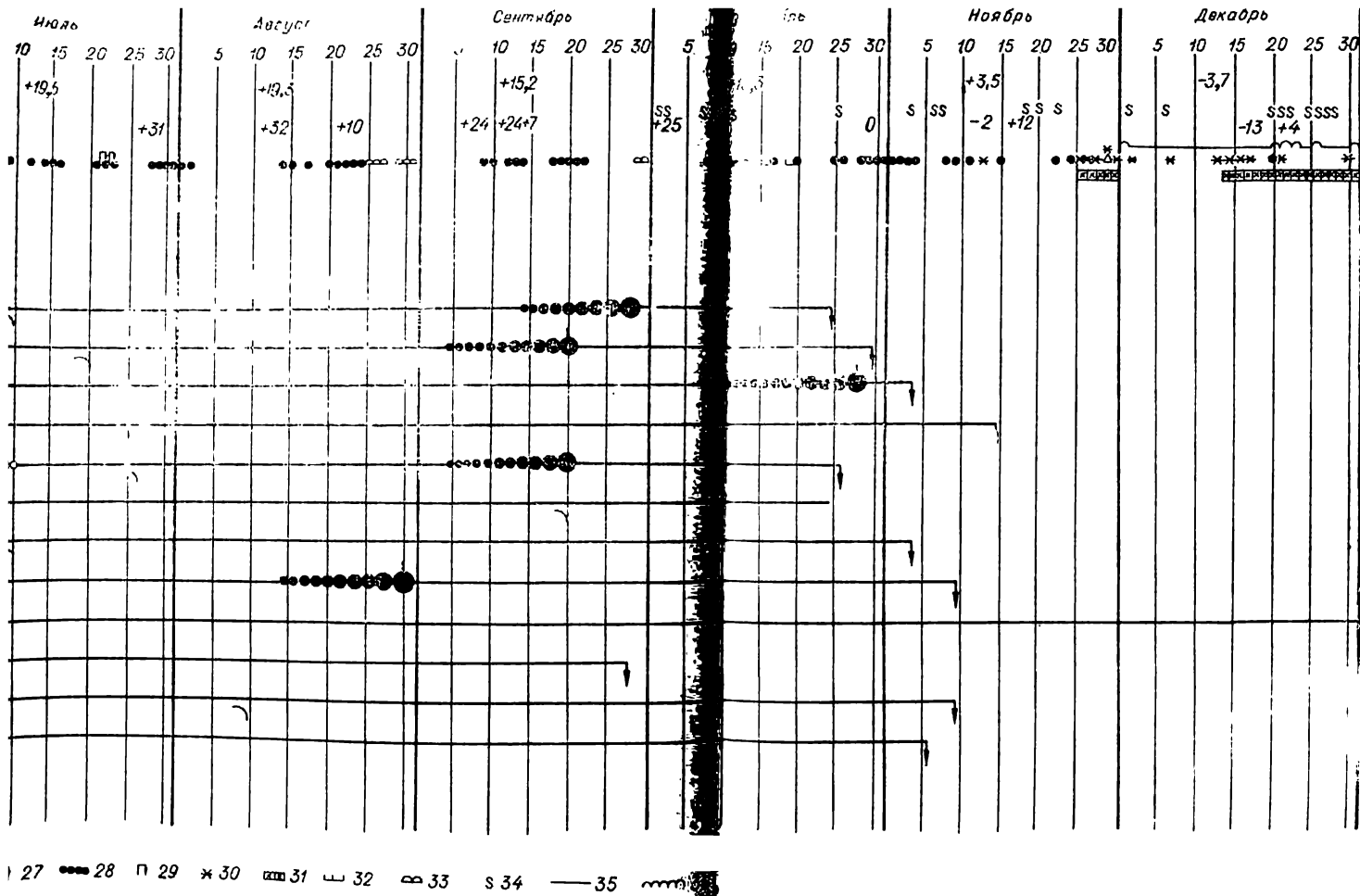
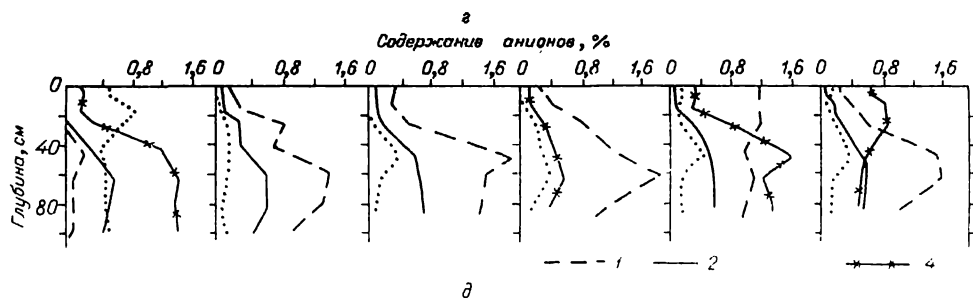
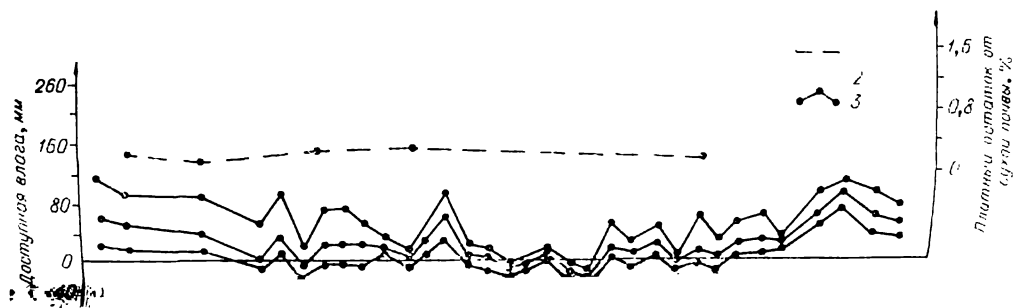
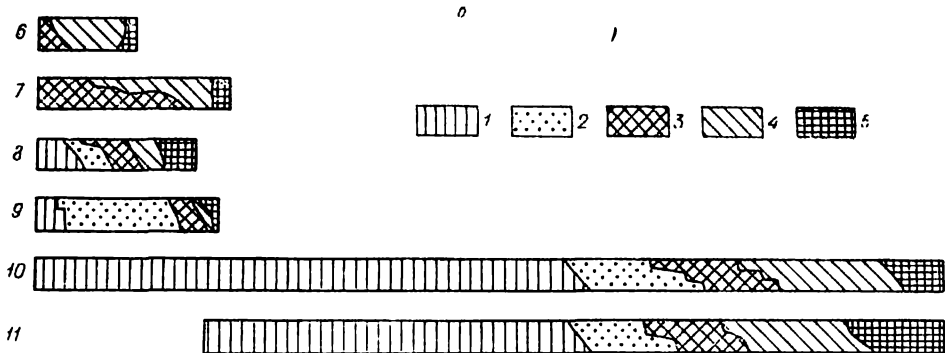
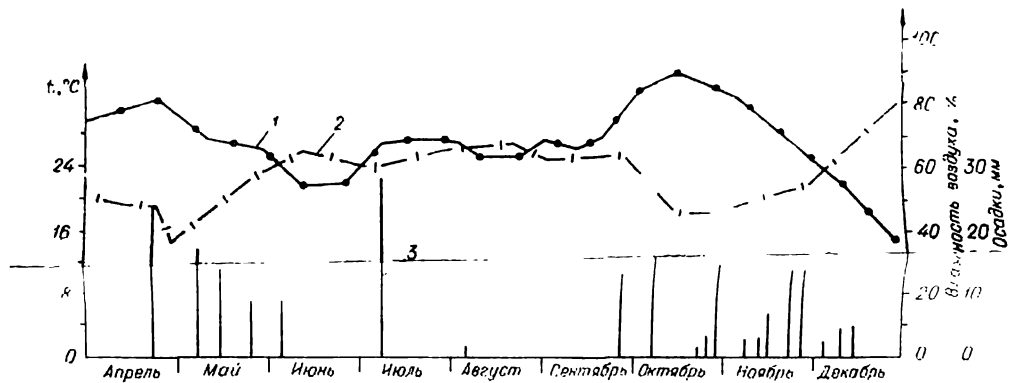


Рис. 29. Смены феллофаз у разных видов в ботаническом саду г. Цюриха в течение сезона 1933: 1 — *Galanthus nivalis* L.; 2 — *Eranthis hiemalis*; 3 — *Berberis vulgaris* L.; 4 — *Corylus avellana* L.; 5 — *Citrus trifoliata*; 6 — *Magnolia grandis*; 7 — *Saxifraga oppositifolia* L.; 8 — *Forsythia viridissima*; 9 — *Robinia Pseudacacia* L.; 10 — *Larix decidua* Mill.; 11 — появление верхушечной почки у травянистых растений; 12 — начало фотосинтеза; 13 — раздвигание почечных чешуй у деревьев; 14 — начало листопада; 15 — последние плоды; 16 — начало фотосинтеза у травянистых растений; 17 — начало листопада; 18 — последние плоды; 19 — начало листопада; 20 — последние плоды; 21 — начало листопада; 22 — последние плоды; 23 — начало листопада; 24 — последние плоды; 25 — последние плоды; 26 — последние плоды; 27 — последние плоды; 28 — последние плоды; 29 — последние плоды; 30 — последние плоды; 31 — последние плоды; 32 — последние плоды.



ду г. Цюриха в течение сезона 1933 г. (по Деникеру, 1947).

cus nigra L., 8 — *Forsythia viridissima*; 9 — *Cerois siliquastrum*; 10 — *Cornus* sp.; 11 — *Hedera helix* L.; 12 — *Ulmus scabra* Mill, 13 — *Prunus* sp.; 14 — *Malus domestica* Borkh.; 15 — *Malus domestica* Borkh.; 16 — начало фотосинтезирующей деятельности; 17 — первые раскраски листьев; 18 — полное цветение; 19 — последние цветки; 20 — развернутая температура выше 0° С. Мелкие цифры над спектром — средние суточные температуры; крупные цифры — месячные температуры максимумов.



кривых. Почки возобновления обозначаются с помощью четырех значков. Пунктир показывает период формирования почечных покровов, начало которого, как правило, относится к лету предыдущего года. Кривая линия указывает на наличие зачатков соцветий и цветков. Цветение и плодоношение показано значками В. А. Алехина. Справа от феноспектра изображены разные типы почек.

Предлагаемая И. Г. Серебряковым система изображения сезонного развития растений заслуживает внимания. Следует рекомендовать данный метод для подробного изучения растений в этом направлении в разных зонах Советского Союза.

Изучение методом И. Г. Серебрякова типов почек возобновления и развития листовой поверхности при фенологических наблюдениях у растений разных зон представит большой интерес для познания закономерностей развития почек у пустынных, степных, арктических и лесных растений.

Из зарубежной литературы заслуживает внимания метод изображения фенофаз в виде своеобразного спектра, применяемый А. У. Деникером (Daniker, 1947). А. У. Деникер проводил наблюдения над растениями в парке ботанического сада в Цюрихе в 1931—1940 гг. К работе автор приложил таблицы-спектры, в которых показано развитие разных видов в один год и одного вида в разные годы (рис. 29). Разные фенофазы растений графически изображены значками на прямой линии и сочетаются с обозначением метеорологических показателей. Цветение изображено светлыми кружками, размер которых увеличивается по мере повышения его интенсивности. Плодоношение обозначается затемненными кружками и т. д. Существенным недостатком в системе обозначений А. У. Деникера является отсутствие значков, показывающих развитие почек и появление бутонов. Однако в целом способ изображения фенофаз у Деникера представляет интерес и может быть использован для построения феноспектров при изучении фенологии отдельных видов растений. Для построения феноспектра растительного сообщества этот способ менее пригоден, так как не позволяет показать обилие видов.

В работе И. А. Грудзинской (1960) предлагается иное изображение фенологического развития растений. Автор считает, что при проведении фенологических наблюдений встречается ряд трудностей, связанных с неодинаковым прохождением фенологических фаз у отдельных растений в составе популяций. Фенологическая неоднородность популяции затрудняет ведение наблюдений и последующее изображение сезонного развития растений в фенологических спектрах. На спектрах можно показать, по мнению автора, только смену фаз одной группы популяций. Если популяция фенологически неоднородна, то развитие нескольких групп одного вида в одной популяции уже невозможно отразить на феноспектре, особенно если некоторые фенофазы протекают параллельно. Например, развитие листовой поверхности и цветение и т. д.

И. А. Грудзинская предлагает применять кривые для обозначения фенологии популяции вида в сезонном развитии, которые следует строить аналогично кривым И. Г. Серебрякова (1947) для листообразования.

Фенологическое состояние каждой популяции изображается тремя кривыми, расположенными друг над другом (рис. 30). Нижняя часть графика показывает сезонное изменение листовой поверхности (как и на графике И. Г. Серебрякова), средняя — цветение, верхняя — плодоношение. Кривые построены следующим образом: по горизонтали отложено время (месяцы), по вертикали отдельно для каждой фазы — процент экземпляров вида, находящихся в данной фазе. Осенние и весенние генерации листьев обозначены на рисунке сплошными, пунктирными или штрихпунктирными линиями. Осеннее уменьшение листовой поверхности у древесно-кустарниковых пород дается двумя линиями: сплошная показывает уменьшение зеленой листовой поверхности, точечная пунктирная — опад пожелтевших листьев.

Для показа развития почек можно применять значки Серебрякова. Автор считает, что предлагаемые им кривые могут быть использованы также и для изображения фенологии отдельных особей. В таком случае по вертикали в процентах откладывается степень выраженности данной фазы у отдельной особи. Рассмотрение представленных кривых (см. рис. 30) показывает, что «...кривые сезонного развития дают возможность отобразить характер протекания и длительность отдельных фенологических фаз у растений: захождение фенофаз друг за друга, одновременность прохождения нескольких фаз, прерывистое их развитие и т. п. При помощи кривых для каждой популяции можно показать развитие нескольких основных генераций, время появления всходов и побегов вегетативного возобновления. Если принять численность популяции в определенный год за 100% и в соответствии с этим строить кривые на следующие годы, то кривыми можно показать динамику данной популяции по годам»*.

Предложенный метод изображения сезонного развития популяции является, по-нашему мнению, интересным и наглядным. Особенно важно то, что этот способ позволяет подробно изучить популяцию, уловить неодновременность прохождения фенологических циклов различными экземплярами вида. Мы рекомендуем ввести в практику фенологических наблюдений метод, предложенный И. А. Грудзинской, для более наглядного сопоставления протекания разных фенофаз и их изменения во времени у популяций.

Все вышеизложенные методы изображения феноспектров применяются многими ботаниками в Советском Союзе. Метод А. П. Шенникова, предложенный в 1928 г., надо считать наиболее наглядным, он широко вошел в геоботаническую практику, и им

* И. А. Грудзинская. Сезонное развитие растений в степных лесонасаждениях и изображение его при помощи кривых. — В кн.: Труды фенологического совещания. Л., 1960, с. 364.

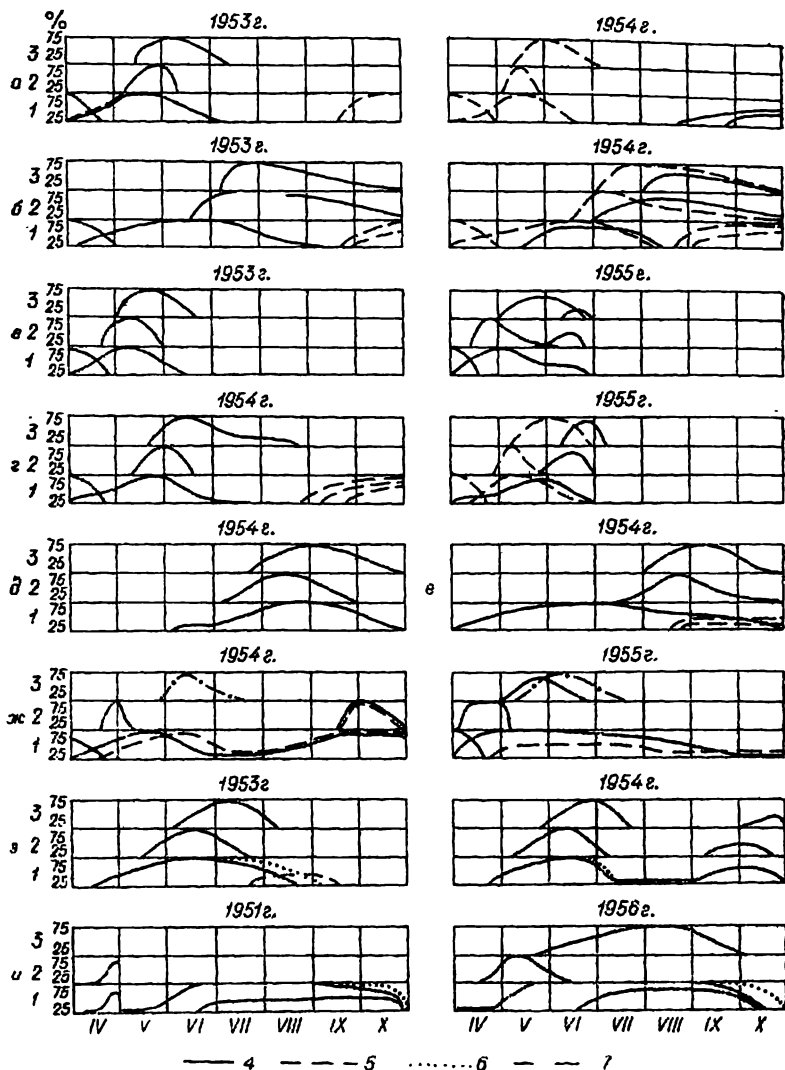


Рис. 30. Кривые сезонного развития растений (по Грудзинской, 1960).
 а — *Lamium amplexicaule* L.; б — *Consolida arvensis* Op.; в — *Thlaspi perfoliatum* L.; г — *Thlaspi arvense* L.; д — *Amaranthus retroflexus* L.; е — *Taraxacum serotinum* (Waldst et Kit.) Poir.; ж — *Viola ombigua* Waldst. et Kit.; з — *Caragana arborescens* Lam.; и — *Quercus robur* L.; 1 — листообразование; 2 — цветение; 3 — плодоношение; 4, 5 — генерация листьев; 6 — опад пожелтевших листьев; 7 — семена из клейстогамных цветков.

следует пользоваться и впредь для изображения смены фенофаз во времени у сообщества.

Модификации этого метода, предложенные М. С. Шалытом и нами, могут применяться в случае необходимости показать изменение обилия растений и характер смен фенофаз при фенологическом изучении растений.

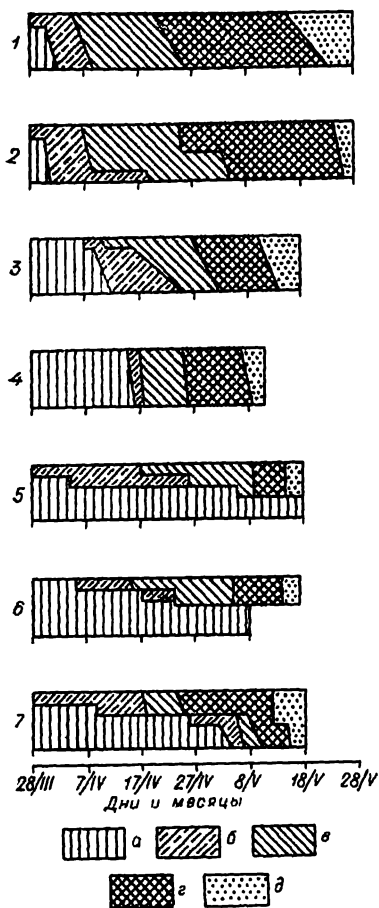


Рис. 31. Фенологические спектры мятлика луковичного (*Poa bulbosa* L.) на разных почвах (ориг.)

1, 2 — почвы серо-коричневые; 3, 4 — то же, луговые; 5—7 — солонец; а — вегетативная фаза; б — бутонизация; в — цветение; г — плодоношение; д — обсеменение.

Изучение феноспектров одного и того же вида, произрастающего на разных почвах, позволяет дать его эдафо-экологическую характеристику. При одинаковых климатических условиях, но на разных почвах наступление фенофаз происходит в разное время, а получаемые фенологические спектры различаются не только протяженностью фенофаз во времени, но и соотношением между ними. На рис. 31 представлены феноспектры мятлика луковичного (*Poa bulbosa* L.), растущего на разных почвах, полученные в одном географическом пункте, в один сезон вегетации и в одни сроки наблюдений. Фенологические спектры его значительно различаются, и их рассмотрение позволяет выявить благоприятные для мятлика почвенные условия с определенными химическими и физическими показателями. В данном случае феноспектр является способом эколого-эдафического изучения растения и сообществ.

В связи с этим следует рекомендовать совмещение и дальнейшее сопоставление фенологических спектров и кривых цветения, климатических и гидрологических факторов на одном графике. В результате таких сопоставлений отчетливо видна зависимость сезонного развития растений от факторов среды. Н. Т. Нечаева (1960) очень удачно совместила на фенологическом спектре динамику урожайности кормовой массы *Carex physodes* M. В. в различные периоды вегетации и фазы развития растения (рис. 32) в разные годы. Это дает автору возможность сопоставить запас фитомассы при разных сроках развития растения и ее изменение в течение года и в разные годы. Приведем несколько совмещенных графиков, построенных на основании материала, собранного нами в Кара-Аркаксинской низменности, и данных, полученных Ян Бао-чжэнь в сухих степях Центрального Казахстана и В. Н. Моложниковым — в Байкальской котловине.

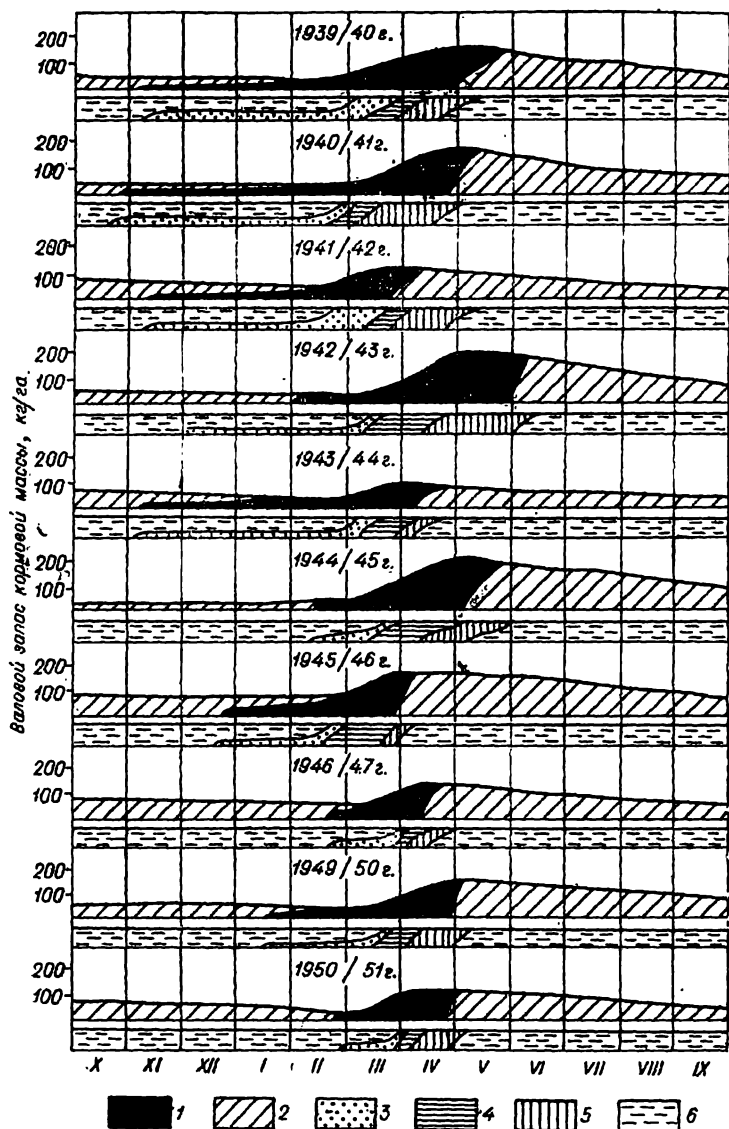


Рис. 32. Фенология и динамика кормовой массы *Carex physodes* М. В. в различные вегетационные годы (саксаулово-иловые пастбища на юго-востоке Каракумов, Кызылча-Боба) (из Нечаевой, 1960).

1 — зеленый корм; 2 — сухой корм; 3 — вегетация; 4 — цветение; 5 — плодоношение; 6 — сухой корм.

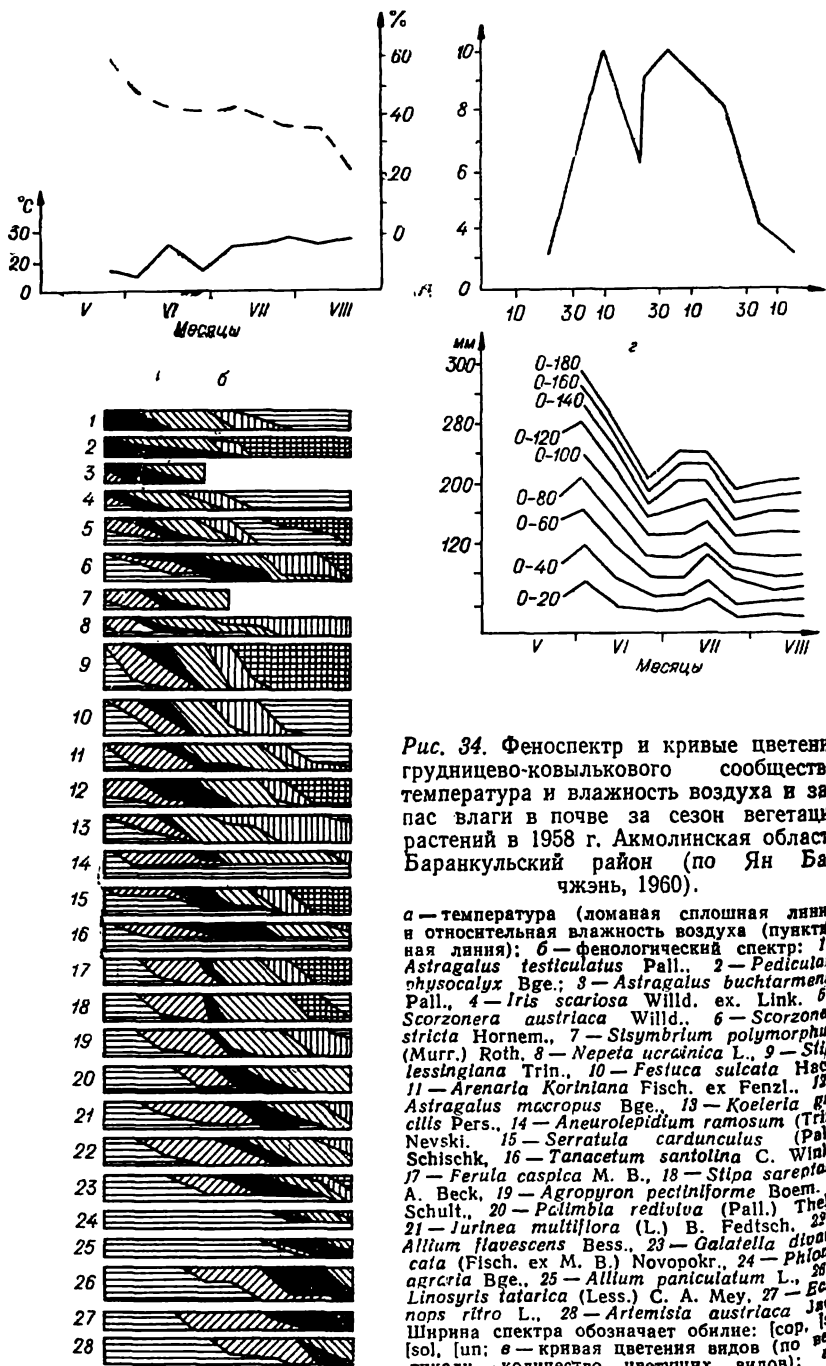


Рис. 34. Феноспектр и кривые цветения грудницево-кобыльского сообщества, температура и влажность воздуха и запас влаги в почве за сезон вегетации растений в 1958 г. Акмолинская область, Баранкульский район (по Ян Баочжэнь, 1960).

а — температура (ломаная сплошная линия) и относительная влажность воздуха (пунктирная линия); б — фенологический спектр: 1 — *Astragalus testiculatus* Pall., 2 — *Pedicularis physocalyx* Bge.; 3 — *Astragalus buchtarmensis* Pall., 4 — *Iris scariosa* Willd. ex Link., 5 — *Scorzonera austriaca* Willd., 6 — *Scorzonera stricta* Hornem., 7 — *Sisymbrium polymorphum* (Murr.) Roth., 8 — *Nepeta ucrainica* L., 9 — *Stipa lessingiana* Trin., 10 — *Festuca sulcata* Hack., 11 — *Arenaria Korintiana* Fisch. ex Fenzl., 12 — *Astragalus macropus* Bge., 13 — *Koeleria gracilis* Pers., 14 — *Aneurolepidium ramosum* (Trin.) Nevski., 15 — *Serratula cardunculus* (Pall.) Schischk., 16 — *Tanacetum santolina* C. Willd., 17 — *Ferula caspica* M. B., 18 — *Stipa sareptana* A. Beck., 19 — *Agropyron pectiniforme* Boem. et Schult., 20 — *Ptilimbia rediviva* (Pall.) Thell., 21 — *Lurinea multiflora* (L.) B. Fedtsch., 22 — *Allium flavescens* Bess., 23 — *Galatella divaricata* (Fisch. ex M. B.) Novopokr., 24 — *Phlomis agraria* Bge., 25 — *Allium paniculatum* L., 26 — *Linosyris tatarica* (Less.) C. A. Mey., 27 — *Echinops ritro* L., 28 — *Artemisia austriaca* Jacq. Ширина спектра обозначает обилие: [cop, [sp, [sol, [up, [v — кривая цветения видов (по вертикали — количество цветущих видов); г — кривые запаса влаги в почве на разных глубинах почвенного профиля (от 0 до 180 см).

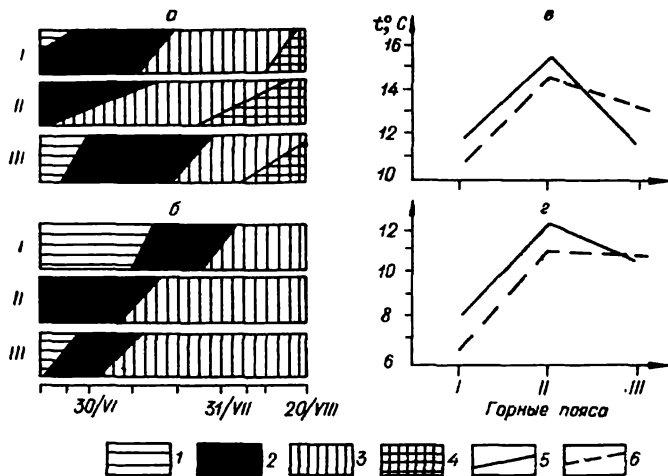


Рис. 35. Сезонное развитие растений в различных поясах гор на макросклонах Байкальской котловины. Долина р. Шумилихи 1968 г. (ориг. рис. В. Н. Моложникова).

а — сезонное развитие бадяна — *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch.; б — сезонное развитие брусники — *Vaccinium vitis-idaea* L.; в — среднемесячная температура за июль в различных поясах гор; г — среднемесячная температура за август в различных поясах гор; 1 — бутонизация; 2 — цветение; 3 — плодоношение; 4 — осыпание плодов; 5 — температура воздуха на высоте 25 см; 6 — температура поверхности почвы; I — альпийско-субальпийский пояс, заросли кедрового стланика; II — горнолесной пояс, сосняк чернично-зеленомошный; III — ложноподгольцовый пояс на берегу Байкала, заросли кедрового стланика.

Первый совмещенный график (рис. 33) содержит данные по температуре, относительной влажности воздуха и количеству выпадающих осадков. Ниже помещен фенологический спектр карганно-полынного (*Artemisia fragrans* Willd, *Salsola dendroides* Pall.) сообщества, под которым расположен график изменения доступной влаги и плотного остатка в различных слоях почвы*. На этом же рисунке дан график изменения в почвенном профиле катионов и анионов и, наконец, в самом низу — график изменения глубины грунтовых вод от поверхности почвы.

Рассмотрение такого совмещенного графика позволяет выявить, что в период максимального количества осадков и самого близкого к поверхности стояния уровня грунтовых вод цветет и плодоносит большое количество эфемеров, первого июля все они заканчивают цикл своего развития. С уменьшением количества осадков, заглублением грунтовой воды, а также с падением запаса влаги в почве ниже мертвого запаса наступает перерыв в развитии растений. Один вид *Salsola dendroides* Pall. — фреатофит, контактирующий корнями с грунтовой водой, бутонизирует и цветет с конца августа до ноября. С выпадением осенью осадков несколько повышается уровень грунтовых вод и количество

* Построение графика доступной влаги см. И. Н. Бейдеман (1956).

доступной влаги в почве. В это время начинает плодоносить *Salsola dendroides* Pall. и цветы *Artemisia fragrans* Willd. Из этого же графика видно, что в грунтовых водах количество плотного остатка летом и осенью возрастает. В почве же на глубине 0—20 см оно почти не изменяется, а на глубине 20—100 см летом возрастает. Итак, из этого примера можно сделать вывод, что такие сопоставления дают возможность легко расшифровывать эколого-фенологическую сущность развития сообщества во времени. Второй пример заимствуем из работы Ян Бао-чжэнь (1960) в Центральном Казахстане (рис. 34). Ею представлено на феноспектре грудницево-ковыльковое сообщество, температура и влажность почвы, кривая цветения видов и запас доступной влаги в почве.

Совмещенный график (рис. 35), выполненный В. Н. Моложниковым*, показывает изменение в фенологии видов на разных высотах гор над Байкалом в дельте реки Шумилихи и температурные условия в различных поясах гор.

Совмещенный график позволяет уяснить, за счет каких видов были пики в кривой цветения. Кроме того, при сопоставлении последней с изменением запаса влаги в почве выявляется, что они тесно связаны между собой, как на это указывалось выше.

АСПЕКТИВНОСТЬ И РИТМ РАЗВИТИЯ

Наблюдая за развитием сообщества в течение вегетационного периода, можно заметить, что его видовой состав существенно меняется в разные моменты вегетационного сезона. В зависимости от времени года то один, то другой вид вступает в фазу цветения, поэтому растительные сообщества в различные сезоны года имеют неодинаковый вид и представляют разные физиономические картины или, как их принято называть, аспекты.

Следовательно, для получения полного представления о каком-либо сообществе недостаточно изучить его лишь в какой-то произвольно выбранный момент, а необходимо проследить за происходящими в нем изменениями в течение всего вегетационного периода. Смена фенологического развития видов во времени не является случайной. В. Н. Сукачев (1928) считает, что исторический процесс существования растительных сообществ во времени, когда вся эволюция растений протекала под влиянием не только внешних условий, но и фитоценологических отношений, привел к тому, что в строении сообществ осуществляется принцип возможности существования бок о бок большого числа индивидуумов. Этот принцип выражается в периодической смене аспектов, т. е. сезонном изменении сообщества. К такому же выводу приходит Н. С. Камышев (1958), изучавший фенологию расте-

* Приношу благодарность В. Н. Моложникову за предоставление оригинального рисунка.

** Фитоценологические отношения — отношения между растениями внутри фитоценоза, т. е. растительного сообщества.

ний Каменной степи. Он пишет, что ритмы развития отдельных видов, последовательность их развития, а значит, смена аспектов во времени, зависят в основном от истории развития растительного покрова степей.

Ритм цветения растений на примере Стрелецкой степи, аспектность и классификация ритмов подробно рассмотрены в работе В. Н. Голубева (1965). Для Центральной лесостепи автор выделяет растения по следующим циклам цветения: 1) весеннего, 2) весенне-летнего, 3) летнего, 4) летне-осеннего, 5) осеннего, 6) весенне-летне-осеннего.

Б. А. Быков (1957) считает, что изменение нормального чередования аспектов стоит в прямой зависимости от более существенных явлений: от изменения флористического состава сообществ и от их сукцессионных изменений*.

Таким образом, в процессе развития сообщества во времени экологически различные виды приобретают способность произрастать на одном и том же месте. В ряде случаев можно констатировать не только флористическую смену видов, но и различных экологических типов растений. Это явление В. В. Алехин (1938а, б) предлагал называть «ярусностью во времени», а аспект — «фенологическим ярусом».

В. Ф. Шамурин (1960) на основании литературных данных (Шенников, 1928; Алехин, 1936; Кожевников, 1937а, Tansly, 1923, 1926) и своих личных наблюдений в тундре различает два понятия, подразумеваемых под словом «аспект». Слово «аспект» во всех случаях означает внешний вид фитоценоза, обусловленный фенофазным состоянием входящих в состав сообщества видов. Однако смены фенофаз во времени у различных видов чередуются не одинаково, так, у одновидового сообщества (например, осочки) или многовидового, но односинузиального (например, синузия эфемеров, самостоятельно существующих в пустынях), аспекты сменяются согласно последовательному изменению фенофаз от вегетации до периода относительного покоя. Каждая фенофаза создает аспект единожды в сезон. В противоположность этому в многовидовом и многосинузиальном сообществе по мере развития видов экологически равнозначных в одной синузии и разнозначных в разных синузиях последовательности в чередовании аспектов и фенофаз не наблюдается. Так, фенофазой цветения может быть обусловлена аспектность сообщества несколько раз во время цветения видов в разных синузиях.

Таким образом, одна фенофаза может дать аспектность сообществу несколько раз в сезон, поэтому В. Ф. Шамурин различает фенологический или фенофазный аспект в первом случае и синузиальный — во втором.

* Сукцессия — последовательные смены сообществ во времени на данной территории, приводящие к динамическому равновесию между климатом, геоморфологией, почвой и растительностью.

В более примитивных сообществах фенология проявляется в чистом виде, а в сложных, многосингуальных она усложняется и направляется структурой сообщества.

И. В. Борисова (1965а, б, 1972*), изучая ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степей Центрального Казахстана, выдвинула понятие «феноритмотип». Ритм развития растений складывается из чередования периодов роста и покоя. К одному феноритмотипу автор относит растения с одинаковым ходом фенологического развития, когда время и длительность вегетации, покоя, цветения и плодоношения у них совпадают. Этот автор выделяет феноритмотипы по следующим признакам: по состоянию ассимиляционного аппарата, длительности и приуроченности вегетации и покоя к определенным сезонам года и по времени цветения. По последнему признаку выделяются следующие феноритмотипы: 1) ранневесенние (цветение в конце апреля — начале мая); 2) средневесенние (в первой половине мая); 3) поздневесенние (во второй половине мая); 4) раннелетние (в конце мая — начале июня); 5) среднелетние (в конце июня — середине июля); 6) позднелетние (в конце июля — середине августа); 7) раннеосенние (цветение в конце августа — начале сентября).

По длительности сохранения ассимиляционного аппарата автор различает: длительновегетирующие (12 мес); коротковегетирующие (3—5 мес), эфемерные (1,5—3 мес). И. В. Борисова разделяет по чередованию вегетации и покоя: длительновегетирующие — на вечнозеленые, зимнезеленые с летним полупокоем, зимнезеленые с летним покоем, летнезеленые с зимним покоем; коротковегетирующие — на весенне-осеннезеленые с летним и зимним покоем и весенние раннелетнезеленые; эфемеры — на весеннезеленые и летнезеленые. И. В. Борисова считает, что сезонный ритм развития сообщества определяется степенью участия растений с определенными феноритмотипами в структуре сообщества, и их сменой во времени — это и обуславливает общие и частные аспекты. Сезонные (общие) аспекты из года в год повторяются сравнительно однообразно, зависят от климата и скорость их прохождения обусловлена метеорологическими условиями года и сменой фаз вегетативного развития. Частные аспекты почти целиком зависят от погодных условий и отражают протекание генеративных фаз развития, поэтому в разные годы они выражены по-разному. Общая смена аспектов протекает медленно и постепенно, а частные аспекты проходят быстрее и носят пульсирующий характер.

По мнению И. В. Борисовой, для степных фитоценозов аспект складывается из двух слагающих — основного фона (сезонного

* Обстоятельная работа И. В. Борисовой (1972), в которой подробно изложены как ее точка зрения на аспект, так и других авторов, а также методика изучения аспектов и сезонного развития сообществ вообще, не могла быть нами, к сожалению, использована, так как она вышла из печати после того, как настоящая работа была сдана в издательство.

аспекта) и частных аспектов: цветущих или плодоносящих видов. В многовидовых луговых сообществах на севере доминируют частные аспекты, а на юге — сезонные.

С концепцией этого автора не во всем можно согласиться. Прежде всего термин «феноритмотип» не вполне правомочен, поскольку фенология — это учение о периодических явлениях природы, а ритм также подразумевает повторяемость явлений. Следовательно, термин «феноритмотип» включает два близких понятия. Кроме того, фенология — это наука о периодических явлениях природы вообще, поэтому понятие «феноритмотип» можно отнести не только к растениям, но также к животным, климату, грунтовым водам и т. д. Мы предложили бы вместо термина «феноритмотип» пользоваться термином «фиторитмотип», поскольку он указывает на типичные ритмические изменения только в растениях и растительных сообществах, повторяющиеся во времени. Однако И. В. Борисова права в том, что ритмы растений можно уложить в определенные типы.

Несколько слов скажем о сезонных (общих) и частных аспектах — «синузальных аспектах» В. Ф. Шамурина (1962). Аспекты в течение сезона вегетации растений обуславливают смену внешнего вида сообщества (его физиономичность) благодаря очередности вегетации и плодоношения, обусловленных в обоих аспектах биологическими особенностями составляющих его видов. Представляется, что эти смены — звенья одного непрерывно идущего процесса развития сообщества во времени. Почему эти звенья надо разделять на общие и частные? Предположим, что в степях, наблюдаемых И. В. Борисовой, можно допустить такое деление, но в ранг правила для всех зон и разных типов растительности эти понятия возводить не стоит. Само понятие смены аспектов предполагает изменение во времени видового состава сообщества и составленных видами синузий, как об этом справедливо пишет В. Ф. Шамурин (1960), поэтому представляется, что ни одна из этих смен не является частной, т. е. обусловленной какими-то иными, не общими сезонными причинами, в свою очередь подчиняющимися метеорологическим, погодным условиям. Конечно, здесь вплетаются еще причины фитоценоотические, обуславливающие формационную ритмику под влиянием условий фитосреды, но опять же все они тесно связаны с местообитанием и климатом. Периодичность изменения на одном участке территории как видов растений, так и синузий, ими составленных, и одновременно факторов среды взаимообусловлена и зависима. Каждый последующий аспект связан через среду с предшествующим. В лесах для травяного покрова это синхронизируется с состоянием верхнего полога деревьев, в свою очередь связанного с погодными сменами. Эти неразрывные цепи, саморегулирующиеся общей жизнью сообщества, нельзя расчленять, так как в основе лежит единый процесс смен и эволюции растительного покрова в данный исторический период. Развитие каждого вида в занимаемой им нише — сложный процесс, связанный с огром-

ным количеством факторов живой и косной природы. Аспект, возникающий в результате цветения, плодоношения или вегетации экологически равноценных видов, подготовлен предыдущими группами видов и без начальных аспектов не было бы и последующих. Можно согласиться с И. В. Борисовой в том, что какие-то особые фоновые аспекты имеют место, на основе которых расцветивается вся пестрота быстросменяющихся (кратковременных), но все они имеют одну направленность и связаны общим циклом развития всего сообщества. Растения используют фитосреду, подготовленную предыдущими видами и изменяют ее для будущих.

К. В. Станюкович (1970) делает попытку классифицировать растительные сообщества земного шара на основе экологической ритмики. Он вводит новые термины и оригинальную основу для классификации сообществ. Много в этой работе спорного, но есть и положения, выявляющие природные закономерности. Автор вводит, кроме аспекта, новое понятие — «лик» сообщества. Под сменой «лика» фитоценоза автор понимает такое изменение, при котором под влиянием сезонных условий коренным образом меняются характер и внешний вид растительного покрова данного фитоценоза, причем доминирование от одной жизненной формы переходит к другой. Один тип растительности как бы заменяется другим на одном и том же месте. Например, эфемерная растительность в пустынях, господствующая в течение влажной прохладной весны, сменяется на все лето эуксерофитной полукустарничковой пустынной растительностью. В течение долгой зимы этот же фитоценоз находится в стадии покоя. В данном случае К. В. Станюкович выделяет трехликое или трехфазное сообщество. Двухликими сообществами он считает сообщества, имеющие летнюю вегетацию (один лик) и стадию покоя (второй лик). Одноликые сообщества тайги имеют один лик в течение всего года и по две стадии вегетации (летом) и покоя (зимой). Для тропического леса характерна непрерывная вегетация — одна фаза, одно лицо круглый год. У фитоценоза, имеющего один лик, под влиянием смены температур воздуха и влажности наблюдаются временные изменения, происходит массовое цветение одних видов, увядание других, и эти смены автор называет аспектами. Смены аспектов протекают в течение одной фазы, внутри одного лика. К. В. Станюкович вводит понятие прерывности и непрерывности развития данного растительного сообщества. Критерием служит наличие или отсутствие паузы в течение года. Выделяется криопауза, обусловленная зимним холодом, и ксеропауза, наступающая в период засухи. Различается полная пауза (полный покой) и полупауза, когда вегетация затруднена, прервана, идет вяло. В основу классификации ритмичности растительных сообществ положена прерывистость и непрерывность развития и характер паузы. Мы не будем останавливаться на самой классификации, в ней много спорного и это уведет нас от основной цели. В предлагаемой концепции К. В. Станюкови-

ча, по существу, выделяется два критерия сезонности развития: смены, связанные с периодичностью климатических сезонов, и на этом фоне — массовое развитие отдельных видов — временные аспекты. Его взгляд на сезонные изменения перекликается с представлениями И. В. Борисовой. Частные аспекты И. В. Борисовой и временные аспекты К. В. Станюковича, по существу, одно понятие. Основное расчленение сезонных изменений у обоих авторов связано с периодом вегетации и покоя. Опять же нам представляется, что и на фоне одного лика, одной фазы вегетации, смены аспектов связаны с основной фазой, ее появлением в тот или иной период климатического сезона. Наличие аспектов опять же соединено тесно с ликом сообщества, его одно-, двух-, трех- или многоликостью, что органически сливает их в одно целое — непрерывную цепь. Пауза-покой (как криопауза, так и ксеропауза) также имеет свой аспект. Вследствие этого считать аспектом только массовое цветение разных видов, как это делает К. В. Станюкович, неправомерно. Период покоя также имеет свой аспект. Деление же сообществ по принципу прерывистости их сезонного развития правильно. Оно и ранее отмечалось ботаниками и неоднократно клалось в основу выделения ритмов растительности. К. В. Станюкович только акцентировал его и положил в основу своей классификации. Одно-, двух- и многофазовая прерывистость развития растительных сообществ, тесно связанная с периодичностью климата в разных зонах земли, создает многообразие ритмов природных явлений и, в частности, растительных сообществ. Вследствие этого классификация ритмичности К. В. Станюковича, несомненно, вытекает из имеющих место природных закономерностей.

В качестве примера приведем аспекты, выделенные некоторыми авторами в разных зонах СССР и в различных типах растительности. Остановимся на аспектности в тундре, лесу, степи и пустыне.

Вопрос о наличии аспектов в растительных сообществах тундры долгое время являлся дискуссионным. В. Ф. Шамурин (1960) и В. Д. Александрова (1961б) отмечают, что в литературе по этому вопросу имеются две точки зрения. Ф. Квельман (Kjellman, 1883) считал, что растения в тундре цветут одновременно. Ф. Клементс (Clements, 1936) и Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1951) утверждали, что в альпийской и арктической тундрах наблюдаются только два аспекта. В. Б. Сочава и Б. Н. Городков (1956) отрицают смену аспектов в тундре. Т. Серенсен (Sørensen, 1941), отмечая одновременность цветения видов в выделяемых им экосистемах, приводит, однако, исключения из этого правила.

В последнее время во многих работах высказывается противоположное мнение, утверждающее наличие аспектов в тундре. Так, для высокогорной растительности установлены аспекты С. Г. Нариньяном, (1939, 1948, 1959) и А. П. Стешенко (1965а).

Многие авторы указывали на смену аспектов в фитоценозах в тундре (Ekstam, 1897; Толмачев, 1929; Фридолин, 1936а; Иго-

шина, 1939; Богдановская-Гиэнеф, 1938; Андреев, 1938; Тихомиров, 1956). В. Д. Александрова (1960, 1961б) и В. Ф. Шамурин (1960) определенно указывают на смену аспектов в тундровых сообществах и приводят примеры таких смен. Так, В. Ф. Шамурин (1960) описывает аспектность для участка пятнистой разнотравно-мохово-дриадовой тундры (1957 г., бухта Тикси). Он выделяет следующие аспекты.

Ранневесенний аспект (10/VI—20/VI). Первое цветущее растение — *Oxygraphis glacialis* (Fisch.) Bge.

Затем начинается цветение основного растения, образующего аспект *Sieversia glacialis* с ярко-желтыми цветами.

В поздневесеннем аспекте (20—30/VI) доминируют лиловые цветы *Oxytropis nigrescens* (Pall.) Fisch. в сочетании с ярко-красными соцветиями *Pedicularis adamsii* Hult.

Раннелетний аспект (20/VI—27/VII) обуславливается белыми цветками *Dryas punctata* Juz. и *Cassiope tetragona* (L.) D. Don., иногда одновременно начинает цвести желтый *Astragalus umbellatus* Bge., который в сочетании с желтым *Pedicularis oederi* Vahl. образует самостоятельный красочный аспект.

В позднелетнем и раннеосеннем аспекте (25/VII—10/VIII) тундра теряет свою красочность. Цветут в массе только желтая *Saxifraga hirculus* L. и *Senecio resedifolius* Less. с желто-оранжевыми корзинками на фоне пушистых соплодий. Основной фон создают злаки, не образующие красочного аспекта.

С первых чисел августа тундра начинает приобретать осеннюю раскраску. Иногда поздно осенью встречаются цветки вторично цветущих сиверсий и остролодочников чернеющих. Таким образом, В. Ф. Шамурин наблюдал 4—5 аспектов на участке пятнистой разнотравно-мохово-дриадовой тундры.

И. Н. Елагин (1962) приводит интересные материалы по сезонному развитию лиственничных лесов на Камчатке в районе поселка Козыревск. Отличительным свойством его наблюдений над фенологическим развитием леса является то, что эти наблюдения сопровождаются данными по изменениям температуры воздуха и почвы во время смены аспектов. Приводим краткое содержание сезонной смены аспектов в лиственничном лесу*.

Около 10 мая при температуре воздуха 7° лиственница (*Larix curilensis* Mayr. ssp. *glabra* Dyl.), быстро пройдя стадию набухания почек, вступает в фазу их распускания. Эта фаза сопровождается ясно выраженным аспектом зеленой дымки.

20 мая при температуре воздуха 10—14° лиственница переходит в фазу цветения. Следующим аспектом является распускание листьев (15 июня), что характеризуется появлением светлосветло-зеленой окраски ландшафта. В это время у березы только начинается фаза разветвления листьев, осина находится в фазе распускания почек, а ель — всего лишь в фазе их набухания. Наиболее бурные процессы облиствения пород второго яруса и

* Дальнейшее изложение вопроса взято из статьи И. Н. Елагина (1962).

кустарников с 22/VI по 1/VII протекают в условиях летнего затенения, образованного пологом лиственницы. Этот период происходит при повышении максимальных температур воздуха в лесу до 25° и температуры корнеобитаемого слоя почвы на глубине 20 см до 7°. В этот же период наблюдается энергичный рост побегов всех травянистых растений. Многие из них уже вступают в фазу бутонизации, а цветущая *Trientalis europaea* L. образует отчетливо выраженный аспект.

И. Н. Елагин отмечает, что облиствение древесных кустарниковых пород лиственничного леса идет сверху вниз, т. е. начиная с первого яруса и кончая нижним ярусом кустарников. Эта особенность, по мнению автора, характерна для всей формации лиственничных лесов. Очень раннее облиствение лиственницы влияет на весь ход сезонных явлений в лиственничном лесу. Растения нижних ярусов лишаются доступа большого количества прямых солнечных лучей. Почва в лесу медленнее прогревается, что также влияет на развитие растений нижних ярусов.

Летний период вегетации растений начинается тогда, когда у основных древесных пород и подлеска оканчивается фаза разветвления листьев. Травянистые растения в это время испытывают весьма существенные изменения. Вначале зацветают виды нижних подъярусов. Первым начинает цвести *Trientalis europaea* L., затем — *Pyrola incarnata* Fisch. et DC., *Majanthemum bifolium* (L.) F. Schmidt, и спустя некоторое время — *Vaccinium vitis-idaea* L., образующая довольно яркий и длительный аспект с белыми и розовыми цветками. Несколько позднее зацветают значительно более высокие травянистые растения с сизыми, голубыми, фиолетовыми цветками — *Geranium erianthum* D. C. и *Saussurea tilesii* Ledeb., которые совместно с цветущей лианой *Atragene ochotensis* Pall. образуют также весьма красочный аспект. Однако, отмечает автор, большой разницы в сроках зацветания видов как с бело-розовыми цветками, так и с синими — нет. Весь период длится 17—20 дней. Позже всех цветет *Solidago virgaurea* L., но аспекта его желтые цветы не образуют. В конце августа — начале сентября почти все растения лиственничного леса (в условиях Камчатки) вступают в осенний период своего развития. Быстро завершают жизненный путь и целиком отмирают: *Trientalis europaea* L., *Majanthemum bifolium* (L.) Fr. Schmidt., *Thalictrum minus* L., *Rubus arcticus* L., *Galium boreale* L., *Equisetum pratense* Ehrh. Желтеют побеги злаков, начинается фаза осеннего расцветивания листьев у кустарников и прежде всего у шиповника, жимолости, спиреи и, несколько позже, у деревьев — березы и осины. Позднее всего осенью расцветиваются листья у лиственницы. Эта фаза наступает примерно с 10—13 сентября. Полное пожелтение хвои у лиственницы происходит к началу октября, у березы полное изменение окраски листьев происходит раньше на шесть дней, у осины — на 22 дня. Фаза рассеивания плодов у лиственницы, так же как и у березы, наступает, по Елагину, когда 1/4 всех листьев в кроне из-

менит окраску. Осеннее отмирание растений в лиственничном лесу в отличие от весенних изменений в первую очередь начинается у растений нижнего яруса — в травяном покрове, затем у кустарников, спустя некоторое время — у пород второго яруса и позднее всего у основной породы — лиственницы.

В качестве примера аспектности причерноморских типчаково-ковыльных степей можно привести основные фазы развития сообщества в Аскания-Нова в течение вегетационного периода (Шалыт, 1938; Лавренко, 1965). Авторы выделяют следующие аспекты.

Ранневесенняя фаза (III—IV). На желтом фоне полусухих дерновин типчака и ковыля появляются зеленые листья *Poa bulbosa* L., а затем и цветки *Erophila verna* (L.) Bess. *Veronica verna* L., *Myosotis micrantha* Pall. ex Lehm.

Средневесенняя фаза (IV). На фоне уже зеленеющих дерновин степных злаков выделяются крупные ярко-желтые цветы *Tilipa schrenkii* Rgl. и разноцветные (желтые, фиолетовые и пр.) куртины цветущего степного ириса *Iris pumila* L.

Поздневесенняя — раннелетняя фаза (V). Характерен аспект цветущих и плодоносящих перистых ковылей, которые выбрасывают ости в первой декаде мая. В это же время цветут типчак и тонконог. На белом фоне ковыля выделяются прекрасные ярко-красные корзинки *Carduus uncinatus* M. B. и фиолетовые соцветия *Verbascum phoeniceum* L.

Первая летняя фаза (VI). Плоды перистых ковылей начинают осыпаться, и растения степи начинают присыхать. Цветут некоторые степные двудольные, как *Phlomis pungens* Willd., *Salvia tesquicola* Klok. et Pobed.

Вторая летняя фаза (VI—VII). Период летнего «выгорания» степи — период полупокоя, когда степь получает соломенно-желтую окраску от высохших стеблей и листьев типчака и перистых ковылей.

Позднелетняя фаза (VII—VIII). Во второй половине июля начинает выбрасывать соцветия и цвести *Stipa capillata* L., в дерновинах последнего появляются новые листья. Степь вновь начинает слабо зеленеть.

Осенняя фаза (IX—XI). Обсеменение тырсы происходит в конце августа, затем она высыхает, и степень снова приобретает соломенно-желтую окраску, сохраняющуюся до осенних дождей. Обычно в октябре — ноябре после дождей появляются проростки озимых эфемеров *Myosotis micrantra* Pall. ex Lehm. *Veronica verna* L. и розетки двулетников и многолетников *Carduus uncinatus* M. B., *Verbascum phoeniceum* L. Появляются зеленые листья у озимого эфемероида *Poa bulbosa* L. и множество молодых листьев в дерновинах ковылей и особенно типчака. Степь вступает в зиму довольно свежей — полужеленой и часто в таком виде остается до весны, покрываясь снегом только на очень короткий период.

В пустынях, как правило, очень ярко выражен ранневесенний аспект, когда цветут эфемеры и эфемероиды. В Закавказских

пустынях это обычно *Poa bulbosa* L., *Malvalthea transcaucasica* (Sosp.) Iljin, *Torularia contortuplicata* (Steph.) O. E. Schulz, *Chamaemelum praecox* (M. B.) Vis., *Arabidopsis pumila* (Steph.) N. Busch, *Allium rubellum* M. B., *Lamium amplexicaule* L. и др. Летом эфемеры выгорают и на их желтом фоне зелеными пятнами выделяются вегетирующие полукустарники и полукустарнички *Artemisia fragrans* Willd., *Salsola dendroides* Pall. Осенний аспект вновь становится очень красочным. Полыни вступают в фазу цветения, а полукустарниковые и однолетние солянки — в фазу плодоношения. Последние имеют очень красивые плоды разной расцветки — от серебристо-белых (*Salsola dendroides* Pall.) до красных и темно-коричневых (*Salsola crassa* M. B.), что создает очень эффективное сочетание разноцветных пятен на фоне вновь зеленеющих озимых однолетников.

Каждая зона имеет свою специфическую смену аспектов в растительном покрове. Установление аспектов, описание их при изучении разных типов растительности необходимо. Это дополняет наши познания о годовых ритмах развития разных растительных сообществ и дает возможность сравнивать эти ритмы в различных климатических условиях.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ АЭРОМЕТОДОВ В ФЕНОЛОГИИ*

ОБЩИЕ ЗАМЕЧАНИЯ

Смена феноаспектов в растительных сообществах сопровождается изменением их цвета, яркости и геометрического строения. Каждому внешнему изменению в облике растений предшествуют протекающие в них внутренние физиологические процессы. Эти изменения на начальных стадиях обычно не улавливаются человеческим глазом, но могут быть зарегистрированы спектрофотометром.

Фенологические наблюдения могут проводиться в наземных условиях, а также с летательных аппаратов (самолетов и вертолетов). Использование последних позволяет в короткие сроки получать фенологические сведения с больших территорий в труднодоступных районах. Такой способ наблюдений с помощью технических средств дает возможность получать более точную фенологическую информацию не по отдельным видам растений, а по растительным группировкам. Настоящий раздел посвящен рассмотрению тех возможностей, которые открываются перед фенологами при применении аэрометодов.

* Раздел написан Е. А. Галкиной и К. Е. Мелешко.

В зависимости от использования технических средств можно выделить следующие методы аэронаблюдений за феноасpekтами: 1) аэровизуальные наблюдения; 2) спектрометрические исследования (аэроспектрометрирование, телефотометрирование, аэро-съемка в узких спектральных интервалах); 3) аэрофотографическая съемка (черно-белая, цветная, спектрозональная). Каждому из этих методов соответствуют определенные приемники лучистой энергии: первому — глаз человека, второму — фотоэлектрические приемники излучения, третьему — светочувствительный материал.

Наиболее прост и доступен первый метод. Однако он ограничен только видимой областью спектра, примерно от 380 до 770 нм*, причем в краевых частях спектрального интервала чувствительность глаза значительно снижается.

Аэрофотосъемка позволяет получить изображение объектов в более широком диапазоне спектра. Аэрофотографический метод лишен недостатков аэровизуальных наблюдений. Достоинством его является возможность производить типологическое контурное картирование растительного покрова в различных фенологических состояниях.

Из перечисленных методов наиболее перспективным для фенологии является аэроспектрометрический. С его помощью изучаются оптические свойства частей растений (листьев, цветов и пр.), растений в целом и растительных группировок. Исследуется динамика структуры растительного покрова по характеру распределения яркостей деталей; анализируется состояние растительного покрова по его изображению в узких спектральных интервалах. Существующие технические средства аэронаблюдений пока не нашли широкого применения в фенологии, где аэроспектрофотометрические методы еще находятся в экспериментальной стадии. Исследования оптических свойств растений могут углубить и дополнить обычные методы фенологических наблюдений и расширить возможности получения объективных данных.

СПЕКТРОФОТОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОД

Взаимодействие света с растительным покровом. Световой поток сложным образом взаимодействует с растительным покровом, претерпевая количественные и качественные преобразования. В настоящее время существуют методы, которые позволяют теоретически рассчитать оптические параметры составляющих светового потока, возникших в результате его взаимодействия с растительным покровом. Последний при этом уподобляется слою мутной среды. На рис. 36 представлена подобная модель растительного покрова и показаны соответствующие компоненты преобразованного светового потока.

* нм (нанометр) — единица измерения длины волны электромагнитного излучения, 1 нм = 10^{-9} м.

Падающий поток I_0 (см. рис. 36), взаимодействуя с поверхностным слоем растительности (плоскость $n=0$), делится на следующие части: R — компонента, обусловленная отражением от поверхностного слоя; I — компонента, обусловленная многократным отражением и рассеянием света листьями и другими органами растений внутри растительного «слоя»; J — компонента, обусловленная отражением от почвы, напочвенного покрова из мхов, лишайников или трав; T — компонента, обусловленная поглощением почвой (плоскость $n=N$) (Allen, Richardson, 1968).

При фенологических наблюдениях приемник лучистой энергии или глаз наблюдателя регистрирует отраженную составляющую светового потока. Отраженная от растительного покрова часть светового потока в общем случае обусловлена отражением от поверхностного слоя, отражением от напочвенного слоя и рассеянием внутри покрова.

Основной характеристикой отражательной способности рассеивающей свет поверхности служит коэффициент яркости

$$r = \frac{B}{B_0},$$

где r — коэффициент яркости;

B — плотность энергетической яркости исследуемой поверхности, $\frac{\text{Вт} \cdot \text{см}}{\text{с}^2}$;

B_0 — плотность энергетической яркости абсолютно белой поверхности, находящейся точно в таких же условиях освещения, что и исследуемая поверхность, $\frac{\text{Вт} \cdot \text{см}}{\text{с}^2}$.

Зависимость абсолютных значений коэффициента яркости r от длины волны устанавливается путем измерения спектральных коэффициентов яркости (СКЯ), отнесенных к монохроматическим излучениям* с длиной волн λ , равной 400, 420, 430 нм и т. д. (ширина спектрального интервала определяется спектральным разрешением прибора). Определение СКЯ очень важно при решении многих теоретических и практических задач в метеорологии, геологии и в других науках, в том числе и фенологии. С помощью этой фотометрической величины объективно характеризуются яркостные и колориметрические свойства растительности. СКЯ — более универсальная оптическая характеристика по сравнению с зональными и интегральными коэффициентами яркости. Наз-

* Монохроматическое излучение определяется как излучение, отнесенное к определенному узкому участку спектра или к определенной длине волны во всем спектре электромагнитных колебаний от ультрафиолета до радиоволн метрового и большего диапазона.

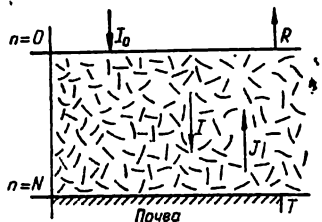


Рис. 36. Модель растительного покрова (пояснения в тексте).

ванные коэффициенты легко получить путем интегрирования СКЯ в требуемом спектральном интервале.

Большое значение имеет зависимость СКЯ от угла визирования и угла между направлением падающего и отраженного лучей при фиксированном направлении падающего луча. Угловое распределение отраженного излучения принято характеризовать индикатрисами яркости. Спектральные индикатрисы яркости служат основной оптической характеристикой, определяющей фактурные свойства исследуемых поверхностей. С помощью данных о спектральных индикатрисах яркости листьев растений, целых растений и растительных группировок можно перейти к другой оптической характеристике — спектральному альбедо. Спектральное альбедо — один из основных показателей при определении интенсивности фотосинтетической деятельности растений.

Спектрофотометрические измерения растительного покрова. Для измерения спектрального коэффициента яркости растительности в наземных условиях применяются спектральные приборы, которые в зависимости от приемника излучения могут быть построены по принципу визуальной, фотографической или фотоэлектрической спектрофотометрии. В настоящее время наибольшее распространение получили спектральные приборы, построенные по двум последним принципам. С их помощью накоплен большой фактический материал по отражательной способности листьев различных видов растений и растительных группировок в целом. С помощью спектрометрического метода получены некоторые данные по растениям, находящимся в различном фенологическом состоянии.

Для измерения СКЯ растительных группировок с самолетов применяются спектральные приборы — спектрографы и быстродействующие спектрометры. Особенности аэроспектрофотометрических измерений состоят в следующем (рис. 37).

1. В процессе измерения прибор перемещается относительно выбранного объекта.

2. В поле зрения прибора попадают случайные площадки. Определить объект можно по его изображению в том случае, если имеется фотопривязка результатов каждого измерения.

3. В связи с тем, что прибор удален на значительное расстояние от объекта, угол его зрения и продолжительность измерения должны быть небольшими. Только при этом условии могут быть определены СКЯ отдельных древесных крон или растительных группировок площадью около 1—2 м².

Непосредственное измерение спектральных коэффициентов яркости заключается в регистрации величин, пропорциональных яркостям объекта и идеальной отражающей поверхности с последующим вычислением отношения этих величин.

Измерение СКЯ, как и любого физического параметра, сопровождается определенными ошибками. Природа ошибок различна, однако в основном они методические и возникают вследствие погрешностей эталонирования, из-за неправильного создания

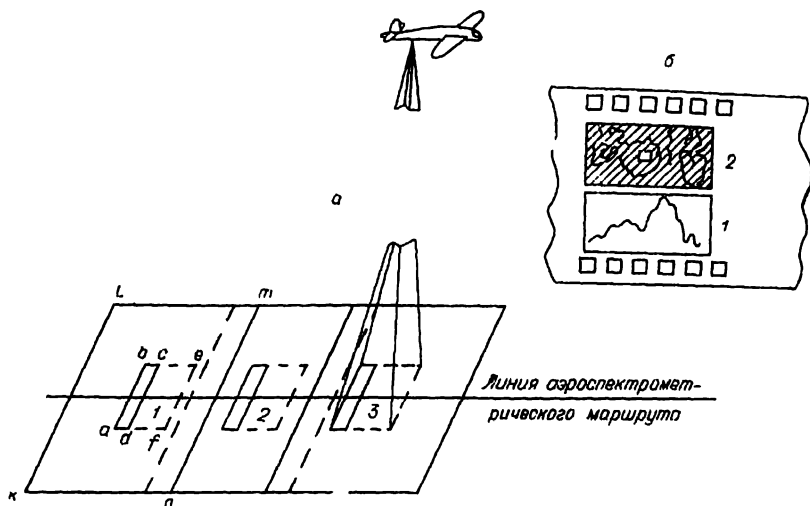


Рис. 87. Схема аэроспектрометрирования.

a — исследуемая местность; 1—3 — площадки, попавшие в поле зрения спектрометра; *abcd* — фотометрируемая площадка без учета движения летательного аппарата; *abef* — реальная фотометрируемая площадка; *klnm* — площадка, изображаемая на карте фотопривязки; *b* — часть кадра; 1 — кривая спектральной яркости площадки *abcd*; 2 — изображение площадки *klnm*.

выборочной совокупности СКЯ объектов одного наименования для статистической обработки и т. п. Части ошибок можно избежать, если тщательно выполнять указания по методике и обработке измерения СКЯ. К методическим погрешностям добавляются «приборные ошибки». Но их можно сократить, если увеличить число измерений.

Для обоснованного использования спектрофотометрических характеристик при фенологических исследованиях необходимо знать допустимую величину ошибки измерения СКЯ растительности. Поскольку основным методом аэрофенологических исследований является аэрофотосъемка, то достаточно знать допустимую величину ошибки определения спектрального коэффициента яркости, чтобы получить высококачественные аэрофотоизображения. Установлено, что для целей аэрофотографирования относительная ошибка определения СКЯ не должна превышать 10—12% (Юцевич, 1970).

Получение однозначных сведений требуемой точности и надежности о СКЯ растительности имеет большое практическое значение. Поэтому важно рассмотреть природные и технические условия получения точной информации об объекте исследования.

Способы получения оптических характеристик растительного покрова. Для успешного проведения спектрофотометрических исследований необходимо выбрать опытные участки, выполнить их аэрофотографирование, нанести аэроспектрометрические маршруты на фотосхему, произвести непосредственные измерения, выполнить эталонирование, провести контрольные измерения

в наземных условиях, классифицировать объекты с идентичными свойствами для статистической их обработки и пр.

Правильность решения этих вопросов зависит как от технических возможностей, так и от точности измерительной аппаратуры, а также от выполнения требований, предъявляемых к методике измерения спектрофотометрических свойств растительных объектов.

Прежде чем остановиться на этих требованиях, предварительно рассмотрим состав информации об оптических характеристиках объектов. Ее можно разделить на следующие части: 1) характеристика объектов исследования; 2) оптические параметры; 3) природные условия; 4) зависимости между оптическими параметрами и факторами, обуславливающими их варьирование.

Теперь кратко сформулируем требования, предъявляемые к растительным объектам.

1. Спектральные коэффициенты яркости растительных объектов могут быть получены путем выборочных измерений на отдельных опытных участках. Для того чтобы полученные данные по растительному покрову одного участка можно было бы распространить на растительность всей изучаемой территории, необходимо, чтобы участок был выбран в соответствии с положениями статистической теории выборочного метода. Это значит, что растительность опытного участка должна отражать типичные черты растительности данной территории со сходными физико-географическими условиями. На опытном участке должны быть представлены полностью все основные виды данного сообщества, а при проведении измерений и обработке данных необходимо соблюдать принцип случайности. Особое внимание следует обращать на описание растительного покрова в момент измерения СКЯ (ярусность, сомкнутость, яркостная и цветовая неоднородность). Документом, отражающим свойства объекта исследования, служит его отдешифрованный фотоснимок.

2. Параметры аппаратуры, такие, как спектральный диапазон и спектральное разрешение,* определяют полноту и качество получаемой информации. В фенологических наблюдениях представляют интерес те участки спектра, в которых наиболее наглядно проявляются различия в СКЯ растительности в зависимости от фаз вегетации. С этой точки зрения наиболее важна видимая область спектра с длиной волны 400—740 нм. Значительный интерес представляет также дополнительная информация об изменчивости СКЯ растений в ближней инфракрасной (ИК) области $\lambda = 770\text{—}900$ нм.

Спектральное разрешение аппаратуры должно быть таким; чтобы без искажений воспроизводить изменения спектрального коэффициента яркости по длинам волн. Экспериментально установлено, что достаточно иметь спектральное разрешение по-

* Спектральное разрешение — это минимальный спектральный интервал, раздельно изображаемый спектральным прибором.

рядка 15—20 нм. При этом ход кривой СКЯ растений воспроизводится практически без искажений.

3. Поскольку природные условия — высота солнца, состояние облачности, направление и сила ветра, влажность воздуха — существенно влияют на СКЯ, полная характеристика условий среды определяет однозначность получаемых данных.

4. Необходимо учитывать, что яркостные и цветковые свойства частей растений (листьев, лепестков цветков, плодов) и растительных группировок в целом могут изменяться от ряда причин: от наличия пыли на поверхности растений, заболеваний и повреждения их вредителями и т. п.

При отборе полученных материалов необходимо прежде всего выявить факторы, обуславливающие варьирование тех спектральных коэффициентов яркости, которые превышают допустимую ошибку измерения. После чего определяется зависимость между СКЯ и этими факторами.

Выполнение перечисленных требований позволит при постановке спектрофотометрических исследований получить весь состав информации об оптических характеристиках изучаемых объектов требуемого качества.

Методика измерения спектрального коэффициента яркости растительности, обработка полученных данных и используемая аппаратура. Измерения СКЯ листьев растений и растительных группировок при фенологических наблюдениях могут быть выполнены в лабораторных и полевых условиях, а также с летательных аппаратов.

В лабораторных условиях с помощью аппаратуры получают данные о спектральной отражательной способности листьев и других отдельных частей растений. Применение высокоточных двухлучевых спектрофотометров (СФ-2М), использование фотоинтегрирующей сферы на входе прибора позволяют получить надежные данные об оптических свойствах органов растения. Практически эти данные не зависят от условий освещения объекта. При таком методе изучения представляет интерес вопрос о том, как скоро изменяются оптические свойства листьев, отделенных от растения. Многочисленные исследования в этом направлении показали, что СКЯ оторванных зеленых листьев деревьев в течение 20—30 мин не претерпевает существенных изменений (Харин, 1965), а затем уменьшается примерно на 10—15% в инфракрасной области спектра при облучении листьев солнечным светом. Пожелтевшие же листья древесных пород, снятые с дерева, не изменяют оптических свойств в течение нескольких часов.

Форма кривых СКЯ кроны деревьев в основном повторяет форму кривых СКЯ отдельного листа (Алексеев, 1963). Отличие состоит в том, что кривые СКЯ кроны имеют менее выраженный максимум в желто-зеленой области спектра и более размытый минимум в синей и красной областях. Величина СКЯ кроны в области спектра с длиной волны 400—700 нм в 2—3 раза меньше по сравнению с тем же коэффициентом отдельного листа.

В ближней ИК области спектра величина СКЯ отдельных листьев и крон остается примерно на одном и том же уровне. Выводы о сопоставимости этих величин справедливы лишь в том случае, когда кроны имеют 100-процентную сомкнутость листвы. С изменением сомкнутости крон полога насаждения величина СКЯ участка определяется отражением от крон и почвенного покрова, просвечивающего между ними, а также от теней.

Подобные закономерности хода кривых СКЯ подтверждаются данными Мейерса и Оллена (Meurs and Allen, 1968) на примере листьев и кустарников хлопчатника.

Следует отметить, что во многих случаях предварительную оценку изменения оптических свойств можно производить в лабораторных условиях.

Измерение СКЯ фрагментов растительных группировок в поле имеет своей целью получение данных о СКЯ в естественных условиях — при естественном освещении и без нарушения структуры ценоза. В наземных условиях можно выбрать наиболее типичные участки, детально их описать и закартировать. При достаточном наборе фактического материала этот прием, во-первых, позволяет использовать данные о СКЯ для справочных целей, а во-вторых, изучить влияние на СКЯ причин, зависящих от свойств и состояния поверхности растительного объекта. Результаты измерения СКЯ растительности в наземных условиях могут иметь самостоятельное значение или использоваться для контроля данных, получаемых с летательных аппаратов.

В наземных условиях возможности определения СКЯ отдельных растений и растительных группировок ограничены их вертикальными размерами. Если высота растений первого яруса превышает 1 м, то измерение СКЯ растений и фрагментов фитоценозов приходится производить со специально устроенных вышек или с автомашины, оборудованной подъемной платформой (Белов, 1959; Харин, 1965). Наземные измерения СКЯ не всегда возможно производить в труднодоступных для транспорта районах.

Укажем также на способ получения спектрометрических характеристик растений и растительного покрова в целом на опытных участках, расположенных рядом с помещением, где установлена стационарная измерительная аппаратура (Тооминг, 1960).

Получение в наземных условиях достаточно большого количества равноточных данных о СКЯ для последующей статистической обработки всегда связано с некоторыми трудностями.

Точность измерения СКЯ растительности в значительной мере зависит от применяемой эталонной поверхности и способа эталонирования. Из определения понятия СКЯ следует, что идеальная эталонная поверхность должна полностью отражать световой поток, равномерно его рассеивать и обладать неселективным (не избирательным) отражением по спектру. Таким требованиям, с известным приближением, удовлетворяют поверхности, пыленные окисью магния (который наносится на плоскую, гладкую пластинку из металла или другого материала) при его

сгорании. Однако такой эталон в эксплуатации неудобен, так как непрочен. В практике спектрофотометрических исследований в полевых условиях применяются обычно удобные в эксплуатации эталонные поверхности, например баритованная бумага, специальные сорта молочных стекол. Для этих эталонных поверхностей предварительно определяются данные об их отклонениях от идеального рассеивателя, полученные величины используются при обработке измерений.

Для повышения точности измерения спектрального коэффициента яркости необходимо, чтобы при регистрации показаний прибора во время введения в его поле зрения эталонной или исследуемой поверхности (растительного покрова) полностью использовалась шкала измерительного прибора. Так как яркость последней значительно меньше яркости эталона, это условие можно выполнить, изменяя чувствительность прибора применением нейтральных фильтров, сеток или изменением чувствительности электрической схемы. Можно также использовать эталонные поверхности, отражательные свойства которых близки к отраженным свойствам исследуемых объектов. В практике спектрофотометрирования нашли применение эталонные поверхности, изготовленные путем нанесения мелкого матового песка на поверхность, покрытую клеем. В последнее время разработаны нейтральные стекла со средними значениями коэффициентов отражения, равными (при $\lambda=550$ нм) 73%, 50, 20 и 14% (Войшвилло, 1969).

Выбор эталонной поверхности и способ измерения ее спектральной яркости определяется конкретным положением исследуемого участка и особенностями конструкции применяемой аппаратуры.

В наземных условиях эталонирование осуществляется дважды — до и после измерения яркости объекта. Сопоставляя эти результаты, можно судить о постоянстве освещенности за данный промежуток времени.

Эталонная поверхность ориентируется на местности таким же образом по отношению к направлению наблюдения, как и исследуемая. Это достигается расположением эталона непосредственно на поверхности объекта.

Более сложен процесс эталонирования при проведении измерений СКЯ с летательных аппаратов. На практике применяются следующие способы измерения эталонных поверхностей.

1. Определение яркости эталонной поверхности на земле до и после полета. Интервал времени между обоими измерениями должен быть коротким (не более часа), проводятся они в околополуденные часы при безоблачной погоде.

2. Измерение яркости эталонной поверхности, расположенной на опытном участке. Для этой цели необходима стабильная по оптическим свойствам поверхность размером не менее чем 6×6 м (например, баритованная бумага, закрепленная на больших фанерных листах).

3. Определение яркости естественных эталонных поверхностей, обладающих высоким постоянством СКЯ (песчаные поверхности, свежеснеженный снег). Измерение СКЯ промежуточной эталонной поверхности производится одновременно вторым наблюдателем на земле.

4. Измерение яркости эталонной поверхности, установленной на летательном аппарате. Эталонная поверхность располагается таким образом, чтобы она не экранировалась элементами конструкции летательного аппарата. В этом случае промежуток времени между измерениями СКЯ объектов и эталона значительно уменьшается по сравнению с предыдущими способами.

Выше указывалось, что ошибки, возникающие при определении СКЯ, в основном методического характера. Поэтому необходимо стремиться выполнять эталонирование несколькими способами, с последующим сопоставлением полученных данных.

Обработка результатов единичных измерений СКЯ методом фотографической спектрофотометрии состоит в определении оптических плотностей спектрограмм путем регистрации величин, пропорциональных спектральной яркости объекта и эталонной поверхности, а также вычисления отношения этих величин. При вычислении СКЯ необходимо учитывать коэффициенты, которые характеризуют отклонения свойств применяемой эталонной поверхности от свойств идеального рассеивателя. Обработка спектрограмм — трудоемкий процесс, до настоящего времени не разработана методика его автоматизации.

Обработка результатов единичных измерений СКЯ методом фотоэлектрической спектрофотометрии для стрелочных и регистрирующих приборов различна. Отсчеты стрелочного прибора, пропорциональные спектральной яркости объекта и эталона, получаются непосредственно в процессе измерения. СКЯ вычисляется делением вышеуказанных величин с учетом необходимых поправочных коэффициентов.

Обработка осциллограмм, полученных с помощью регистрирующего спектрофотометра, заключается в считывании ординат объекта и эталонной поверхности на соответствующих длинах волн, с последующим вычислением их отношения. Считывание ординат можно производить вручную, а также с применением специальных считывающих устройств, например устройства типа «Силуэт» (Мелешко, Кирмалов, 1970).

Законченные исследования о СКЯ растений одного вида и одинаковых растительных группировок должны быть представлены средними значениями СКЯ и доверительными интервалами* Такие выводы о СКЯ могут быть получены, если к данным выборочных наблюдений применить метод математической статистики. С целью упрощения измерений и вычислений следует определить необходимое минимальное число измерений для

* С помощью доверительных интервалов определяют границы допустимых отклонений от средних значений СКЯ.

того, чтобы получить данные требуемой точности и надежности. Для этого исследуется ряд случайных значений СКЯ на предмет установления распределения этих величин. Экспериментально установлено, что распределение СКЯ мелкоструктурных растительных сообществ (луга, посевы сельскохозяйственных культур и т. п.) можно считать нормальным, так как отклонения их от средних значений являются результатом воздействия многих равнозначных факторов. Расчеты показывают, что для таких объектов при относительной точности измерений 5—10% и доверительной вероятности, равной 0,95, необходимое число измерений лежит в пределах от нескольких десятков до сотен. Эти выводы не распространяются на растительные сообщества, значения СКЯ которых могут изменяться в значительных пределах ввиду того, что в них есть фрагменты, отличающиеся своими свойствами как вещественными, так и фотометрическими. Примером таких объектов являются смешанные хвойно-лиственные леса и др. В процессе аэроспектрометрирования в поле зрения прибора могут попасть кроны деревьев разных пород, участки напочвенного покрова, а также части крон и просветов между ними, освещенные солнцем и находящиеся в тени. Поэтому для таких площадей необходимо различать отдельные совокупности объектов, выделенные по определенным признакам, например по породам деревьев, по характеру освещенности крон и пр.

Для измерения СКЯ растительного покрова в полевых условиях применяются специально разработанные спектрофотометрические приборы.

Первые данные о коэффициентах яркости были получены с помощью приборов, построенных по методу визуальной фотометрии. Большое количество данных об отражательной способности растительных объектов было получено посредством спектрографов (Кринов, 1947; Козлова, 1955а, б; Белов, 1959; и др.).

В настоящее время широко распространены спектрофотометры с фотоэлектрическими приемниками излучения. Перечислим некоторые из приборов, которые могут применяться в фенологических исследованиях.

1. Спектрофотометр ПСФ со стрелочным индикатором. Измерения СКЯ, произведенные им в разных климатических зонах и разными исследователями, подтверждают, что этот прибор имеет хорошие эксплуатационные показатели; он надежен и прост в обращении как при работе в поле, так и при обработке полученных данных. Очень существенно, что по цифрам, записываемым в журнал, исследователь может сразу оценить результаты измерения. Недостатком этого прибора является относительная медленность его работы. Для получения подробных данных по СКЯ через 20 нм в области спектра от 400 до 900 нм требуется около 10—15 мин, что ограничивает возможность получения большого количества

данных по СКЯ с участков значительной площади или удаленных друг от друга. Конструктивные и другие показатели этого прибора приведены в статье К. Е. Мелешко (1970), а результаты работы с этим прибором обсуждены в статьях В. А. Алексеева (1963); Е. А. Галкиной, К. Е. Мелешко (1969); К. Е. Мелешко (1970).

2. Более сложным по конструкции, но значительно более производительным является регистрирующий спектрофотометр с электронно-лучевой трубкой в качестве индикатора (Кольцов, 1960). Одна осциллограмма регистрируется этим прибором на 35-миллиметровую пленку за 5—15 с. С такой осциллограммы, в зависимости от обработки, можно получить данные о СКЯ на любой длине волны.

3. Быстродействующий лётный спектрометр с каналом синхронной фотопривязки подробно описан в работе В. В. Кольцова (1967). Результаты измерений СКЯ некоторых растительных сообществ, полученные с помощью этого прибора, а также методика работы с ним изложена в работах П. А. Кропова, К. Е. Мелешко (1967); К. Е. Мелешко, П. А. Кропова (1969).

В настоящее время все три перечисленных прибора представлены несколькими действующими макетами. Они используются в различных организациях для решения конкретных задач. Предполагается в ближайшее время передать их в заводское производство.

АЭРОВИЗУАЛЬНЫЙ МЕТОД

Аэровизуальный метод фенологических наблюдений разработан лишь для некоторых растительных объектов — давно и широко он применяется в лесном хозяйстве. Основателем этого направления является Г. Г. Самойлович (1930, 1937, 1948, 1949, 1951—1953, 1955, 1956, 1959, 1960, 1964). Он предложил определять разные периоды развития деревьев (распускание листьев, цветение, плодоношение и пр.) на основании аэровизуальных наблюдений. Так, в Челябинской области по срокам распускания листвы им были установлены две формы осины. Он же разработал характеристики смен аспектов леса, методы картографирования фенологического состояния лесного массива с воздуха и др.

Сотрудниками Лаборатории аэрометодов под руководством С. В. Белова при изучении фенологии древесных пород также применялись аэрометоды при одновременном спектрометрировании с воздуха в наземных условиях (Алексеев, 1963; Алексеев, Белов, 1960; Арцыбашев, Белов, 1957; Белов, 1958—1960).

Изучение растительности тундр, пустынь, болот проводилось также с помощью аэрометодов. Всякое исследование растительного покрова с высоты обязательно основывается на его

структурных и цветовых отличиях, а значит и на его изменении в течение вегетационного периода.

Растительный покров тундр изучался с самолета Б. Н. Городковым (1935) и более детально — В. Н. Андреевым (1940, 1949, 1961) с сотрудниками. В задачу тундроведов входило выявление и бонитировка оленьих пастбищ. Одной из первых в этом направлении была работа В. Н. Андреева и А. Л. Панфиловского (1938). Хотя тундроведы и не ставили перед собой задачу изучения феноаспектов растительных группировок, но это им приходилось делать параллельно с выполнением плановой работы.

Аэровизуальные исследования растительности пустынь с указанием окраски ряда растений было проведено В. Л. Леонтьевым (1952).

Фенологические наблюдения с самолета над растительностью болот в 1935 г. проводили Е. А. Галкина (1937) и С. М. Тасьба (1937). Основная цель, стоявшая перед этими исследователями, заключалась в выявлении закономерностей распределения растительного покрова по территории болотных массивов различных типов и использование признаков окраски растений для картирования болот с воздуха, а также выявление болотных мелиоративных фондов разной очередности.

В практику сельского хозяйства вошел также аэровизуальный метод исследования зерновых культур. Опытные работы, проведенные в 1963—1964 гг., показали что с высоты 100 м (с самолета) хорошо определяются почти все фазы развития посевов от всходов до полной спелости. Основным признаком служит цвет растений и степень укрытости ими почвы. Методика работы и данные о степени точности этих наблюдений изложены в статьях Г. Н. Борисоглебского (1965, 1967а, 1967б) и др. Своевременное ознакомление с состоянием посевов и посадок может, например, предупредить работников сельского хозяйства о необходимости произвести пересев озимых после неблагоприятных зимних или весенних условий. На основании авиаобследования можно выявить участки, подвергшиеся вымоканию, страдающие от недостатка удобрений или пораженные вредителями.

Перечень исследователей, применявших аэровизуальный метод при изучении растительного покрова и косвенно его феноаспектов, можно было бы значительно расширить. Проведенные ими работы доказывают возможность и целесообразность использования этого метода при фенологических наблюдениях.

Остановимся на методике таких наблюдений и на способах составления фенологических календарей. В настоящее время фенологическим наблюдениям с воздуха подвергаются специально выбранные площадки.

Г. Г. Самойлович (1960) разработал методику проведения аэрофенологических наблюдений в лесу. Он считал, что их

можно вести не в течение всего вегетационного периода, а в основном весной (до начала лета) и осенью.

Выбор участков леса для постоянных фенологических наблюдений следует производить на основании планов и картографических материалов, имеющих в местных управлениях лесного хозяйства, таксационных описаний, проведенных при лесоустройстве, или на основании лесонинвентарных ведомостей, где сосредоточены данные аэровизуального обследования лесов. Используются также планы лесонасаждений масштаба 1:25 000; 1:50 000 и 1:100 000 или схематические карты лесов масштаба 1:200 000 и 1:300 000.

Для наблюдений выбираются чистые и смешанные леса, наиболее часто встречающиеся в лесном массиве, типичные для данного района исследования.

Выбранные массивы обводятся жирными линиями на плане или карте. В контур их вписывается порядковый номер насаждения и основные таксационные показатели лесных участков.

Полеты лучше проводить весной (через 10—12 дней), от начала вегетации растений до полного облиствения (апрель—июнь) всех древесных пород, и осенью (через 8—10 дней), с начала пожелтения листвы (конец августа—октябрь), но не реже, чем один-два раза в неделю, в зависимости от интенсивности перехода от одной фазы развития в другую. Высота полета вертолета для наблюдений может быть различной: 60—100 м и выше—при цветении, плодоношении, листопаде; 100 м—при установлении степени облиствения. Объекты осматриваются круговым облетом, а большие площади пересекаются несколькими прямолинейными маршрутами. Во время полета заполняется бланк наблюдений (см. Самойлович, 1955).

Записи фенологического состояния насаждений проводились Г. Г. Самойловичем в особом боржурнале. В нем отмечались дата и время наблюдений, освещенность, облачность, высота и скорость полета, квартал и литер участка, фенологическое состояние насаждения в момент наблюдений. Позднее он стал использовать план лесонасаждения, на котором в пределах контура того или иного участка записывалась фенология лесов. Фенологические фазы деревьев каждой породы он предлагает оценивать в процентах по шестибальной шкале глазомерно. Например, для выражения степени появления листвы, зазеленения, а также цветения, плодоношения, изменения окраски листвы и листопада применялись следующие баллы: 0—полное отсутствие листвы; 1—появление листвы у отдельных деревьев или их групп в насаждениях, но не более чем у 10% деревьев; 2—зазеленение не более 25% деревьев; 3—равномерное зазеленение в пределах всего насаждения, но появление листвы не более чем у 50% деревьев; 4—появление листвы у значительного количества деревьев, но не более чем у 75%; 5—появление листвы у всех или у большинства деревьев.

Если в насаждение входит несколько пород, то фенологическое состояние указывается отдельно для каждой. Перед баллом следует ставить начальную букву названия породы, как это принято на лесных планах.

СХЕМА АЭРОВИЗУАЛЬНЫХ НАБЛЮДЕНИЙ (ПО САМОЙЛОВИЧУ, 1960)

Весна

1. Первые признаки весны. Появление в насаждениях проталин.
2. Начало цветения пород ольхи, осины, ивы, березы и др.
3. Появление различной весенней окраски листвы. Начало зеленения кроны деревьев.
4. Полное зеленение кроны лиственных насаждений.
5. Появление у листвы зеленой окраски. Признаки весенней окраски сохраняются только у отдельных деревьев или их групп в насаждениях.
6. Появление молодых побегов у ели и сосны (или других хвойных).
7. Во всех насаждениях листва однородно-зеленая. Начало летнего периода, в течение которого наблюдения не проводятся.

Осень

1. Обследование, учет и картографирование плодоношения еловых и других насаждений.
2. Появление первых признаков изменения окраски листвы в кронах деревьев.
3. Начало запестрения кроны в насаждениях. Осенняя окраска кроны отдельных куртин.
4. Начало листопада у отдельных деревьев или групп на опушках леса.
5. Полное запестрение лесного массива.
6. Начало листопада и поредение кроны.
7. Массовый листопад.
8. Окончание листопада.

Различия в фенологическом состоянии насаждения на аэроснимках выявлялись по характеру изменения полого насаждений, степени его сомкнутости, наличию необлиственных кроны деревьев и особенно по разнице в тонах кроны, которые на панхроматических аэроснимках, полученных с помощью желтых и красных светофильтров, хорошо передавали различие в цвете и яркости кроны деревьев и в их спектральной отражательной способности. Так выяснилось, что определение степени плодоношения хвойных насаждений лучше проводить осенью, в солнечные дни, до снегопада. На темно-зеленом фоне кроны ели отчетливо выделяются грозди шишек, освещенные лучше с южной стороны кроны.

По осенним аэроснимкам территории Марийской АССР Г. Г. Самойлович (1960) наглядно проследил характер фенологического состояния чистых и смешанных лиственных насаждений и ход изменения фенологических фаз. На весенних аэроснимках территории Бузулукского бора (Куйбышевская область) исключительно отчетливо была видна начальная стадия облиствения березовых насаждений, характер цветения осины в чистых и смешанных черноольховых, дубовых и липовых

насаждениях с примесью других пород, находящихся в иных фенологических фазах.

Обобщение результатов Г. Г. Самойлович проводит подекадно, реже понедельно, что позволяет выявить зависимость фенологии отдельных пород от условий освещенности, высоты и азимута солнца.

Приведем еще некоторые примеры из работ С. В. Белова (1960) и С. В. Белова и Е. С. Арцыбашева (1957)*. Так, например, они указывают, что весной молодая березовая листва имеет желтовато-зеленый цвет, более яркий, чем летом. Перед распусканием листьев осина цветет, соцветия ее воспринимаются как светло-серые, а последующее облиствение имеет разнообразные цветовые оттенки: зеленовато-серый, зеленовато-желтый, зеленовато-коричневый, кирпичный и зеленовато-бурый. У лиственницы сибирской молодая хвоя желтовато-зеленого яркого цвета, переходящего летом в светло-зеленый. Молодая, только что появившаяся хвоя ели и пихты имеет светло-зеленый цвет. По мере развития она темнеет, становясь ярко-зеленой. Осенью пожелтение листвы раньше всех начинается у березы, в осиновых насаждениях — на 5—8 дней позднее. Осенняя окраска осиновых древостоев бывает разнообразной: ярко-желтой, оранжевой, красной. Соотношение цветов по окраске следующее: желтой—60—70%, оранжевой—15—25, красной—10%. Красные и оранжевые осины теряют листву раньше желтых.

Наблюдения над изменением феноаспектов древесных пород проводятся по указанной схеме во всех лесных хозяйствах страны. Они ведутся параллельно с другими авианаблюдениями над состоянием лесов. Эти данные всегда могут быть использованы фенологами, а в ряде случаев последние могут установить контакты со службой авиоохраны лесов и воспользоваться их самолетами.

Помимо изменений феноаспектов древесных пород геоботаников могут интересовать феноаспекты напочвенного покрова в лесу, особенно кустарничков и трав. Такие наблюдения можно делать одновременно с наблюдениями над древесным ярусом. Однако в этом случае следует обращать внимание на участки просветов между кронами деревьев (Соколов, 1937). В бруснично-зеленомошных сосняках изменения феноаспектов очень незначительны, а в чернично-зеленомошных ельниках — велики. Здесь они связаны с началом облиствения черники, полным ее позеленением, а затем с началом массового пожелтения. В борах-беломошниках аспектирующими напочвенными растениями являются кустистые лишайники, зимнезеленые кустики брусники и вереск. Последний резко выделяется на фо-

* Желаящим более подробно ознакомиться с аэрофотографической интерпретацией фенологического состояния древесных пород, рекомендуем прочесть работы этих авторов.

не лишайников в момент массовой бутонизации и особенно во время цветения.

Феноспектры деревьев на вырубках определяются их возрастом и степенью развитости подроста. На свежих вырубках и гарях травы и кустарнички наглядно индицируют почвенно-гидрологические условия вырубки.

С. В. Белов и Е. С. Арцыбашев (1957) на основании изучения спектральной отражательной способности различных древесных пород приходят к следующим выводам.

1. По спектрально-отражательной способности все изученные древесные породы можно разделить на две группы: а) лиственные и б) вечнозеленые. Первая группа характеризуется высокими значениями яркости в инфракрасной области спектра и резко выраженной кривой спектральной яркости в видимой части спектра в зависимости от фенологического состояния. У второй — коэффициенты яркости в инфракрасной области спектра меньше и изменения хода кривых в видимой области спектра небольшие.

2. Отражательная способность древесных пород претерпевает значительные перемены по сезонам года в зависимости от их фенологического состояния. Весной, в начальный период развития, молодая листва и хвоя имеют наибольший коэффициент яркости, а старая — наименьший. По мере старения яркость снижается, причем у лиственных пород быстрее, чем у хвойных. Разница в отражательной способности молодой и старой хвои сохраняется до глубокой осени.

3. В летний период наименьшую отражательную способность имеет ель, несколько большую — сосна, затем береза и самую высокую — осина. В видимой области спектра наблюдается минимум отражения и малый оптический контраст. Максимум отражения и наибольший оптический контраст являются в инфракрасной области спектра.

4. В период осеннего пожелтения листвы резко подымается отражательная способность в видимой области спектра и первый максимум смещается в зону оранжево-красных лучей.

Спектральная отражательная способность листьев осины и березы меняется в зависимости от их фенологического состояния.

Изучение фенологии болотных растений имеет более короткую историю. Этот вопрос решался геоботаниками-болотоведами попутно с выполнением других задач.

При исследовании болотных массивов и особенно при картировании болотных биогеоценозов очень важно знать ход смен в течение вегетационного периода цветковых растений, создающих аспект. Моховой покров (виды мхов) меньше влияет на общую окраску в течение всего вегетационного периода. Изменение его спектральной яркости, как и зимнезеленых растений, устанавливается лишь с помощью приборов. При изучении болотных феноаспектов исследователю приходится иметь

дело с довольно постоянным цветом мохового покрова, присутствующим кочкам, грядам, ровным местам, мочажинам (понижениям). Различные сочетания этих форм микрорельефа создают своеобразный устойчивый цветовой фон поверхности того или иного болотного биогеоценоза. Возвышающийся же над поверхностью мхов ярус болотных кустарничков или трав, наоборот, большей частью изменяет свою окраску, причем каждой группе видов и даже виду присущ свой ход смен окраски и своя расцветка, которая часто определяется не только видом растения, но и условиями его обитания. При изучении болотных биогеоценозов с воздуха наблюдатель должен хорошо усвоить порядок изменения в цвете и фактуре поверхности, а также научиться узнавать типы болотных биогеоценозов по их перспективному, а не плановому изображению, к которому он привык при наземных исследованиях. При рассмотрении поверхности болота под некоторым углом наблюдается очень характерная многослойность в окраске его отдельных участков, позволяющая почти безошибочно определять доминирующие виды.

Для каждого крупного территориального подразделения фенонаблюдатель с помощью болотоведа должен установить типы доминирующих биогеоценозов и их фоновые растения, составить предварительный календарь смен цветových аспектов цветочных растений. Приведем для примера (табл. 20) феноаспекты некоторых растительных группировок, обычных для болот северо-запада СССР.

Проведение фенологических аэровизуальных наблюдений имеет не только научно-познавательное, но и большое хозяйственное значение, позволяя в короткий срок определить состояние растительного покрова на обширных площадях, выяснить возможную урожайность как естественных кормовых угодий, так и специальных посевов и посадок, поврежденность растительного покрова пожарами, заморозками, насекомыми и растениями-паразитами. Всякое нарушение естественного хода развития растений проявляется в несвоевременной смене ими феноаспекта.

АЭРОСПЕКТРОМЕТРИЧЕСКИЙ МЕТОД

Фенологическое состояние растительного покрова, наблюдаемое с больших расстояний, как уже указывалось, выражается в изменении цвета и отчасти структуры растительности биогеоценозов. Оба эти признака связаны с основными периодами жизни растений, которые соответствуют определенному состоянию их вегетативных и генеративных частей.

Различные морфологические части растений — листья, стебли, ветви, стволы, цветки, плоды и пр. — имеют различные показатели спектрального коэффициента яркости, поэтому при измерении СКЯ необходимо учитывать, какие из этих частей растения попадают в поле зрения прибора. Отражательная способность объектов зависит также от внешних факторов: высоты солнца

Аспекты некоторых болотных группировок

Трофность среды	Аспектирующие сфагновые мхи и лишайники	Аспектирующие цветковые растения	Общий цветовой аспект	
			конец весны и начало лета	конец лета и начало осени
Эвтровно-мезотрофная	<i>Sphagnum obtusum</i> Warnst. (создает сплошной ковер бледно-зеленого цвета)	<i>Carex gracilis</i> Curt.	Ярко-зеленый	Желто-зеленый
Мезотрофная (рис. 38, а, в)	<i>Sph. majus</i> (Russ.) C. Jens., <i>Sph. ariculatum</i> H. Lindb. (создают сплошной ковер бледно-зеленого цвета)	<i>C. lasiocarpa</i> Ehrh.	Сизо-зеленый	Серовато-бурый
То же	<i>Sph. papillosum</i> Lindb. (создает сплошной ковер серовато-желтоватого цвета)	<i>C. rostrata</i> Stokes. (<i>C. inflata</i> Huds.)	Светло-желто-зеленый	Желто-зелено-белесоватый
»	<i>Sph. papillosum</i> Lindb. (создает сплошной ковер серовато-желтоватого цвета)	<i>Trichophorum caespitosum</i> (L.) Hartm.	Зеленый	Желто-оранжевый, затем белесый
Олиготрофная	<i>Sph. majus</i> Russ. (создает сплошной ковер золотисто-желтоватого цвета)	<i>Scheuchzeria palustris</i> L.	Сочнобутылоч-по-зеленый	Коричневатобурый, белесый
»	<i>Sph. majus</i> (Russ.) C. Jens., <i>Sph. balticum</i> (Russ.) C. Jens. (создают сплошной ковер золотисто-желтого цвета)	<i>Eriophorum vaginatum</i> L.	Блестящий темно-зеленый с белой «дымкой» сверху (пуховки)	Серовато-желтоватый
Олиготрофная (см. рис. 38, а — в)	<i>Sph. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr. (создает сплошной ковер коричнево-бурого цвета)	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill, <i>Rubus chamaemorus</i> L.	Буро-зеленый	Разноцветный, пестрый
Олиготрофная	<i>Sph. fuscum</i> (Schimp.) Klinggr., <i>Cladonia alpestris</i> (L.) Rabh. (создают пятнистый фон, бурые пятна чередуются с белыми)	<i>Calluna vulgaris</i> (L.) Hill.	Бело-коричнево-буро-зеленый, пестрый	Очень пестрый

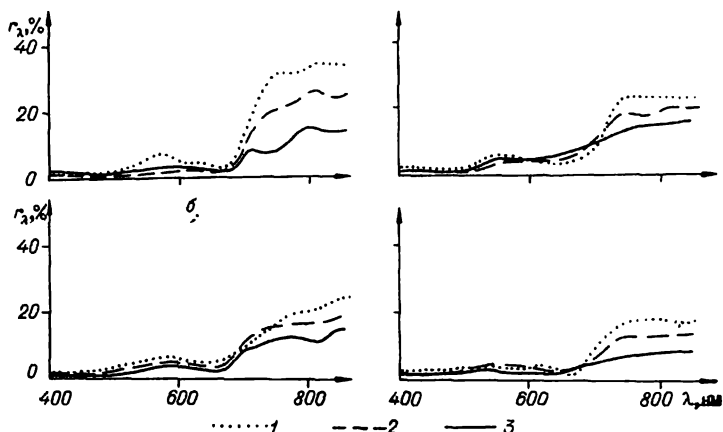


Рис. 38. Кривые СКЯ.

а — чистого сфагнового покрова из *Sphagnum apiculatum*+*Sph. dusenii* (по Галкиной, Мелешко, 1969): 1—23/VIII; 2—10/VI; 3—18/V; б — чистого сфагнового покрова *Sph. fuscum* (по Галкиной, Мелешко, 1969): 1—23/VIII; 2—10/VI; 3—18/V; в — клюквенно-осоково-сфагнового сообщества: 1—23/VIII; 2—10/VI; 3—18/V; г — вересково-сфагнового сообщества: 1—23/VIII; 2—10/VI; 3—18/V.

над горизонтом, облачности, влажности воздуха и т. д. Цифровой и графический материал, получаемый при измерении СКЯ, позволяет более объективно оценивать некоторые процессы, протекающие в растительном покрове, которые нельзя заметить визуально. В этом преимущество измерений СКЯ при помощи приборов.

Для наглядности и удобства сопоставления спектральных коэффициентов яркости отдельных растений и растительных сообществ в различных фенологических состояниях их выражают

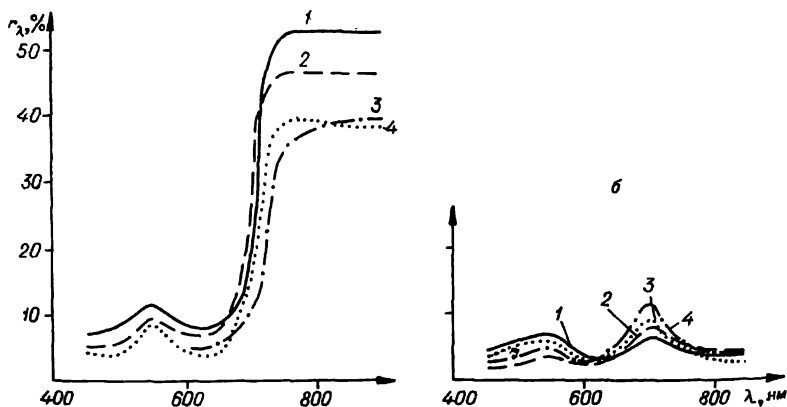


Рис. 39. Кривые СКЯ сосны (по Алексею, Белову, 1960).

а — молодые побеги: 1—16/VI; 2—1/VIII; 3—12/X; 4—15/IX; б — старые 1—2-летние побеги: 1—20/VI; 2—15/IX; 3—1/VIII; 4—16/VII.

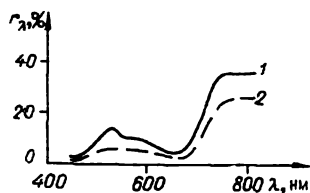


Рис. 40. Кривые СКЯ ели (по Белову, 1959).

1 — молодые побеги, 2 — старые побеги.

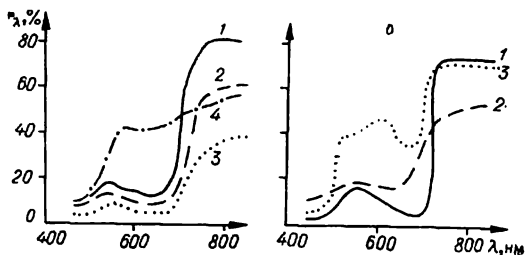


Рис. 41. Кривые СКЯ.

а — листья березы: (по Алексею, Белову, 1960): 1 — зеленые листья, 17/VI; 2 — то же, 14/IX; 3 — то же, 30/IX; 4 — желтые листья, 11/X; б — листья дуба (по Харину, 1965): 1 — зеленые листья, 27/IX; 2 — желто-оранжевые листья, 5/X; 3 — коричнево-бурые листья, 22/X.

в форме кривых и цифр, которые характеризуют зависимость коэффициентов яркости от длины волны в видимой и ближней инфракрасной области спектра. Для иллюстрации приводим серию кривых СКЯ некоторых зимнезеленых (рис. 38, 39, 40) и летнезеленых (рис. 41) растений, а также растений, слабо изменяющих свою окраску в течение вегетационного периода (см. рис. 38). Сопоставление кривых показывает, что спектральный коэффициент яркости нормально ассимилирующих зеленых растений имеет минимум отражения в диапазоне волн $\lambda = 400\text{—}500$ нм, этот минимум совпадает с поглощением световых лучей хлорофиллом. Второй резкий минимум отражения наблюдается в диапазоне излучения с длиной волны, равной примерно 680 нм, и вызывается той же причиной. Максимумы отражения у зеленых растений в этот период жизни характерны для излучений с длиной волн $\lambda = 550$ нм и $\lambda = 700\text{—}720$ нм, последний максимум самый высокий. Он прослеживается при помощи прибора отечественного производства примерно до 800—900 нм. Аналогичные данные были получены и зарубежными исследователями, например Биллингсом и Морисом (Billings, Moris 1961).

Осенняя окраска листьев (см. рис. 41) повышает максимум отражения не только в зеленой области спектра, но и в желто-оранжевой, а также в ближней инфракрасной. Подобные кривые отражения характерны для листьев желто-оранжевой и желтой окраски. Однако и в этот период еще наблюдается незначительный минимум — 650—680 нм. По мере дальнейшего отмирания листа (см. рис. 41, б, кривую 3) его общая спектральная яркость понижается. Отмершие и опавшие листья любой породы имеют сходный монотонный ход кривой СКЯ, которая, начиная с длины волны $\lambda = 400$ нм, поднимается в сторону инфракрасной области спектра. Яркость сухого листа редко превышает 20% при $\lambda = 800$ нм.

У зимнезеленых растений, например у хвойных — ели, пихты, сосны, кедра и других, ход кривой СКЯ в течение вегетационного

периода менее динамичен (см. рис. 39, 40). К осени у них можно видеть максимум отражения в зеленой области спектра, который несколько растягивается в сторону желтой области. Также хорошо выражен у хвойных максимум отражения в ближней инфракрасной области спектра. Однако у большинства из них кривая СКЯ значительно ниже, чем у лиственных пород и трав.

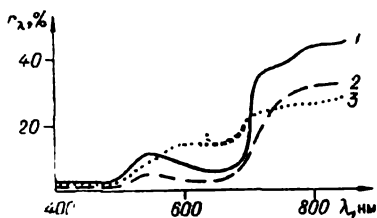


Рис. 42. Кривые СКЯ лиственницы (измерения Галкиной, Мелешко). 1 — ветви с зеленой хвоей (солнце), 2 — то же, (облачно); 3 — ветви с желтой хвоей (облачно).

Исключение составляют лишь молодые побеги этих деревьев, отличающиеся светло-зеленым ярким цветом хвои.

Особое положение среди хвойных занимает лиственница — летнезеленое хвойное дерево (рис. 42). СКЯ ее хвои такой же, как у листьев лиственных пород. Ее хвоя особенно ярка весной, стабилизируется летом, а к осени желтеет и опадает. Интересные фенологические карты для березы и лиственницы составил Н. Г. Харин

(1966), используя данные многочисленных наземных наблюдений.

Сходный ход кривых СКЯ наблюдается и у некоторых других растений — кустарников, кустарничков, трав и мхов. У одних из них ход кривых СКЯ очень динамичен, и тогда смена феноаспектов бывает выражена ярко, а у других, например у зимнезеленых растений или у растений с устойчивой окраской (сфагновые мхи, лишайники), ход кривых СКЯ обладает большим постоянством (см. рис. 38, а, б.). Следует отметить, что ни один из объектов косной природы (горные породы, почвы, вода, снег, лед) не имеет такого хода кривых СКЯ, следовательно, по этому признаку растения всегда можно отличить. Особенно характерным отличием растений от мертвой природы является уменьшение отражения в диапазоне с длиной волны, равной около 680 нм, в этом же диапазоне находится главная полоса поглощения хлорофилла.

Большой интерес для фенологических исследований представляет измерение СКЯ с земли и воздуха. Относительно широкое определение СКЯ растений и растительного покрова при помощи инструментов началось сравнительно недавно и производилось с различными целями. Так, одну группу специалистов заинтересовал вопрос использования растениями солнечной энергии. В основном в лабораторных условиях они изучали поглощение, пропускание и отражение солнечных лучей преимущественно в области спектра от 300 до 800—900 нм. В их работах подробно рассматривалась взаимосвязь между анатомическим строением листьев и их фотосинтетическим аппаратом (Шульгин, Клешнин, 1959; Брандт, Тагеева, 1967; и др.). В последней работе приведен обширный список отечественной и зарубежной литературы, по-

священной данным вопросам. Хотя работы этой группы ученых и не имеют непосредственного отношения к фенологическим наблюдениям, однако они подводят под них теоретическую базу.

Другая группа исследователей — сотрудники Института астроботаники АН Казахской ССР под руководством Г. А. Тихова — разрабатывала вопросы, связанные с возможностями дистанционного обнаружения растительности на других планетах. Ими изучались спектральные коэффициенты яркости отдельных видов и частей растений. Например, СКЯ лепестков цветков различной окраски (Козлова, 1955а); вариации СКЯ растений различных климатических зон как аборигенов, так и растений, для зоны не характерных. Этим объясняется своеобразный набор видов, упоминаемых в работах К. И. Козловой (1955б); М. П. Остякова и К. И. Козловой (1950); В. П. Дадыкина и В. П. Беденко (1960) и многих других.

Третья группа отечественных и зарубежных ученых изучала природные феноаспекты растительного покрова в наземных условиях и с воздуха на основании изменения хода СКЯ. Первая крупная сводная работа по спектральной отражательной способности природных объектов, в том числе и растительности, принадлежит Е. Л. Кринову (1947). Основные измерения СКЯ были им выполнены в наземных условиях с помощью стеклянного спектрографа системы ЦНИИГАиК с диапазоном длин волн $\lambda = 400\text{—}690$ нм и больше. До сего времени эта работа является справочной книгой по изучению отражательной способности природных объектов не только у нас, но и за рубежом.

После опубликования работы Е. Л. Кринова началось широкое изучение СКЯ в природе. Это обстоятельство было вызвано не столько интересом к самому методу, сколько необходимостью обосновать технические условия аэрофотосъемки в природе с целью повышения дешифрируемости аэрофотоснимков.

Наиболее систематично велось изучение СКЯ древесных пород. Выше мы приводили некоторые результаты, полученные при применении этого метода исследования (см. рис. 38—42), а также показали возможность отличать с его помощью хвойные породы от лиственных и устанавливать фенологические аспекты некоторых из них (см. также Алексеев, 1963; Алексеев, Белов, 1960; Арцыбашев, Белов, 1957; Белов, 1958, 1959; Харин, 1957, 1963, 1965; Кропов, Мелешко, 1967; Мелешко, Кропов, 1969; Пронин, 1948; и др.). К. Е. Мелешко и П. А. Кропов при обработке полученных с воздуха данных измерений СКЯ древесных насаждений использовали дифференцированный способ. В процессе спектрометрирования с летательного аппарата (см. рис. 37) в поле прибора в момент измерения попадают разные фрагменты леса — центральные части крон деревьев, их края, просветы между кронами, освещенные и затененные кроны и пр. Средние значения СКЯ данного участка леса отличаются от СКЯ крои, полячок и пр. Такой способ обработки данных спектрометрических измерений с воздуха позволяет правильнее сопоставлять

их с данными наземных измерений СКЯ, и позволяет получить наиболее полное представление о спектрометрируемом объекте.

В нашей стране исследователями производилось изучение СКЯ некоторых видов трав, кустарничков, полукустарничков, мхов и лишайников. Некоторые исследователи изучали и фрагменты растительных группировок, а также ими была сделана попытка проследить изменение феноаспектов (Галкина, Мелешко, 1969; Галкина, Савельева, Синяева, 1970; Савельева, 1969; Харин, 1965). Имеющиеся данные о СКЯ как отдельных растений, так и фрагментов растительных группировок еще очень малочисленны и не всегда сопоставимы друг с другом. Однако они показывают, что применение иструменальных методов при изучении смен фенологических аспектов представляет значительный интерес для фенологов.

АЭРОФОТОГРАФИЧЕСКИЙ МЕТОД

Разнообразные материалы аэрофотосъемки, полученные при фенологических исследованиях, необходимы при проведении аэровизуальных и аэроспектрометрических съемок. На аэрофотоснимке фенолог-дешифровщик видит не разрозненные данные кривых СКЯ, а закономерную смену контуров растительного покрова применительно к занимаемому им положению в рельефе местности. В данном случае возможность обзора у фенолога значительно больше, чем при аэровизуальных наблюдениях, больше возможности обнаружить, осмыслить материал и выявить те или иные закономерности. Большое значение при изучении феноаспектов по аэрофотоснимкам имеет возможность выявления закономерного группового распределения пятен с одинаковой спектральной яркостью, а также установление их мезо- и микроформы.

Суть аэрофотографического метода при проведении фенологических наблюдений заключается в периодическом крупномасштабном аэрофотографировании ключевых участков на черно-белую, спектрзональную и цветную аэрофото пленки. Используя аэрофотографический метод, можно перейти от макрокартографического — зонального изображения фенологических явлений (В. А. Батманов (1962б) — цветение черемухи; Н. Г. Харин (1965) — фенология березы и лиственницы) к контурному картографированию, отражающему мезо- и микроклиматические условия ограниченных территорий.

Успешное проведение аэрофотосъемки зависит от правильного выбора технических условий в природной обстановке. Конечной целью аэрофотографического метода исследования в фенологии является получение высокого образительного качества аэроснимков. Это достигается получением высокого контраста между смежными объектами (контурами) местности, т. е. большей величины детали яркости Δ , которая выражается ло-

гарифмом отношения зональных коэффициентов яркости двух смежных объектов

$$\Delta = \lg \frac{r' \lambda_1 - \lambda_2}{r'' \lambda_1 - \lambda_2},$$

где $\lambda_1 - \lambda_2$ — спектральный интервал, в котором ведется съемка; r' , r'' — СКЯ двух смежных объектов.

Яркость объектов преобразуется в оптические плотности аэрофотоснимка. Рассмотрение деталей объектов на аэрофотоснимках может быть осуществлено, если между оптическими плотностями D_A и D_B , которые соответствуют изображениям смежных объектов А и В, существует различие, называемое деталью плотности ΔD . Деталь оптической плотности определяется по формуле $\Delta D = D_A - D_B$. Она превышает порог различаемости оптических плотностей (негатива, отпечатка) глазом * дешифровщика. Порог различаемости оптических плотностей изменяется в зависимости от условий наблюдения и лежит в пределах от $\Delta D = 0,02$ (наиболее благоприятные условия) до $\Delta D = 0,1$ и более.

Таким образом, при планировании аэрофотосъемки задача заключается в выборе оптимальных условий ее проведения для получения максимальных величин деталей плотности между изображениями смежных объектов.

При выборе природных условий для аэрофотосъемки растительных сообществ, находящихся в определенном фенологическом состоянии, необходимо также учитывать оптимальное время для ее проведения в течение суток. В таком случае при дешифрировании учитывается влияние величины теней растительных объектов, изменение их отражательной способности с изменением положения солнца на небесном своде. Технические условия аэрофотосъемки определяются также на основании данных об отражательной способности снимаемых объектов с учетом спектральной чувствительности пленки и светофильтра. Принимая во внимание условия освещения снимаемого объекта, его СКЯ, данные оптической системы и пленки, производятся экспонометрические расчеты. При определении экспозиции и условий обработки пленки необходимо получить детали плотности ΔD на прямолинейном участке характеристической кривой фотоматериала. Совершенные технические средства аэрофотосъемки позволяют получить изображение растительных объектов высокого качества. Характеристики аэрофотоаппаратов, фотоматериалов, светофильтров имеются в специальных пособиях (Михайлов, 1959; и др.). Большое внимание в литературе уделяется вопросу об оптимальных сроках аэрофотографирования растительных сообществ (Белов, 1959; Богомолов, 1960; Виноградов, 1966; Харин, 1965, 1966). Исходными положениями при разработке этих рекомендаций служит анализ оптических характеристик растительных объектов.

* Пороговая чувствительность глаза — это способность глаза различать минимальные тональности.

АЭРОСЪЕМКА В УЗКИХ СПЕКТРАЛЬНЫХ ИНТЕРВАЛАХ И ТЕЛЕФОТОМЕТРИРОВАНИЕ

Развитие технических средств аэрометодов направлено на решение задач автоматизации процесса дешифрирования. Конечной целью является выделение контуров природных объектов определенных типов с той или иной степенью детальности. Применительно к задачам фенологии большой интерес представляет выделение контуров растительных группировок, в которых было бы отражено то или иное фенофазное состояние растительного покрова.

Автоматизация процесса дешифрирования — очень сложная задача. В настоящее время наметились основные методические пути ее реализации и некоторые полученные результаты позволяют говорить об эффективности такого метода. В первых попытках автоматизации дешифрирования снимков в качестве дешифровочного признака использовались геометрические характеристики определенных объектов. Дешифрирование аэроснимков проводилось с помощью логических устройств по опознаванию образов. Однако большое разнообразие и изменчивость геометрических характеристик объектов позволяют определять только некоторые искусственные и естественные объекты. Изучение геометрических свойств объектов (распределения деталей по их яркости) имеет большое значение для обоснования параметров новой аэрофотосъемочной аппаратуры и выбора оптимальных условий аэрофотографирования. Изучение распределения деталей яркости объектов осуществляется одномерным сканированием* местности с помощью телефотометра, установленного на летательном аппарате.

После математической обработки регистрограмм получается информация о закономерностях распределения яркости исследуемого объекта. В настоящее время осуществлена автоматизация дешифрирования снимков сельскохозяйственных объектов.

Основными признаками, по которым распознаются объекты, служат их фотометрические характеристики — спектральные коэффициенты яркости. Реализуется этот способ при аэросъемке объектов в узких спектральных интервалах оптико-механическими сканирующими устройствами. Изображение при таком способе аэросъемки строится подобно телевизионному — путем регистрации рядом расположенных строк. Изменение оптических плотностей по строке соответствует изменению спектральной яркости на узких полосках местности, попавших в поле зрения камеры. Однако при анализе полученных данных удобнее оперировать не с оптическими плотностями изображений объектов, а с электрическими сигналами, величины которых про-

* Сканирование — процесс последовательного во времени измерения какого-либо объекта. В данном случае осуществляется за счет поступательного движения самолета.

порциональны деталям яркости объектов. Эти сигналы записываются на магнитную пленку. Обработка результатов измерений производится в зонах спектра, где между смежными объектами имеет место наибольший контраст.

На всех этапах обработки используются электронно-вычислительные машины. На конечном этапе используются запрограммированные признаки конкретных объектов — средние значения СКЯ и доверительные границы их отклонений от средних значений. Окончательным результатом обработки служит картосхема, на которой машинным способом нанесен контур определенных категорий природных объектов в виде кодовых знаков.

ВЫБОР И ПОДГОТОВКА ЭКСПЕРИМЕНТАЛЬНЫХ ПЛОЩАДОК

При использовании самолетов фенолог-наблюдатель в подавляющем большинстве случаев имеет дело не с изолированными видами растений, а с растительными сообществами различной вертикальной и горизонтальной протяженности или с их комплексами и редко — с чистыми зарослями одного вида. К последней категории можно отнести посевы и посадки культурных растений. В зависимости от сроков наблюдения на изменение спектральной отражательной способности участка будет оказывать влияние не только фаза развития растений, но и степень прикрытия ими поверхности почвы. Слабая сомкнутость растительного покрова очень сильно влияет на СКЯ исследуемого участка. В этом случае рассматривается отражательная способность системы растительный покров — почва.

При применении аэрометодов выбор экспериментальных участков для фенологических наблюдений определяется теми задачами, которые должны быть разрешены на основании полученных данных. Эти задачи могут быть поставлены либо в масштабе Советского Союза, либо в локальном масштабе.

В первом случае аэрофенологические исследования должны проводиться специально организованной фенологической службой. На основании собираемых ею данных будут выявляться мезо- и микроклиматические особенности относительно крупных территориальных выделов. Граница и природа таких выделов определяется историей геологии территории и формированием растительности. Основными выделами этих территориальных комплексов являются границы стран и растительных зон (Исаченко и др., 1965). Именно характер строения местности, видовой состав растений и циклы развития более мелких территориальных комплексов, а в их пределах и растительного покрова, характерного для этих территорий, определяют основные закономерности. При таком подходе к местоположению экспериментальных участков должны быть учтены как меридиональные, так и широтные смены комплексов растительного покрова

основных ландшафтов*. В этом случае могут быть получены фенологические данные, обладающие большой информационной емкостью, и с их помощью может быть решен ряд вопросов. Например, медико-санитарное районирование территории, учет состояния и прогнозирование урожаев сельскохозяйственных посевов и посадок, выявление участков, где нет растительного покрова или он слабо развит, и т. д.

Кроме того, эти экспериментальные участки можно использовать для определения интегрального альбеда и объяснения причины столь больших отклонений в его показателях (Гаевский, 1953), на которые справедливо указывал П. А. Богомолов (1969). Эти исследования могут иметь также большое значение для совершенствования аэрофотографирования (Богомолов, 1966).

Во втором случае — при решении локальных задач — выбор участка диктуется определенными узкими интересами народного хозяйства. Примером таких участков являются: а) лесные массивы в лесхозах, в пределах которых ежегодно ведутся фенологические наблюдения; б) обширные пространства сельскохозяйственных угодий (посевы зерновых, бахчевых, хлопчатника и др.); в) природные территориальные выделы, в пределах которых необходимо установить смену микроклиматических условий в зависимости от близости того или иного из них от крупного естественного или искусственного водоема; г) крупные депрессии с доминирующими болотными массивами; д) местности с сильно расчлененным рельефом или части горных систем с выраженными чертами вертикальной зональности и пр. В каждом из этих случаев экспериментальные участки могут иметь свою конфигурацию, однако для случаев в), г), д) участкам целесообразно придавать вытянутую форму и располагать их вдоль большого, разнообразного по естественным условиям профиля. Ширина должна быть не менее 200—300 м, а длина может достигать многих километров. На профиле необходимо отразить основные типы растительности данного региона.

Для удобства проведения аэровизуальных и аэроспектрометрических фенологических наблюдений участки очень большой протяженности подразделяются на более короткие отрезки — 1,5—2,0 км. Каждый из таких участков должен наиболее полно характеризовать ту или иную часть большого профиля, иметь четкие опознавательные знаки у начала и конца отрезка. Участки на профиле располагаются, по возможности, на таком расстоянии друг от друга, чтобы пилот и наблюдатель, закончив работу на одном из них, ясно видели ориентиры другого.

Вся территория профиля фотографируется. Основанием для выбора направления и длины профиля служит плановая съемка залетов прежних лет и крупномасштабная топографическая карта. Масштаб аэрофотографирования устанавливается 1:3000—

* Рекомендация В. П. Мирошниченко (1961). Выбор опорных профилей аэрофотографирования справедлив и для фенологических исследований.

1:5000. При таком масштабе объекты размером 0,2—0,3 м достаточно четко отображаются на снимке при разрешении $R_c=200$ мм*.

Полоса профиля сначала дешифрируется в камеральных условиях, а затем правильность дешифрирования проверяется в поле. На основании данных дешифрирования профиль подразделяется на части, в пределах каждой из них проводится подробное описание контуров и выбираются площадки для контрольного наземного спектрометрирования. Площадки намечаются в средней части однотипного контура. Желательно выделить не менее трёх-пяти площадок размером $0,5 \times 0,5$, если же растительный покров имеет комплексный характер, то их количество увеличивается. Кроме отбора таких типичных площадок необходимо еще наметить ряд «случайных» площадок для проведения массовых наземных измерений СКЯ. Такие площадки располагаются вдоль оси отрезков профиля через каждые 3 м, размером $0,5 \times 0,5$ м. Размещение их примерно совпадает с положением площадок, спектрометрируемых с самолета.

Провести большое количество наземных измерений СКЯ возможно лишь при использовании быстрогодействующего спектрометра типа С-9 (Кольцов, 1967). Преимуществом контрольных наземных измерений является, с одной стороны, возможность получения массового количества спектрофотометрических данных, а с другой — использование этих данных для составления обобщенных фенологических карт разного масштаба путем применения статистического метода обработки результатов наблюдений.

Сопоставление результатов наземного фенологического спектрометрирования с воздушным производится по снимкам фотопривязки. Геоботаником-фенологом помимо составления картосхемы профиля производится картирование (в масштабе 1:5) и описание состояния растительного покрова в момент аэровизуального облета или инструментального измерения феноаспектов с воздуха по принятому у фенологов-геоботаников методу. Для работы изготавливаются тетради из миллиметровой бумаги по 10—12 с. в каждой. Заранее тушью наносится контур квадрата и крестовина, делящая его на четыре равные части. Нумерация площадок ведется сплошная, рядом с номером площадки ставится номер профиля и индекс отрезка, а также число и год. При картировании особое внимание уделяется степени сомкнутости растительного покрова (по ярусам), а также наличию на площадке оголенной почвы, камней, участков, залитых водой, и пр. После окончания картирования в центр площадки вкалывается металлическая шпилька с номером площадки. При спектрометрировании объектив прибора центрируется на шпильку, которая затем вынимается, после

* R_c — разрешающая способность аэрофотоснимка, т. е. число линий, распознаваемых в 1 мм снимка.

чего производится измерение СКЯ площадки. Поскольку при фенологических исследованиях важно проследить изменение феноаспектов одних и тех же видов, то после окончания спектрометрирования, еще до снятия прибора, шпилька с номером вкалывается на прежнее место. Можно углы квадрата отмечать колышками, однако этот способ более трудоемок, кроме того, колышки должны забиваться почти до поверхности почвы и обычно слабо заметны.

При подготовке профиля (его картосхемы) для производства аэровизуальных и инструментальных фенонаблюдений полоса профиля с дешифрованными контурами вычерчивается на плотной бумаге и накладывается на планшет, на верхней и нижней стороне которого есть вращающиеся валики с зажимами. На нижний из валиков закручивается почти весь профиль, за исключением части, уменьшающейся на планшете. Свободный (пустой) конец ленты профиля закрепляется на верхнем валике. Вращая этот валик, постепенно сматывают отработанную часть профиля. Контур согласно принятой легенде заливаются слабой краской или слабо закрашиваются карандашами. Один отрезок профиля отделяется от другого жирной линией, а на краю указываются опознавательные знаки. Доминирующие виды растений (внутри контуров) обозначаются буквами или цифрами. Во время полета у буквы или цифры растения ставится значок, отмечающий феносостояние данного вида.

Рекомендация о форме записи не может быть сделана заранее. В каждом конкретном случае это определяется особенностями растительного покрова, зафиксированного на профиле.

В том случае, когда специально снять территорию нет возможности, можно воспользоваться материалами аэрофотосъемки других ведомств. Особенно удобны для этой цели материалы аэрофотосъемки лесов. Из заказанных контактных отпечатков, как и в первом случае, монтируется фотосхема профиля. Ее положение точно привязывается, например, к плану лесоустройства. Контур, выделенные лесоустроителями, дополнительно обследуются и описываются фенологами-геоботаниками в натуре. На основании полученных данных составляется профиль-картосхема, которая используется как и первая. Масштаб картирования в этом случае будет значительно мельче (1:10 000—1:17 000).

Заключение. Применение в фенологических исследованиях современных технических средств, используемых в аэрометодах, позволяет получить качественно новую информацию об изменениях оптических свойств растительности. Методы исследований (аэровизуальный, фотографический, аэроспектрометрический) служат для решения конкретных задач, дополняют друг друга. Количественная оценка оптических свойств растительности спектрометрическим методом является самостоятельной задачей фенологического исследования.

ЛИТЕРАТУРА

- Айрапетян Ф. П. Фитофенологические исследования в горных странах.— «Бот. ж.», 1969, т. 54, № 10.
- Александрова В. Д. Фенология растений и сезонные аспекты в подзоне арктических тундр.— В кн.: Труды фенологического совещания. Л., 1960.
- Александрова В. Д. Влияние снежного покрова на растительность в арктической тундре Якутии.— В кн.: Материалы по растительности Якутии. Л., 1961а.
- Александрова В. Д. Сезонная динамика растительных сообществ в Арктике.— «Проблемы Севера», 1961б, вып. 4.
- Александрова В. Д. Фенологические наблюдения в высокогорье хребта Кодар.— «Записки Забайкальского отдела ВГО СССР», 1963, № 22.
- Алексеев В. А. Некоторые вопросы оптических свойств леса.— В кн.: Проблемы экологии и физиологии лесных растений. Л., «Наука», 1963.
- Алексеев В. А., Белов С. В. Спектральная отражательная способность древесных пород.— В кн.: Аэрометоды в природных исследованиях. Л., 1960.
- Алехин В. В. Фитосоциология и ее последние успехи у нас и на Западе.— В кн.: Методика геоботанических исследований. Л.— М., «Пучина», 1925.
- Алехин В. В. Основные понятия и основные единицы в фитоценологии.— «Сов. бот.», 1935, № 5.
- Алехин В. В. Растительность СССР в основных зонах. М., 1936.
- Алехин В. В. Методика полевого изучения растительности и флоры. Изд. 2-е. М., 1938а.
- Алехин В. В. География растений. М., «Советская книга», 1938б.
- Андреев В. Н. Обследование тундровых пастбищ с помощью самолета.— «Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства. Сер. Оленеводство», 1938, вып. 1.
- Андреев В. Н. Методика воздушно-глазомерного обследования оленьих пастбищ.— «Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия животноводства. Сер. Оленеводство», 1940, вып. 12.
- Андреев В. Н. Исследование растительности аэровизуальным методом.— «Труды Второго Всесоюз. геогр. съезда», М., 1949, т. III.
- Андреев В. Н. Применение аэрометодов при изучении ландшафтов тундры для их сельскохозяйственного освоения.— В кн.: Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Андреев В. Н., Панфиловский А. Л. Обследование тундровых пастбищ с помощью самолета.— «Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия и животноводства. Сер. оленеводство», 1938, вып. 1.
- Арцыбашев Е. С., Белов С. В. Отражательная способность древесных пород.— «Труды Лаборатории аэрометодов», 1957, т. 6.
- Атлас Армянской ССР. Ереван — М., ГУГК, 1961.
- Атлас Грузинской ССР. Тбилиси — М., ГУГК, 1964.
- Атлас Ленинградской обл. Л.— М., ГУГК, 1967.
- Атлас Псковской обл. Л.— М., ГУГК, 1969.
- Бабушкин Л. Н. Некоторые итоги работ по фенологии в Средней Азии.— «Труды Узбекстанск. геогр. об-ва АН УзССР», 1948, т. 2.
- Бабушкин Л. Н. Агроклиматическое описание Средней Азии.— «Научные труды Ташкентского ун-та», 1964, т. 236.
- Баранов П. А., Бейдеман И. Н., Шульц Г. Э. Главнейшие направления фенологии в СССР.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960.

Батманов В. А. Биоклиматическая карта Урала.— В кн.: Весеннее развитие растительности. Свердловск, 1934.

Батманов В. А. Метод макрофенологического картографирования.— «Геогр. сборник», 1957, т. IX.

Батманов В. А. О неиспользованных ресурсах фенологии.— В кн.: Труды фенологического совещания. Л., 1960а.

Батманов В. А. О фенологическом картографировании.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., 1960б.

Батманов В. А. Фенологические наблюдения в походе. Свердловск, 1961.

Батманов В. А. К методике фенологических наблюдений над земельными угодьями колхозов и совхозов.— «Материалы по фенологии. Сибирь и Дальний Восток». Л., 1962а, вып. 3.

Батманов В. А. Карта изофен начала цветения черемухи и вишни.— «Сибирский геогр. сборник», Л.— М., 1962б, вып. 1.

Батманов В. А. Интегральный и экометрический методы фенологического наблюдения.— «Докл. фенол. сектора Геогр. об-ва СССР», 1966, вып. 2 (18).

Батманов В. А. К методике осенних фенологических наблюдений за окрашиванием листьев и листопадом.— В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Сб. 1. Иркутск, 1967.

Батманов В. А., Куприянова М. К., Мухамедзянова Т. Н., Шенгина З. Г. Опыт применения интегрального и экометрического методов фенологического наблюдения в различного рода исследованиях.— В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Сб. 1. Иркутск, 1967.

Бейдеман И. Н. Геоботанические исследования в дельтах. (Наблюдения над фенологией отдельных растений и группировок в увязке с динамикой солей и влажности почвы.) — В кн.: Руководство устьевыми станциями. М.— Л., Гидрометеоздат, 1951.

Бейдеман И. Н. Методика фенологических наблюдений при геоботанических исследованиях. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1954.

Бейдеман И. Н. К методике изучения водного режима растений.— «Бот. ж.», 1956, т. 41, № 3.

Бейдеман И. Н. Методика эколого-фенологических наблюдений на примере пустынных районов Закавказья.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960а.

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений.— В кн.: Полевая геоботаника. Т. 2. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1960б.

Бейдеман И. Н., Паутова В. Н. Водный режим растений на островах и берегах озера Байкал и методика его изучения.— Труды Лимнологического ин-та, 1969, т. 9 (19), вып. 2.

Бекетов А. Н. География растений. Очерки учения о распространении и распределения растительности на земной поверхности. СПб., 1896.

Белов С. В. Изменение фенологического состояния насаждений в вегетационный период и их значение для аэрофотосъемки.— В кн.: Учен. зап. лесной группы Лаборатории аэрометодов АН СССР. Л., 1958.

Белов С. В. Аэрофотосъемка лесов. М.— Л., 1959.

Белов С. В. Фенология и аэрофотосъемка лесов.— В кн.: Труды фенологического совещания. Л. Гидрометеоздат, 1960.

Беспалова З. Г., Борисова И. В. Краткая программно-методическая записка по стационарному изучению биологии степных и пустынных растений и возрастного состава их популяций.— В кн.: Программно-методические записки по биокомплексному и геоботаническому изучению степей и пустынь Центрально-го Казахстана. М.— Л., 1960.

Беспалова З. Г., Борисова И. В. Фенологические наблюдения в степных сообществах с учетом морфологии и биологии растений.— «Бот. ж.», 1963, т. 48, № 9.

Беспалова З. Г., Борисова И. В. Степная зона.— В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.— Л., «Наука», 1966.

Бессонова Е. В. Наступление фаз развития основных сельскохозяйственных культур на территории СССР.— «Геогр. сборник», М.— Л., 1957, № 9.

Бессонова Е. В. Фенологические карты и потребность в тепле некоторых

сельскохозяйственных культур.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеопиздат, 1960.

Богдановская-Гиэнеф И. Д. Природные условия и оленья пастбища острова Колгуева.— «Труды Науч.-исслед. ин-та полярного земледелия, животноводства и промыслового хозяйства, Сер. оленеводство», 1938, вып. 2.

Богомолов Л. А. Понятие аэроландшафт и оптико-географическое исследование земной поверхности.— В кн.: Аэрометоды исследования местности. М., «Недра», 1966.

Богомолов Л. А. Оценка оптических свойств местности с целью составления карты оптимальных сроков аэрофотосъемки.— «Известия вузов», 1969. Сер. геодезии и аэрофотосъемки, вып. 4.

Борисова И. В. Влияние поздневесенних заморозков на развитие некоторых растений пустынных степей Центрального Казахстана.— «Бот. ж.», 1965а, т. 50, № 5.

Борисова И. В. Ритмы сезонного развития степных растений и зональных типов степной растительности Центрального Казахстана.— Труды Бот. ин-та АН СССР», 1965б. Сер. 3, вып. 17.

Борисова И. В. Изучение аспективности растительных сообществ.— В кн.: Проблемы современ. бот. Т. 1. М.— Л., «Наука», 1965в.

Борисова И. В. Сезонная динамика растительного сообщества.— В кн.: Полевая геоботаника. Т. IV. Л., «Наука», 1972.

Борисоглебский Г. И. Методическое пособие по авиаобследованию озимых и ранних яровых зерновых культур. М., Гидрометеопиздат, 1965.

Борисоглебский Г. И. Авиационные и агрометеорологические наблюдения для оценки и прогнозирования состояния зерновых культур на больших площадях.— «Труды Гидрометцентра», Л., 1967а, вып. 9.

Борисоглебский Г. И. Аэровизуальное обследование зерновых культур.— В кн.: Труды IX Всесоюз. совещ. по аэрофотосъемке. Л., «Наука», 1967б.

Бородин И. П. Краткий учебник ботаники. М.— Л., Госиздат, 1928.

Брандт А. Б., Тагеева С. В. Оптические параметры растительных организмов. М., «Наука», 1967.

Будыко М. И. О тепловом балансе живых организмов.— «Известия АН СССР. Сер. геогр.», 1959, № 1.

Бузин Н. П. Результаты фенологических наблюдений над разными сортами винограда за 1924—1928 гг.— «Записки государственного Никитского опытного бот. сада», 1929а, т. 13, № 2.

Бузин Н. П. Фенологические наблюдения над виноградом на южном берегу Крыма в 1928 г.— «Вестник виноделия Украины», 1929б, № 2.

Булыгин Н. Е. Периоды заложения соцветий и цветков у деревьев и кустарников в Ленинграде.— «Географический сборник. Вопросы фенологии леса». М.— Л., 1963, т. XVI.

Булыгин Н. Е. К методике фенологических наблюдений за повторным цветением деревянных растений.— В кн.: Докл. совещания актива фенологов Геогр. об-ва СССР в 1966 г. Л., 1967.

Быков Б. А. Наступление фаз развития основных сельскохозяйственных культур на территории СССР.— «Геогр. сборник», М.— Л., 1957, № 9.

Викторов С. В. Использование геоботанического метода при геологических и гидрологических исследованиях. М., Изд-во АН СССР, 1955.

Виноградов Б. В. Аэрометоды изучения растительности аридных зон. М.— Л., «Наука», 1966.

Виноградов Б. В., Волков И. А., Мирошниченко В. П., Преображенский А. С. Применение аэрометодов при изучении ландшафтов.— «Вестник АН СССР», 1957, № 1.

Войшвилло Н. А. Оптические характеристики сильно рассеивающих серых стеков.— «Журнал прикладной спектроскопии», 1969, т. XI, вып. 2.

Вольцов В. В. Методика и аппаратура для измерения спектральных индикаторов отражения элементов земной поверхности.— В кн.: Аэрофотосъемка и ее применение. М., «Наука», 1967.

Воронов А. Г. Программа наблюдений над перезимованием растений в заповедниках.— «Научно-метод. записки Гл. упр. по заповедникам», М., 1949, вып. XII.

Гаевский В. Л. Альbedo больших территорий.— «Труды Главной геофизической обсерватории», 1961, вып. 109.

Галазий Г. И. Некоторые данные о длительности жизни пижмы *Tanacetum sibiricum* L. и прострела *Pulsatilla turczaninowii* Kryl. et Serg.— «Бот. ж.», 1954, т. 89, № 6.

Галахов Н. Н. О характеристике ландшафтных зон с помощью биоклиматических показателей.— «Известия Всесоюз. геогр. об-ва», 1943, вып. 5.

Галахов Н. Н. Роль фенологии в решении некоторых задач физической географии.— В кн.: Труды фенол. совещ. Л., Гидрометеониздат, 1960.

Галахов Н. Н. Развитие растительности в Калининградской области по сезонам года.— В кн.: Географический сборник. Л., «Наука», 1963.

Галахов Н. Н. Фенология климатического режима.— «Бот. ж.», 1964, т. 49, № 6.

Галкина Е. А. Аэровизуальные признаки болот.— В кн.: Применение самолета при геоботанических исследованиях. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1937.

Галкина Е. А., Мелешко К. Е. Спектральные коэффициенты яркости растительного покрова некоторых болотных фаций.— «Докл. Комиссии аэро-съемки и фотограмметрии ГО СССР». Л., 1969, вып. 6.

Галкина Е. А., Савельева Р. П., Синяева Т. С. Изменение спектрального коэффициента яркости (СКЯ) посевов зерновых в зависимости от состояния их зрелости.— В кн.: Труды X Всесоюзн. совещ. по аэро-съемке. Л., 1970.

Ганецкая З. Г. Эколого-фенологические наблюдения над основными видами растений каменистых степей гор Кокшетау в Казахстане.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеониздат, 1960.

Гвоздик Л. Н., Михайлов Ю. П. Методы и опыт картографирования сезонной динамики ландшафтов Забайкалья.— «Докл. ин-та геогр. Сибири и Дальнего Востока», Иркутск, 1965, вып. 10.

Гердер Ф. Е. Сравнительная таблица среднего времени развития на открытом воздухе листьев и цветов и созревание плодов и растений в округе С.-Петербурга, составленная по собственным наблюдениям с 1857 по 1870 г.— «Труды С.-Петерб. бот. сада», 1872, т. I, вып. 2.

Гердер Ф. Е. Сравнительная таблица начала развития листьев цветов и созревания плодов у полевых и некоторых других растений.— «Труды С.-Петерб. бот. сада», 1875, т. III, вып. 1.

Голубев В. Н. Эколого-биологические особенности травянистых растений и растительных сообществ лесостепи. М., «Наука», 1965.

Голубев В. Н. К методике составления кривых цветения растительных сообществ.— «Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол.», 1969, т. 74, № 2.

Городков Б. Н. Геоботаника и авиация на Севере.— «Сов. бот.», 1935, № 2.

Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений Забайкалья. М., «Наука», 1966.

Горышина Т. К. О температурном режиме ранневесенних растений в дубовом лесу.— «Бот. ж.», 1961, т. 46, № 9.

Горышина Т. К. Экспериментально-экологический анализ сезонной ритмики ранневесенних дубравных эфемероидов.— «Бот. ж.», 1963, т. 48, № 11.

Горышина Т. К. О характере осенне-зимнего покоя у различных сезонных групп травянистых растений дубравы.— «Бюлл. Моск. об-ва испытателей природы. Отд. биол.», 1965, т. 70, № 5.

Горышина Т. К., Ковалева Т. А. Сезонные температурные адаптации у ранневесенних дубравных эфемероидов.— «Бот. ж.», 1967, т. 52, № 5.

Грибов А. И. Температурный режим стволов сосны.— В кн.: Гидроклиматические исследования в лесах Сибири. М., «Наука», 1967.

Грингоф И. Г. Методическое пособие по фенологическим наблюдениям. Вып. 1. Л., Гидрометеониздат, 1962.

Гроссгейм А. А. Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана.— «Труды по геобот. обследованию пастбищ ССР Азербайджана. Сер. А. Зимние пастбища». Баку, 1929, вып. 1.

Грудзинская И. А. Сезонное развитие растений в степных лесонасажде-

ниях и изображение его при помощи кривых.— В кн.: Труды фенологического совещания. Л., Гидрометеониздат, 1960.

Гук Н. И. О картографировании в фенологии.— «Труды Украинского науч.-исслед. гидромет. ин-та», 1957, вып. 8.

Гумбольдт А. Прологомены к географическому распространению растений согласно температуре воздуха и высоте гор.— В кн.: География растений. М., Сельхозгиз, 1936.

Дадыкин В. П., Беденко В. П. О связи оптических свойств листьев растений с влажностью почвы.— «Докл. АН СССР», 1960, т. 134, № 14.

Дороганевская Е. А. К вопросу о суммах температур.— «Бот. ж.», 1953, т. 1.

Долгошев В. И. О календаре природы Подмосковья.— В кн.: Очерки природы Подмосковья и Московской области. М., 1947.

Долгошев В. И. Мать-и-мачеха — ранний медонос. «Пчеловодство», 1948а, № 4.

Долгошев В. И. Календарь цветения белой акации.— «Пчеловодство», 1948б, № 5.

Долгошев В. И. Календарь цветения вереска.— «Пчеловодство», 1948в, № 7.

Долгошев В. И. Календарь цветения главнейших и медоносных растений Подмосковья.— В кн.: Календарь русской природы. Кн. I. М., 1948.

Долгошев В. И. Материалы по фенологии главнейших древесно-кустарниковых пород Подмосковья сравнительно с другими районами СССР.— В кн.: Календарь природы СССР. Кн. II. М., 1949.

Дружинина Н. П. Использование интегрального фенологического метода при стационарных геоботанических исследованиях (Читинская область).— В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Сб. I. Иркутск, 1967.

Дуров Г. А. Фенологические карты в комплексных региональных атласах.— «Докл. фенол. сектора ВГО СССР». Л., 1966, вып. 2 (18).

Дьяконов П. Н. Календарь природы окрестностей поселка Ключи (нижнее течение р. Камчатки).— В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Сб. I. Иркутск, 1967.

Елагин И. Н. Фенологические наблюдения 1952—1953 гг. в Теллермановском опытном лесничестве.— «Труды Ин-та леса АН СССР», 1957, т. XXXIII.

Елагин И. Н. О методике регистрации фенологических наблюдений в растительных сообществах.— «Труды фенологического совещания.» Л., Гидрометеониздат, 1960.

Елагин И. Н. Сезонное развитие лиственничного леса.— «Сообщение лаборатории лесоведения». М., 1962, вып. 6.

Елагин И. Н. О методике ведения осенних фенологических наблюдений в лесных сообществах.— «Географический сборник», 1963, № 16.

Зангиев М. Г. К фенологии главнейших типов букового леса в Белокано-Закатальском горном массиве.— «Известия АН АзССР. Сер. биол. и с.-х. наук», 1959, № 6.

Зангиев М. Г. Сезонная динамика опада главнейших типов букового леса Белокано-Закатальского горного массива.— «Известия АН АзССР. Сер. биол. и мед. наук». 1960, № 4.

Зверев М. И. Календарь природы Алма-Атинского заповедника.— «Труды Алма-Атинского гос. заповедника». Алма-Ата, 1947, вып. 4.

Здановский И. А. Наставление для производства наблюдений над периодическими явлениями из жизни природы. М., 1925.

Здановский И. А. Календарь природы и сельскохозяйственных работ Московского кая. М., 1926.

Зюбина В. И. Температура отвалов сосны и березы (физиологическая характеристика древесных пород Средней Сибири). Красноярск, 1965.

Иванов В. И. Руководство к производству фенологических наблюдений. Изд-во Шиповского опытно-лесничества, 1905а.

Иванов В. И. Суммы температур, нужные некоторым растениям С.-Петербурга (парк Лесного института) для их зацветания.— «Известия Лесного ин-та», Спб, 1905б, т. 13.

Игошина К. Н. Рост кормовых ягелей на Приуральском Севере. «Труды

науч.-исслед. ин-та полярного земледелия животноводства и промышленного хозяйства. Сер. оленеводство», 1939, вып. 4.

Ильинский А. П. Растительность земного шара. М.—Л., 1937.

Исаченко А. Г., Дашкевич З. В., Карнаухова Е. В. Физико-географическое районирование Северо-Запада СССР. Л., 1965.

Кайгородов Д. Н. Первый стенной календарь Петербургской весны. СПб., 1893.

Кайгородов Д. Н. Периодические явления в майской природе Европейской России.— «Природа в школе». СПб., 1907, № 4.

Кайгородов Д. Н. Семнадцатый стенной календарь ленинградской природы. Л., 1925.

Калесник С. В. Фенология и география.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960.

Камышев Н. С. Фенология Каменной степи и проблема происхождения степных аспектов.— «Труды Воронежского ун-та», 1958, т. 45, № 3.

Клинец А. П. Изменение температуры дерева под влиянием рубок ухода.— «Физиология растений», 1955, т. 2, вып. 4.

Ковалевский В. И. О продолжительности вегетационного периода культурных растений в зависимости от широты и долготы места.— «Труды С.-Петербурга. Об-ва естествоиспытателей природы», 1884, т. XV, вып. 1.

Кожевников А. В. Весеннее движение соков у растений. «Листки биостанции юных натуралистов им. К. А. Тимирязева». М., 1926, № 2.

Кожевников А. В. О перезимовке и ритме развития весенних растений липового леса.— «Бюлл. МОИП. Отд. биология. Новая сер.», 1931, т. 39, вып. 1—2.

Кожевников А. В. Некоторые закономерности сезонного развития растительных ассоциаций.— «Учен. Зап. Моск. ун-та», 1937а, т. XI.

Кожевников А. В. Наблюдения за сезонной и годовой изменчивостью растительного покрова колхидского дубового леса.— «Бюлл. МОИП», 1937б, т. XVI, вып. 5.

Козлова К. И. Спектрофотометрия цветов растений различной окраски.— «Труды Сектора астроботаники АН КазССР». Алма-Ата, 1955а, т. III.

Козлова К. И. Спектрофотометрия растений разных климатических зон в отраженных лучах. Алма-Ата, Изд-во АН КазССР, 1955б.

Колосков П. И. Агроклиматическое районирование Казахстана. М.—Л., Гидрометеоздат, 1947.

Кольцов В. В. Применение аэрометодов для исследования моря. (Под ред. В. Г. Зданович). Л., 1963.

Кольцов В. В. Методика и аппаратура для измерения спектральных индикатрис отражения элементов земной поверхности.— В кн.: Аэрофотосъемка и ее применение. М., «Наука», 1967.

Корчагин П. В. Календарь весны Иркутска и его окрестностей.— В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Сб. 1. Иркутск, 1967.

Краткое руководство для геоботанических исследований в связи с полезащитным лесоразведением и созданием устойчивой кормовой базы на юге европейской части СССР. М., Изд-во АН СССР, 1952.

Кринов Е. Л. Спектральная отражательная способность природных образований. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1947.

Кропов П. А., Мелешко К. Е. Опыт измерения спектральных коэффициентов яркости лесных насаждений быстродействующим спектрометром.— «Докл. комиссии аэросъемки и фотограмметрии ВГО СССР». Л., 1967, вып. 3.

Крючков В. В. О гидротермических условиях на верхних границах субальпийского и лесного поясов в Хибинских горах.— «Бот. ж.», 1958, т. 43, № 6.

Крючков В. В. О микроклимате растений.— «Бот. ж.», 1960, т. 45, № 3.

Крючков В. В. Зависимость фенофаз у березы и ели от температуры самих деревьев.— «Бот. ж.», 1962, т. 47, № 1.

Куперман Ф. М. Морфофизиологические исследования развития и роста растений как новый этап в фенологии.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960.

Кучин А. П. Календарь природы г. Бийска и его окрестностей.— В кн.: Ритмы природы Сибири и Дальнего Востока. Сб. 1. Иркутск, 1967.

- Лавренко Е. М. Степи СССР. Растительность СССР. Т. II. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1940.
- Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей.— В кн.: Растительный покров СССР. Т. II. М., Изд-во АН СССР, 1956.
- Леонтьев В. Л. Об использовании аэрофотосъемок и аэровизуальных обследований растительности при освоении пустынь.— «Бот. ж.», 1952, т. 37, № 6.
- Малышев А. А. Процессы развития и роста культурных растений в высокогорных зонах северного склона Западного Кавказа.— «Докл. АН СССР», М., 1957, т. 112, № 1.
- Малышев А. А. Ритм развития дикорастущих растений в связи с особенностями светового режима в высокогорных зонах.— «Докл. АН СССР», 1958, т. 119, № 1.
- Малышев А. А. Биологические особенности культурных растений в связи с их выращиванием в разных зонах северного склона Западного Кавказа.— В кн.: Труды Тебердинского гос. заповедника. Ставрополь, 1961.
- Малышев А. А. Особенности ритма развития и ростовых процессов растений в разных горных поясах Северо-Западного Кавказа.— «Проблемы ботаники». М.—Л., «Наука», 1965, т. 7.
- Малышева Г. С. Новые фенологические карты.— В кн.: Геоботаническое картографирование. М.—Л., «Наука», 1964а.
- Малышева Г. С. Принципы и методы мелкомасштабного фитофенологического картографирования. (Автореф. канд. дисс.). Л., 1964б.
- Малышева Г. С. К методике среднemasштабного фенологического картографирования.— «Известия Всесоюз. геогр. об-ва», 1964в, т. 96, вып. 3.
- Малышева Г. С. Опыт составления карты зацветания черемухи для северо-запада европейской части СССР.— В кн.: Докл. совещания актива фенологов Геогр. об-ва СССР. Л., 1965а.
- Малышева Г. С. Новые фенологические карты.— В кн.: Геоботаническое картографирование. М.—Л., «Наука», 1965б.
- Малышева Г. С. Методическое руководство по составлению фитофенологических карт. Л., «Наука», 1968.
- Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.—Л., «Наука», 1966.
- Мелешко К. Е., Кропов П. А. Выбор зон спектра для спектрометрической аэрофотосъемки лесных насаждений.— «Докл. Комиссии аэросъемки и фотограмметрии ВГО СССР. Л., 1969, вып. 7.
- Мелешко К. Е., Кирмалов Р. Л. Применение методов автоматической обработки результатов геофотометрических исследований.— В кн.: Материалы V съезда Географического общества СССР. Л., 1970.
- Миддендорф А. Ф. Путешествие на север и восток Сибири. Ч. 1—2. СПб., 1860—1878.
- Мирошниченко В. П. Применение аэрометодов при изучении зональных и региональных закономерностей ландшафтов.— В кн.: Применение аэрометодов в ландшафтных исследованиях. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1961.
- Михайлов В. Я. Аэрофотография и общие основы фотографии. М., 1959.
- Мкртчян Р. С. О принципах фитофенокартирования в горных странах на примере Армянской ССР.— «Докл. фенолог. сектора». Л., 1966, вып. 2 (18).
- Моложников В. Н. Влияние озера Байкал и вертикальной зональности на сроки зацветания и плодоношения растений.— В кн.: Тезисы к VIII совещанию актива фенологов 10—13 марта. Л., 1970.
- Моложников В. Н. и Худякова Л. А. Влияние некоторых факторов среды на температуру камбия ствола и корней лиственницы.— В кн.: Природа Ушканий островов на Байкале. М., «Наука», 1969.
- Молчанов А. А. Рост и плодоношение древесных пород в связи с метеорологическими условиями.— «Труды Лаборатории лесоведения АН СССР», 1961, вып. 3.
- Морозов Г. Ф. Учение о лесе. М.—Л., 1926.
- Наринян С. Г. Некоторые данные по фенологии высокогорной растительности Армении.— В кн.: Труды молодых науч. работников, посвященные XX годовщине Ленинско-Сталинского комсомола. Ереван, 1939.

Наринян С. Г. О сезонной динамике альпийских ковров Арагаца.— «Докл. АН АрмССР», 1948, т. IX, № 4.

Наринян С. Г. О некоторых особенностях фенологии альпийских ковров на горе Арагац.— «Известия АН АрмССР. Сер. биол. наук», 1959, № 11.

Наринян С. Г. К экологии и фенологии альпийских ковров на горе Арагац (Армянская ССР).— В кн.: Проблемы ботаники. Т. 5. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1960.

Наринян С. Г. Альпийские ковры Армении. (Автореф. докт. дисс.). Л., 1967.

Наугольнова В. Н. Фенологическое совещание в Ленинграде (январь — февраль 1967 г.).— «Известия ВГО», 1967, т. 99, вып. 4.

Нечаева Н. Т. Использование фенологических наблюдений в пастбищном хоз-ве пустынной зоны.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960.

Остяков М. П., Козлова К. И. Спектральная отражательная способность субарктических растений.— «Известия АН КазССР». Алма-Ата, 1950, № 90. Сер. астроботаническая, вып. 1—2.

Петров П. И. О температурном режиме древесных стволов.— «Бот. ж.», 1955, т. 40, № 4.

Поплавская Г. И. Экология растений. М., «Сов. наука», 1948.

Правдин Л. Ф., Лисачев Н. И. Исследование температурного режима северной и южной стороны ствола сосны обыкновенной и лиственницы сибирской.— В кн.: Физиология древесных растений. М., 1961.

Пронин А. К. Изучение растительности путем аэрофотографирования в разных зонах спектра.— В кн.: Труды Лаборатории аэрометодов АН СССР. Т. 1. Л., 1949.

Работнов Т. А. Основные вопросы и методы изучения жизненного цикла многолетних травянистых растений и состав их популяций.— «Научно-методические записки Главного управления по заповедникам». М., 1949, вып. XII.

Работнов Т. А. Вопросы изучения состава популяций для целей фитоценологии.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. I. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1950а.

Работнов Т. А. Жизненный цикл многолетних травянистых растений в луговых ценозах.— «Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника», 1950б, вып. 6.

Работнов Т. А. Методы определения возраста и длительности жизни у травянистых растений.— В кн.: Полевая геоботаника. Т. II., 1960, Изд-во АН СССР.

Разиньков В. А. Организация фитофенологических наблюдений в России, существующая и желательная.— «Труды С.-Петербур. об-ва естествоиспытателей природы», 1896, вып. 4; 1897, т. 27, вып. 6.

Рампилова М. А. Сезонный ритм развития растений волоснецового луга и его изменения при улучшении среды обитания.— В кн.: Вопросы биологии кормовых растений Бурятии. Улан-Удэ, 1963.

Рачковская Е. И. К биологии пустынных полукустарничков.— «Труды Бот. ин-та АН СССР. Сер. III. Геоботаника», 1957, вып. 11.

Ремизов Г. А. Сезонное развитие некоторых лесных пород в БССР.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960.

Родин Л. Е. О сезонной ритмике тропического леса.— «Бот. ж.», 1953, т. 38, № 4.

Руденко А. И. Определение фаз развития сельскохозяйственных растений. М., 1950.

Руденко А. И. Современное состояние, пути развития и задачи фенологии в Советском Союзе.— В кн.: Труды фенол. совещ. Л. Гидрометеоздат, 1960.

Савельева Р. П. Некоторые результаты изучения спектральных коэффициентов яркости пойменного луга.— «Докл. Комиссии аэросъемки и фотограмметрии ГО СССР». Л., 1969, вып. 6.

Самойлович Г. Г. Аэрофотосъемка леса и фенология.— «Советское краеведение», 1930, № 11—12.

Самойлович Г. Г. Примененне авиации для изучения периодических явлений природы.— «Известия ГГО», 1937, № 2.

Самойлович Г. Г. Новые методы (авиаметоды) для изучения географиче-

ского распространения лесов.— В кн.: Труды Второго Всесоюз. геогр. съезда. Т. II. М., 1948.

Самойлович Г. Г. Аэровизуальный метод изучения плодоношения еловых насаждений.— «Труды Лесотехнической академии им. С. М. Кирова», Л., 1949, № 67.

Самойлович Г. Г. Авиаметод фенологических наблюдений и учета урожайности семян.— «Лесное хоз-во», 1951, № 7.

Самойлович Г. Г. Применение авиации для учета цветения сосновых насаждений.— «Лесное хоз-во», 1952, № 4.

Самойлович Г. Г. Применение авиации и аэрофотосъемки в лесном хозяйстве. М.— Л., Гослесбумиздат, 1953.

Самойлович Г. Г. О теоретических основах аэротаксации лесов.— В кн.: Вопросы аэрофотосъемки. М.— Л., 1955.

Самойлович Г. Г. Аэровизуальный метод изучения фенологического состояния насаждений лесного массива.— «Труды Лесотехнической академии им. С. М. Кирова». Л., 1956, № 73.

Самойлович Г. Г. Сезонные изменения в насаждениях лесного массива и аэротаксация лесов.— «Труды Ленинградской лесотехнической академии». Л., 1959, № 90.

Самойлович Г. Г. Авиаметоды изучения учета и картографирования фенологического состояния лесного массива.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., 1960.

Самойлович Г. Г. Применение аэрофотосъемки и авиации в лесном хозяйстве. Изд. 2. М., «Лесная промышленность», 1964.

Селянинов Г. Т. Мировой агроклиматический справочник. М.— Л., Гидрометеоздат, 1937.

Семенова А. М. Фенологическое развитие субальпийских лугов Юга Осети.— «Сов. ботаника», 1939, № 4.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Изменение ритмики развития степных и луговых сообществ в зависимости от разных режимов их использования.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. VI. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1962.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности (на примере излучения луговых степей и остепненных лугов центральной лесостепи). М.— Л., «Наука», 1966.

Серебряков И. Г. О ритмике сезонного развития растений подмосковных лесов.— «Вестник Моск. ун-та», 1947, № 6.

Серебряков И. Г. Материалы по фенологии подмосковных лесов и зарастающих вырубок.— «Вестник Моск. ун-та», 1949, № 6.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., 1952.

Серебряков И. Г. О методах изучения ритмики сезонного развития растений в геоботанических стационарах.— «Учен. записки Моск. пед. ин-та, кафедра бот.», 1954, т. 37, вып. 2.

Серебряков И. Г. Сравнительный анализ некоторых признаков ритма сезонного развития растений различных ботанико-географических зон СССР.— «Бюлл. МОИП. Отд. биол.», 1964, т. IX, вып. 5.

Серебряков И. Г. Соотношение внутренних и внешних факторов в годовом ритме развития растений.— «Бот. ж.», 1966, т. 51, № 7.

Серебряков И. Г., Галицкая Т. М. К биологии сезонного развития болотных растений Подмосковья в связи с условиями их жизни и происхождения.— «Учен. зап. Моск. пед. ин-та им. В. П. Потемкина», 1951, т. 19.

Синская Е. Н. Фенология прежде и теперь.— «Географический сборник». М.— Л., 1957, вып. 9.

Синская Е. Н., Борковская В. А. Влияние длины дня и температуры на развитие и фенологические спектры популяций ляллеманции.— «Труды Всесоюз. ин-та растениеводства», 1961, вып. 1.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В. Влияние пониженной температуры на рост и развитие весенноцветущих растений Северного Кавказа и вопрос об их происхождении.— «Бот. ж.», 1961, т. 46, № 7.

Скрипчинский В. В., Скрипчинский Вл. В., Шевченко Г. Г. Роль температуры в годовом цикле развития весенних геофитов Северного Кавказа.— «Бот. ж.», 1968, т. 53, № 9.

Смирнов Н. П. Обработка фенологических наблюдений по методу феноаномалий.— «Мироведение», 1925а, № 2.

Смирнов Н. П. Календарь природы и краткое руководство к ведению фенологических наблюдений. Л.— М., 1925б.

Смирнов Н. П. Значение фенологических наблюдений для познания Крыма.— «Крым», 1927а, № 1 (3).

Смирнов Н. П. Фенологический бюллетень.— «Известия Центр. бюро краеведения», 1927б, № 2, 4, 5—8, 10.

Смирнов Н. П. Русская фенологическая литература за последние годы (1925—1927).— «Краеведение», 1927в, № 4.

Смирнов Н. П. Календарь природы.— «Охота и природа», 1929, № 1, 4, 5, 8—11.

Смирнов Н. П. Биоклимат СССР.— «Известия Гос. геогр. об-ва», 1938, вып. 6.

Смирнова-Гараева Н. В. Фенология культурных и дикорастущих растений на кавказе.— В кн.: Труды фенолог. совещ., Л., Гидрометеоздат, 1960.

Соколов С. Я. Аэровизуальные признаки леса.— В кн.: Применение самолета при геоботанических исследованиях. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1937.

Соколовская А. П. Значение солнечной радиации, а также некоторых микроклиматических факторов в температурном режиме растений.— «Бот. ж.», 1933, т. 18, № 5.

Сочава В. Б. Вопросы картографирования в геоботанике.— В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1962.

Сочава В. Б., Городков Б. Н. Арктические пустыни и тундры.— В кн.: Растительный покров СССР. Т. 1. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Сочава В. Б., Липатова В. В. Группировки степных растений в Амурской подтайге.— «Труды МОИП. Отд. биол., секция бот.», 1960, т. 3.

Станюкович К. В. Опыт классификации растительных сообществ земного шара на основе экологической ритмики.— «Экология», 1970, № 1.

Стешенко А. П. Формирование структуры полукустарничков в условиях высокогорий Восточного Памира.— «Труды Памирской биол. станции». Сталинабад, 1956, т. 11.

Стешенко А. П. О фенологии и биологических особенностях растений Памира.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960.

Стешенко А. П. Биология и рост луговых растений Памира.— «Труды Бот. ин-та АН ТаджССР», 1962, т. 18.

Стешенко А. П. Ритм развития растений Памира в связи с различными условиями среды.— «Проблемы современной ботаники», 1965а, вып. 7.

Стешенко А. П. Основные морфолого-биологические особенности растений высокогорий Памира.— «Проблемы современной ботаники», 1965б, вып. 7.

Стешенко А. П. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире.— «Труды Памирской биол. станции АН ТаджССР», 1966, т. 11.

Стешенко А. П. Особенности сезонного ритма роста и развития растений предельных высот произрастания на Памире.— В кн.: Растительное и растениеводческое освоение Памира. Т. I. Душанбе, 1967.

Сукачев В. Н. Растительные сообщества. Изд. 3-е М., 1928.

Сукачев В. Н. Основные понятия лесной биогеоценологии.— В кн.: Основы лесной биогеоценологии. М., «Наука», 1964.

Сырокомская И. В. Влияние погодных условий, температуры воздуха и температуры почв различного механического состава на фенологическое развитие луговых растений в Ленинградской области.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеоздат, 1960.

Тазьба С. М. Физиономичность растительности и ее роль в распознавании растительного покрова с высоты.— В кн.: Применение самолета при геоботанических исследованиях. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1937.

Танфильев В. Г. Результаты фенологических наблюдений над некоторыми видами луговых и степных трав Ставрополя.— В кн.: Материалы по изучению Ставропольского края. Вып. II. Ставрополь, 1964.

- Тимирязев К. А. Земледелие и физиология растения. М., Сельхозгиз, 1957.
- Титов И. Фенологические наблюдения, их производство и обработка по цифровой системе. М., 1913.
- Тихомиров В. А. Некоторые вопросы структуры растительных сообществ Арктики.— В кн.: Академику В. Н. Сукачеву к 75-летию со дня рождения. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.
- Тихомиров В. А. Очерки по биологии растений Арктики. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1963.
- Тихомиров В. А., Галазий Г. И. Определение возраста сиверсии ледяной — *Sieversia glacialis* и некоторые вопросы продолжительности жизни растений.— «Бот. ж.», 1952, т. 37, № 3.
- Толмачев А. И. К вопросу о фенологических наблюдениях на Крайнем Севере СССР.— «Мироведение», 1927, № 1.
- Тоомиян Х. Дневные и сезонные изменения альбедо некоторых естественных поверхностей Эстонской ССР.— В кн.: Исследования по физике атмосферы. Тарту, 1960.
- Физические основы и технические средства аэрометодов. Л., 1967.
- Федосеев А. П. Агрометеорологическая оценка условий роста пастбищной растительности равнинного Кавказа.— «Труды Казахского науч.-исслед. гидромет. ин-та», 1955а, вып. 4.
- Федосеев А. П. Агрометеорологические условия осеннего отрастания пастбищной растительности в Казахстане.— «Известия АН КазССР. Сер. биол.», 1955б, вып. 9.
- Федосеев А. П. Средние многолетние сроки массового цветения пастбищных злаков равнинного Казахстана.— «Труды Казахского науч. исслед. гидромет. ин-та», 1956, вып. 7.
- Федосеев А. П. Средние многолетние сроки массового цветения пастбищных злаков равнинного Казахстана.— «Географический сборник», М.—Л., 1957, № 9.
- Филиппова Л. Н. Влияние экспозиции склона, вертикальной зональности и фитоценологических условий на феноэкологию некоторых видов в Хибинах.— «Докл. фенологического сектора ВГО СССР», 1966, вып. 2 (18).
- Фридолин В. Ю. Дифференциальная фенология и исключительный 1934 г. в Хибинской горной стране.— «Известия Гос. геогр. об-ва», 1936а, т. 68, вып. 1.
- Фридолин В. Ю. Животно-растительное сообщество горной страны Хибин.— «Труды Кольской базы», 1936б, вып. 3.
- Харин Н. Г. Спектральная отражательная способность древесных пород по типам леса.— «Учен. зап. Лесной группы Лаборатории аэрометодов». Л., 1957.
- Харин Н. Г. Отражательная способность некоторых древесных пород Средней Азии и Казахстана.— В кн.: Вопросы лесной аэрофотосъемки и картографии. Красноярск, 1963.
- Харин Н. Г. Лесохозяйственное дешифрирование аэроснимков. М., «Наука», 1965.
- Харин Н. Г. Сезонные и технические условия аэрофотосъемки лесов Сибири.— В кн.: Аэрофотосъемка и картография лесов Сибири. М., «Наука», 1966.
- Хитрово В. Н. Рациональная постановка фенологии как метода ботанической географии.— В кн.: Дневник XII съезда естествоиспытателей и врачей. СПб., 1910.
- Хомченко С. И. Календарь природы г. Уфы (Башкирская АССР).— В кн.: Календарь природы СССР. Кн. II. М., 1949.
- Цельникер Ю. Л. Радиационный режим под пологом леса. М., «Наука», 1969.
- Чирикеева Г. А. Об измерении температуры поверхности листьев.— «Труды Главной геофизической обсерватории», 1952, вып. 29 (91).
- Шабанов М. А. Сезонное развитие природы степного Заволжья. «Доклады фенологического сектора». Саратов, 1966, вып. 2 (18).
- Шалыт М. С. Растительность степей Аскания-Нова. «Известия Крымского пед. ин-та», 1938, вып. 7.
- Шалыт М. С. О фитофенологических спектрах.— «Сов. ботаника», 1946, № 4.

Шалыт М. С. Стационарные фенологические наблюдения над растительностью и построение фитофенологических спектров.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеонздат, 1960.

Шамурин В. Ф. Сезонный ритм и экология цветения растений в районе бухты Тикси.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеонздат, 1960.

Шамурин В. Ф. О понятии «аспект» и смене аспектов в тундровых ценозах.— В кн.: Проблемы ботаники. Т. VI. М.— Л., Изд. АН СССР, 1962.

Шамурин В. Ф. Арктические пустыни и тундровая зона.— В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.— Л., «Наука», 1966.

Шенников А. П. Фенологические спектры растительных сообществ.— «Труды Вологодской обл. с-х. опытной станции», 1928, вып. 2.

Шенников А. П. Экология растений. М., «Советская наука», 1950.

Шиголев А. А. Руководство для фенологических наблюдений над культурными растениями. Сельхозгиз. М., 1927.

Шифферс Е. В. Стационарный метод в фенологии. «Краеведение», 1923, № 4.

Шкляр А. Х. Фенология некоторых дикорастущих и культурных растений. БССР.— В кн.: труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеонздат, 1960.

Шнелле Ф. Фенология растения. (Пер. с нем.). Л., 1961.

Шульгин А. М. Современные задачи биоклиматологии.— В кн.: Труды фенол. совещ. Л., Гидрометеонздат, 1960.

Шульгин И. А., Клешин А. Ф. О корреляции между оптическими свойствами и содержанием хлорофилла в листьях растений.— «Докл. АН СССР», 1959, т. 125, № 6.

Шульц Г. Э. Методика фенологической климатографии.— «Сов. краеведение», 1935, № 5.

Шульц Г. Э. О сроках листопада на Севере и Юге СССР.— «Известия ВГО», 1947, т. 79, № 5.

Шульц Г. Э. Сроки листопада некоторых типов древесной растительности Таджикистана.— В кн.: Сообщение ФАН ТаджССР, Сталинабад, 1949.

Шульц Г. Э. Листопад среднерусских древесных пород в Сталинабаде.— «Геогр. сборник», М.— Л., 1957, № 9.

Шульц Г. Э. Календари природы в агроклиматических справочниках.— В кн.: Труды фенолог. совещ. Л., Гидрометеонздат, 1960.

Шульц Г. Э. Фенологические карты и возможности их применения в геоботанике.— В кн.: Принципы и методы геоботанического картографирования. М.— Л., Изд-во АН СССР, 1962.

Шульц Г. Э. Вопросы методики и организации фитофенологических наблюдений.— В кн.: Методы фенологических наблюдений при ботанических исследованиях. М.— Л., «Наука», 1966.

Шульц Г. Э. Современные проблемы индикационной фенологии. Л., 1970а.

Шульц Г. Э. Фенология.— В кн.: Географическое общество за 125 лет (отв. ред. акад. С. В. Колесник). Л., 1970б.

Шульц Г. Э., Харина С. Д. Материалы к познанию широтных фенологических градиентов Русской равнины.— «Докл. фенолог. сектора ВГО СССР», 1966, вып. 2 (18).

Шульц Г. Э., Шамраевский В. В. Фенологические наблюдения. Л., 1941.

Щеголева С. В. Суммы температур как феноклиматические показатели зацветания черемухи на Русской равнине.— В кн.: Докл. совещания актива фенологов ВГО СССР в 1966. Л., 1967.

Щербаков И. П. Применение полупроводникового электротермометра для измерения температуры в тканях дерева.— «Физиология растений», 1955, т. 2, вып. 4.

Щербиновский Н. С. К методике школьных фенологических наблюдений.— В кн.: Работник просвещения. М., 1926.

Юцевик Ю. К. Оптические характеристики природных образований.— В кн.: Исследование оптических свойств природных объектов и их аэрофотографического изображения. Л., «Наука», 1970.

Ян-Бао-чжэнь. Экология и водный режим некоторых сообществ и их эдификаторов сухих степей Центрального Казахстана. (Автореф. канд. дисс.). Л., 1960.

- Allen W. A., Richardson A. J.** Interaction of Light with Plant Canopy.—"JOSA", 1968, v. 58, N 8.
- Angot A.** Étude sur la marche des phénomènes de la végétation et la migration des oiseaux en France 1880—1890—"Ann. du Bureau central météorologique pour 1882—1892". 1882—1892.
- Angot A.** Besumé des études sur la marche phénomènes de la migration des oiseaux en France pendant les dix années 1880—1890.—"Ann. bureau sentr. météorolog." France, 1894.
- Billings W. a Morris.** Reflection of visible and infrared radiation from leaves of different ecological groups.—"America Journal of Botany", 1951, v. 38, N 5.
- Braun-Blanquet J.** Pflanzensoziologie. Zweite Auflage. Wien, 1951.
- Braun-Blanquet J.** La forêt de Pinus salzmanni de Saint Guilhemle-Désert.—"Collectanea Botanica". Barcelone, 1955, v. IV, fasc. 111.
- Clements F. E.** Nature and structure of the climax.—"J. Ecol.", 1936, v. 24.
- Costello D. G., Price K.** Weather and plant-development. Date as Determinants of grazing Periods on Mountain Range.—"US, Depart. Agriculture, Tech. Bull.", 1939, 686, May.
- Crug K.** Die phänologischen Elemente für Fichte, Tanne, Föhre, Lärche, Buche, Stiel und Traudeneiche. Allgem. Forst. und Jagdzeitung, 1925.
- Däniker A. U.** Phänologische Beobachtungen im Botanischen Garten Zürich in den Jahren 1931—1940.—"V. Naturforsch. Ges.", Zürich, 1947, Jahrgang 92, Beiheft, N 2.
- Dove H. W.** Ueber den Zusammenhang der Wärmeveränderungen der Atmosphäre mit der Entwicklung der Pflanzen. K. Akad. D. Wissensch., Berlin, 1846.
- Ekstam O.** Einige Blütenbiologische Beobachtungen auf Novaj a Semlja.—"Trömsö, Mus. Aarsh.", 1897, Bd 18.
- Fiori A.** Osservazioni fenologiche in rapporto all altitudine fatte nel Valdarno.—"Nuovo Giorn. Bot. italiano", Firenze, 1905, N 12.
- Fritsch K.** Anteilung zur Ausführung von Beobachtungen über die an eine jährliche Periode gebundenen Erscheinungen im Pflanzenreiche, naturw. Class. d. k. Akad. d. Wissensch., 1850.
- Fritsch K.** Resultate mehrjähriger Beobachtungen über jene Pflanzen, deren Blumenkronen sich täglich periodisch öffnen und schliessen. Von Karl Fritsch. Prag. g. Haase Sohne. Abhandl. d. k. Bohm—ges. Wissensch., 1851, Folge 5, Bd 7.
- Fritsch K.** Beobachtungen über periodische Erscheinungen im Pflanzen und Tierreiche.—"Meteorologische Jahrbücher", 1854, Bd 2.
- Galoux A., Schnock G., Grulois J.** La variabilité phénologique et les conditions climatiques.—"Bull. Soc. roy. bot. Belg.", 1967, v. 100, N 2.
- Gams H.** Prinzipienfragen der Vegetationsforschung.—"Viertel Jahr. Naturf. Ges.", Zürich, 1918, 63.
- Gams H.** Von den Follateres zur Dent des Moreles. Eine Vegetationmonographie aus dem Wallis.—"Beitr. Geobot. Landesaufnahme", 1927, N 15.
- Geslin H.** Étude des lois croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat. Contribution à l'étude du climat du blé. Monographies publ., par les Stat. et Lab. de recherches agronomiques. Paris, 1944.
- Griesebach A.** Die Vegetation der Erde. 1872.
- Jackson Marion T.** Effects of microclimate on spring flowering phenology—"Ecology", 1966, v. 47, N 3.
- Hartsema A. M.** Influence of temperatures on flower formation and flowering of bulbous and tuberous plants.—"Handbuch der Pflanzenphysiologie", 1961, v. XVI.
- Härle A.** Blüte und Erntezeiten von Winterroggen und Winterbeizen in Deutschland.—"Mitt. Biolog. Reichsanst. f. Land u. Forstwirtschaft", 1938, H. 57.
- Hiltner E.** Die Phänologie und ihre Bedeutung des Beobachtung Winterroggen in Bayern 1917—1923.—"Naturw. u. Landw.", Freising-München, 1926, H. 9.
- Hopkins A. D.** The Hessian Fly in West Verginia and how to prevent losses from its ravages.—"Bull. W. va Univ., Agricult. Exper. Station", 1900, N 67.

Hopkins A. D. Periodical events and natural law as guides to agricultural research and practice.—"Monthly Weather Rev., Suppl.", Washington, 1918, N 9.

Hopkins A. D. Bioclimatics. A science of life and climate relation.—"U. S. Dep., Agriculture", Washington D. C. 1938, Publ., 280.

Hoffmann H. Vergleichende phänologische Karte von Mitteleuropa.—"Petermanns Geogr. Mitt.", 1881, N 27.

Hoffman H. Phänologische Beobachtungen aus den Jahren 1879—1882. In Buch: E. Ihne, H. Hoffman "Beiträge zur Phänologie". Gießen, 1884.

Holdsworth M. The flowering of rain flowers.—"J. W. Afric., Sci., Assoc.", 1961, v. 7, N 1.

Huber B. Der Wärmehaushalt der Pflanzen-Naturwissenschaft und Wirtschaft. Treising-München, 1935, N 17.

Humboldt A. Ideen zu einer Physiognomik der Gewächse. Tübingen, 1806.

Ihne S. Die norwegischen schwedischen und finnländischen Beobachtungen.— In Buch: H. Hoffman "Resultate der wichtigsten pflanzenphänologischen Beobachtungen", Giessen, 1885.

Ihne E. Die Abhängigkeit des Frühlingseintritts von der geographischen Breite in Deutschland.—"Phänolog., Mitt.", Darmstadt, 1889.

Ihne E. Phänologische Karte des Frühlingseinzugs in Mitteleuropa.—"Petermanns Geogr. Mitt.", 1905, Heft V.

Ihne E. Über die Verbreitung des Anbaus von Sommerweizen und Winterweizen in Hessen.—"Hess., Landw.", Hessen, 1915, N 12.

Ihne E. Phänologische Karte des Frühlingseinzugs auf den Britischen Inseln.—"Petermanns Geogr. Mitt.", Gotha 1916, Bd 62.

Ihne E. Über den Eintritt des Frühlings in dem Jahrzehnt 1911—1920 und in dem Jahrzehnt 1901—1910.—"Phänolog. Mitt.", Darmstadt, 1922.

Ihne E. Zum Einfluss der Höhe auf die Laubverfärbung.—"Phänolog., Mitt.", Darmstadt, 1925.

Ihne E. Das botanisch-phänologische Verhalten des Jahres 1926 in Darmstadt.—"Phänolog. Mitt.", Darmstadt, 1927.

Illitschewsky S. O. Two anomalies in plant flowering.—"Acta phaenologica" 1932, v. 2, N 91.

Kjellman F. K. Ur polarväxternas lif. Nordenskjöld, Stockholm, 1883.

Krog L. Notes on temperature measurements indicative of special organization in Arctic and Subarctic plants for utilization of radiated heat from the sun.—"Physiol., plantarum", 1955, v. 8, f. 4.

Kurpelova M. Prispevak ku karakteristike fenologickuch pomerov Vychodneho Scovenske.—"Geogr. časop.", 1961, R. 13, c. 1.

Kurpelova M. Fenologicke fazy ovocnych stromov a ich vzťah k meteorologickým faktorom.—"Geogr. časop.", 1962, R. 14, č. 3.

Kurpelova M. Fenologicka charakteristika vysoko polozenych kotlin na slovenska.—"Geogr. časop.", 1963, R. 15, č. 4.

Kurpelova M. Prispevok k fenologickej charakteristike juhoslovenskych kotlin a ptilanlych Vrchven.—"Geogr., časop.", 1965, R. 17, č. 2.

Kurpelova M. Fenologicke Pomery Kraja.— In: Klimaticke a Fenologicke Pomery Vychodoslovenského Kraja. Praha, 1966.

Marcello A. Nuovi criteri per osservazioni fitofenologiche.—"Nuovo Giorn. Botanical n. s.", Firenze, 1935a, v. 42, N 3.

Marcello A. Nuovi criteri per osservazioni fitofenologiche.—"Nuovo Giorn. Bot." Ital., n. s., Firenze, 1935b, v. 42, N 1.

Marcello A. Ecologia e sinfenologia.—"Nuovo Giorn. Bot. Ital., n. s.", Firenze, 1950, v. 57.

Marcello A. Dati raccolti della Rete Fenologica Italiana nel periodo 1958—1964.—"Nuovo Giorn. Bot. Ital.", Firenze, 1965, v. 2, N 4—6.

Marcello A. Forme e limiti di un continente ideale del ritmo biologico nelle piante e nelle formazioni vegetali.—"Atti. Ist. veneto sci., lettere ed arti. Cl. sci. mat. e natur", 1965—1966a, v. 124.

Marcello A. Per un aggiornamento della terminologia da usarsi nella ricerca fenologica.—"Atti. Ist. veneto sci., lettere ed arti. Cl. sci. mat. e natur", 1965—1966b, v. 124.

Meys V. J. a. Allen W. A. Electrooptical remote sensing Methods as Non-destructive testing and measuring Techniques in Agriculture.—“Appl. Opt.”, 1968, v. 7, N 9.

Minio M. Le osservazioni fitofenologiche della rete Italiana nel 1922, 1923.—“Nuovo Giorn. Bot. Ital.”, Firenze, 1926, v. 32.

Misawa H. On the flowerinf temperature of *Prunus mume*, *P. Persica*, *P. subhirtella*, *P. subsp. serrulata* and *P. yedoensis* in Japan.—“J. of Agricult. Meteorology (Japan)”, 1953, N 8.

Molga M., Sokolovska I. Fenologiczne pory roku W Polsce.—“Wiadomosci sluzby.”—“Hydrologiczne i Meteorologiczne”, 1963, v. 55, N 3.

Molisch H. Über ein einlaches Verfahren Pflanzen zu treiben (Wernbad Methode).—“S.—B. Akad. Wiss. Wien. Math. nat.”, 1938, kb. 1.

Pfaff W. Über den Einfluss der Höhenlage auf den Eintritt der Vegetationsphasen.—“Phänlog. Mitt”, Darmstadt, 1919, Bd 37.

Purvis O. N. Recent Dutch research on the growth and flowering of bulbs. 1. The temperature requirements of hyacinths.—“Scient. hort.”, 1937, N 5.

Purvis O. N. II. The temperature requirements of tulips and daffodils.—“Scient. hort.”, 1938, N 6.

Radde G. Grundzüge den Pflanzenverbreitung in den Kaukas usländern von der unteren Wolga über der Manytsch-Scheider bis zum Scheitel fläche Hocharmes, 1899.

Reaumur De M. Observations du thermometre, faites á Paris pendat l'année 1735.—“Mém. de l'acad. roy. d. Sc.”, Paris, 1735.

Roller M. Markante Abschnitte im Phänologischen Gebieten im Zeitraum 1928, bis 1960.—“Wetter und Leben”, 1965, N 11-12.

Rosenkranz F. Grungzüge der Phänologie. Wien, 1951.

Rosenkranz F. Die Kirschblüte in Niederösterreich.—“Verh. Zool.—Botan. Ges.”, Wien, 1937a, Bd 86—87.

Rosenkranz F. Vom Frühlingseintritt in Niederösterreich.—“Verh. Zool.—Botan. Ges.”, Wien, 1937b, Bd 86—87.

Rosenkranz F. Zehn Jahre Phänologie in Land Österreich.—“Wiss. Abh. Reichsant Wetterd.”, Berlin, 1940, Bd, 7, N 2.

Sörensen Th. Temperature relation and phenology of the northeast Greenland flowering plants.—“Medd. am Grönland”, Köbenhavn, 1941, v. 195, N 9.

Scharfetter R. Klimarhythmik, Vegetationsrhythmik und Formationsrhythmik.—“Österr. Botan. Zeitschr.”, 1922, 71.

Schnelle F. Karte der Naturräumlichen Gliederung im mittleren Europa auf Grund phänologischer Unterlagen.—“Ber. Deutsch. Wetterd., in der US-Zone”, Bad. Kissingen, 1952, Bd 7, N 42.

Schnelle F. Beiträge zur Phänologie Deutschlands. Teil. III.—“Ber. Deutsch. Wetterd.”, Bad, Kissingen, 1953, Bd 1, N 1.

Schnelle F. Pflanzen — Phänologie. Leipzig, 1955.

Schnelle F. Probleme der Phänologie Lichte der Arbeiten Egon Ihne.—“Ber Oberh. Ges. f. Natur u. Heilkunde”, Giessen, 1960, Bd 30.

Schnelle F. Landwirtschaftlich — phänologischer Jahresablauf in der deutschen und europäischen Agrargebieten. In Buch: “Tagungsbericht und wissenschaftliche Abhandlungen”. Wiesbaden, 1961.

Schnelle F. Beiträge zur Phänologie Europas. Teil I.—“Ber. Deutsch. Wetterd”, Offenbach, a. M, 1965, Bd 14, N 101.

Schnelle F. Abriß einer Methodik der Phänologie.—“Mitt. Deutsch. Wetterd”, Offenbach a. M. 1966, Bd 5, N 38.

Schnelle F., Witterstein F. Beiträge zur Phänologie Deutschlands. Teil. II—VI.—“Ber. Dentsch. Wetterd. in der US-Zone”. Offenbach a. M, 1952, 1955, 1964. Bd, 7, N 41, Bad. Kissingen; Bd 13, N 95.

Schrepfer H. Blute und Erntzeit des Winterrogens in Deutschland.—“Arb. Dents. Landwirsch. Ges.”, Berlin, 1922, H. 321.

Shübler G. Flora Regensburg, 1830.

Tolmatchev A. I. Beiträge zur Kenntnis des Gebiets von Matotschkin Schar und der Ostküste Novaja Semlja.—Изв. АН СССР», 1929, № 4, 9, 10.

Uhlig S. Die Phänologie als Hilfsmittel bei der Kleinklimatischen Geländeaufnahme.—“Ber. Dtsch. Wetterd. in der US-Zone”, Bad. Kissingen, 1952, Bd 7, N 42.

Uhlig S. Phänologische Kreisbeschreibungen.— "Mitt. Deutsch. Wetterd., in der US-Zone", Bad., Kissingen, 1953, N 4.

Walter H. Einführung in die allgemeine Pflanzengeographie Deutschland, 1927.

Went F. M. Thermoperiodicity (Vernalization and Photoperiodism) Letsya, 1948, 1.

Went F. M. Experimental control of plant growth.— "Chron. Bot.", 1953, N 17.

Weger N., Herbst W., Rudloff C. F. Witterung und Phänologie der Blühphase des Birnbaumes.— "Wissensch. Abh. d. Reichsamts f. Wetterdienst", 1940a, Bd 7, N 1.

Weger N., Herbst W. Zur Physiologie des Fruchtwachstums bei den Obstgehölzen ein Beitrag zum Problem der Temperatursummen.— "Forschungs dienst", 1940b, N 9.

Wilson J. W. Observations on the temperatures of arctic plants and their environment.— "Ecol.", 1957, v. 45, N 2.

Wimmennauer K. Die Hauptergebnisse Zehnjähriger forstlich-phänologischer Beobachtungen in Deutschland 1885—1894. Berlin, 1897.

Zanon F. S. Bioclima di Venezia. Un ventennio di ricerche fenologiche.— "Geofis. pura Jappic". Mailand, 1952, v. 22, N 1—2.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора	3
Цели и задачи фенологических наблюдений	4
Изучение фенологии растений	8
Организация фенологических наблюдений	—
Проведение наблюдений	19
Фенологические фазы растений, их обозначение и форма учета	22
Установление фенологических фаз у растений	27
Особенности фенофаз у растений разных систематических групп	38
Обработка собранных материалов	40
Эколого-фенологические наблюдения	—
Фенологические карты	57
Изучение фенологии растительных сообществ	67
Проведение наблюдений	67
Обработка собранных материалов	81
Фенологические кривые	81
Фенологические спектры	84
Аспективность и ритм развития	100
Использование аэрометодов в фенологии	109
Общие замечания	109
Спектрофотометрический метод	110
Аэровизуальный метод	120
Аэроспектротрический метод	126
Аэрофотографический метод	132
Аэросъемка в узких спектральных интервалах и телефотометрирование	134
Выбор и подготовка экспериментальных площадок	135
Литература	139

Ирина Николаевна Бейдеман

**МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ФЕНОЛОГИИ РАСТЕНИЙ
И РАСТИТЕЛЬНЫХ СООБЩЕСТВ**

Ответственный редактор
Григорий Иванович Галазий

Редактор *В. А. Крещик*
Художественный редактор *В. И. Шум*
Художник *И. В. Богослов*
Технический редактор *Ф. Ф. Орлова*
Корректор *В. Г. Прохорова*

Сдано в набор 18 сентября 1973 г. Подписано к печати 14 марта 1974 г. МН 0114.
Бумага № 2 60×90¹/₁₆. 9,75 печ. л.+1 вкл., 10,2 уч.-изд. л. Заказ № 176. Тираж 3500 экз.
Цена 1 р. 02 к.

Издательство «Наука», Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.