

## Проблема 11. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ТИПЫ ЛУГОВЫХ ТРАВ.

В современной экологии растений обычно выделяют не экологические типы, а экологические группы видов. При этом группы видов выделяют по градациям каждого экологического фактора отдельно ("пофакторно"). При этом рассматривается только прямое (непосредственное) действие факторов на растения, а их опосредованные воздействия игнорируются. "Интерференция" факторов в их воздействии на растения также игнорируется. Неявным оправданием этого является закон минимума, согласно которому фактор, находящийся в минимуме, блокирует действие остальных факторов, и закон совокупного действия факторов, по которому будто бы и интегральная реакция растений равна простой сумме воздействия всех факторов.

На примере лугов Барабинской лесостепи и Окской поймы нами показано явное несоответствие обоих законов реальности (Куркин, 1994).

На лугах ведущим экологическим фактором является степень увлажнения почвы. Так экологический класс остепненных лугов характеризуется дефицитом влаги в почве, класс настоящих лугов – умеренным увлажнением, а класс болотных и торфянистых лугов – избыточным увлажнением. В связи с этим, виды остепненных лугов должны обладать ксерофильностью, виды настоящих лугов – мезофильностью, а виды болотных и торфянистых лугов – гидрофильностью.

Поскольку налицо разногодичная изменчивость увлажнения, при которой годы и периоды лет с обилием осадков чередуются с годами и периодами лет засухи (связанные с циклами солнечной активности), то естественно, что различия между ксерофитами и мезофитами наиболее четко должны проявиться в годы и периоды засушливых лет. Поэтому оценка ксерофитности видов сводится к оценке их засухоустойчивости.

Первоначально засухоустойчивость связывали только с экономным расходом растениями влаги на транспирацию, и в качестве индикатора засухоустойчивости рассматривались различные морфо-анатомические признаки ксероморфизма листового аппарата (мелкие или сильно рассеченные, либо узкие свертывающиеся или складывающиеся листья, густое опушение той листовой поверхности, на которой располагаются устьицы, восковой налет, усиленное развитие склеренхимы и т. п.). Однако в дальнейшем выяснилось, что далеко не всегда признаки ксероморфизма коррелируют с засухоустойчивостью, а наиболее экономное расходование воды на транспирацию свойственно суккулентам, причем это связано не столько с их морфо-анатомическими, сколько с физиолого-биохимическими особенностями (Гуляев, 1984; Лебедев, 1988). Поэтому в качестве универсальных индикаторов засухоустойчивости стали рассматривать такие физиологические показатели, как соотношение в листьях свободной и связанной воды, вязкость протоплазмы, способность растений переносить временное завядание и т. п. В качестве критерия степени засухоустойчивости принималась способность растений в засуху минимально снижать урожайность (Генкель, 1962; Лебедев, 1988). Применительно к однолетним полевым культурам такой подход вполне себя оправдал, но оказался малопригодным к травянистым многолетникам. Так, *Medicago falcata* лишена

как морфологических так и физиологических признаков засухоустойчивости, но, благодаря глубоко проникающей корневой системе, легко переносит засуху. С другой стороны, типичный ксерофит *Festuca sulcata* в годы засух «выгорает», т. е., казалось бы, не обладает засухоустойчивостью, однако с возвратом нормального увлажнения пышно отрастает, демонстрируя свою высокую засухоустойчивость (Куркин, 1971, 1976; Куркин, Комахин, 1998), а такие нитратофилы, как *Sonchus arvensis*, *Saussurea amara* и *Taraxacum bessarabicum*, несмотря на отсутствие у них каких-либо признаков засухоустойчивости, в годы многолетних засух на лугах Барабинской лесостепи (Западная Сибирь) не только сохраняются, но даже интенсивно разрастаются, формируя временные нитратофильные фитоценозы (Куркин, 1957, 1971, 1976).

Многие виды совмещают в себе различные механизмы засухоустойчивости. Так, виды *Tragopogon* и *Scorzonera* совмещают суккулентность с глубоким укоренением, *Festuca sulcata* сочетает явный ксероморфизм со способностью переходить в состояние летнего покоя, многим фреатофитам свойственна нитратофильность, многие виды *Artemisia* сочетают ксероморфизм с физиологической засухоустойчивостью и нитратофильностью. Все эти совмещения повышают засухоустойчивость травянистых многолетников, но делают совершенно бесперспективным аналитический подход к оценке степени их засухоустойчивости. Для этой цели необходимо непосредственное изучение реакции видов трав на воздействие многолетних засушливых периодов с учетом их последствий.

Ввиду поливариантности механизмов адаптации травянистых многолетников к засухам, критерием степени их засухоустойчивости следует считать не величину их фитомассы, а обилие их побегов, притом как в годы засух, так и после их окончания.

### Оценки засухоустойчивости

Интегральная оценка засухоустойчивости травянистых многолетников проводилась в Барабинской лесостепи и Окской пойме на пробных площадках по 100 м<sup>2</sup>. В Барабинской лесостепи на них ежегодно учитывались следующие фитопараметры: проективная полнота травостоя (%), высота его основной массы (см), проективное обилие (покрытие) видов (%), численность их генеративных побегов, высота генеративных и вегетативных побегов (см). Все эти учеты и измерения проводились по периметру пробных площадок. Повторность учетов высоты и проективного покрытия травостоя, а также проективного обилия видов, была 10-кратной.

В засуху 1951 г. на фиксированных побегах основных видов велись наблюдения за реакцией их на чередующиеся обострения и ослабления засухи (Куркин, 1971). Почвенные исследования проводились в прилегающей к площадкам зоне и включали: 1) измерения уровня почвенно-грунтовых вод; 2) послойное определение влажности почв (с пересчетом в проценты доступной влаги); 3) определение содержания нитратов в верхних горизонтах почвы (0—5 и 5—20 см).

В Окской пойме для оценки засухоустойчивости видов на пробных площадках, кроме

проективного покрытия и высоты травостоев, учитывалось лишь проективное обилие видов, а при его величине менее 0.1 % — численное обилие.

Интегральная оценка засухоустойчивости сводится к сопоставлению обилия вида в засуху с его исходным обилием. Поскольку многие травянистые многолетники могут засуху переносить в состоянии (полу)покоя, необходимо исходное обилие сопоставлять также с обилием по окончании засухи (в первый год обилия осадков). Интегральная оценка засухоустойчивости может иметь как качественный, так и количественный характер. При качественной оценке выделялись 4 группы видов: 1) полностью исчезающих (погибающих) в результате засухи, 2) уменьшающих обилие, 3) сохраняющих исходное обилие, 4) увеличивающих его.

Количественно засухоустойчивость оценивалась отношением исходного обилия вида к его обилию в годы засухи — коэффициент засухоустойчивости (к. з-у.) и отношением исходного обилия вида к его обилию по окончании засухи (в первый год обильного увлажнения) — коэффициент последствия засухи (к.п.з.). Значение этих коэффициентов в пределах от 0.0 до 1.0 характеризует степень засухоустойчивости вида, а свыше 1.0 — степень его «засухолюбия». При этом к.з.-у. является конвергентным коэффициентом, так как может отражать как адаптивные, так и инадаптивные изменения обилия вида в годы засух. Напротив, к.п.з. является итоговым коэффициентом, интегрально отражающим степень засухоустойчивости.

Качественная оценка засухоустойчивости применима ко всем видам, исходно представленным в ценозе. Количественная оценка использовалась лишь для тех видов, обилие которых в исходном состоянии было выражено в % проективного покрытия.

### Засухоустойчивость травянистых многолетников в Барабинской лесостепи

В Барабинской лесостепи после 4-летнего периода обилия осадков (с 1946 по 1949 г.) был 6-летний период «Великой засухи» (1950—1955 гг.). Первый год (1950) был умеренно засушливым: за вегетационный период (с мая по сентябрь включительно) выпало 175 мм осадков. Следующий (1951) год был жарким и резко засушливым, но засуха дважды кратковременно прерывалась прохладной погодой с осадками: в конце июня и в конце июля. Вегетационный период следующего 1952 г. был еще более резко засушливым.

Таблица 1

Количество осадков (мм) в период вегетации 1951 — 1956 гг. по данным Убинской метеостанции  
(Барабинская лесостепь)

Годы	Месяцы					Всего за май— сентябрь
	май	июнь	июль	август	сентябрь	
1951	10	42	42	25	13	133

1952	4	27	26	39	22	117
1953	18	132	59	54	22	286
1954	29	49	67	52	33	231
1955	8	2	28	34	56	128
1956	47	83	78	134	40	382
Среднее многолетнее	29	51	68	56	31	253

Хотя за вегетационный период 1953 г. выпало 286 мм осадков, использовать его для оценки последствий предшествующих засушливых лет невозможно, поскольку в мае произошло массовое размножение нестальных саранчовых, а обилие осадков в июне провоцировало отрастание злаков, побеги которых уничтожались саранчовыми в самых начальных фазах отрастания. Это вызвало изреживание злаков и разрастание почти всех двудольных, непоедаемых саранчовыми (Куркин, Стебаев, 1959; Куркин, 1976). Вегетационный период 1954 г. был холодным, с количеством осадков, близким к норме. В 1955 г. первая половина вегетационного периода была аномально засушливой при постепенном смягчении засухи во второй половине вегетации, закончившейся обилием осадков в сентябре. В 1956 г. все месяцы периода вегетации характеризовались обилием осадков (табл. 1).

Для оценки засухоустойчивости травянистых многолетников использовались наблюдения и учеты на пробных площадках 4 типов остепненных лугов с различной степенью солонцеватости почв. В засуху 1951 г. уровень почвенно-грунтовых вод на всех площадках неуклонно снижался со 100—110 см (от поверхности) в начале июня до 200—205 см в сентябре. В последующие годы он стабильно держался на этой глубине. В засуху 1955 г. он снизился до 210—215 см. и лишь в августе 1956 г. после ливневых осадков начал подниматься.

**1-й тип луга** (коротконожково-вейниково-разнотравный с горчичником Морисона) приурочен к пологому склону от гривы к березово-ивовому колку («приколковый»). Почва черноземовидно-луговая слабо осолодевшая. Многовидовой ценоз в 1948 г. включал 73 вида (на 100 м<sup>2</sup>). Из числа этих видов *Agrostis gigantea*, *Festuca pratensis*, *F. rubra* и *Vicia sepium* на 3-й год засухи (1952) выпали из ценоза полностью. *Inula salicina* на 3-й год засухи (1952) явно изредилась, а с возвратом засухи в 1955 г. погибла. *Brachypodium pinnatum*, *Phleum phleoides*, *Carex praecox*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *Sanguisorba officinalis*, *Crepis sibirica*, *Filipendula ulmaria*, *Plantago media* и *Viola hirta* в итоге пятилетней засухи сильно изредились. *Calamagrostis epigeios*, *Phragmites australis*, *Carex caryophylla*, *Trifolium lupinaster*, *Achillea millefolium*, *Achyrophorus maculatus*, *Anemone sylvestris*, *Artemisia latifolia*, *Hieracium umbellatum*, *Sedum purpureum*, *Serratula coronata* и *Sonchus arvensis* оказались в условиях данного типа луга засухоустойчивыми, сохранив исходное обилие. *Peucedanum morisonii*, *Bromopsis inermis*, *Astragalus danicus*, *Fragaria viridis*, *Solidago virgaurea*, *Heracleum*

*sibiricum*, *Taraxacum officinale*, *Iris ruthenica* за годы засухи увеличили свое обилие. «Засухолюбие» большинства этих видов сопряжено с их глубоким укоренением. Таковы *Peucedanum morisonii*, *Bromopsis inermis*, *Astragalus danicus*, *Solidago virgaurea*, *Heracleum sibiricum*, *Taraxacum officinale*.

*Fragaria viridis* в годы обильного увлажнения была подавлена затенением, и разреживание травостоя в первые годы засухи было для нее благоприятным, но ее интенсивное разрастание произошло в 1953 г. (в связи с изреживанием злаков саранчовыми, обилием осадков и нитратов в почве).

**2-й тип луга** (коротконожково-вейниково-колосняковый) расположен в отдалении от западных колков. Почва — слабо солонцеватая, карбонатная, слабо солончаковатая. Основу ценоза до засухи составлял *Brachypodium pinnatum*.

В засуху 1951 г. наблюдения за «поведением» фиксированных особей и побегов различных видов выявили 3 типа реакции на «волны» засухи. 1-й тип характеризовался тем, что во время майской атмосферной засухи, когда почва была еще увлажнена, усыхание листьев у трав отсутствовало, а в июне, когда наступила почвенная засуха, наблюдался «запал» побегов (гибель точек роста побегов при еще зеленых нижних листьях). С выпадением осадков происходило отрастание из спящих почек карликовых побегов, которые с возвратом засухи также подвергались запалу и погибали. Этот тип реакции вел к последующему изреживанию. Так реагировали *Brachypodium pinnatum*, *Festuca rubra*, *Inula salicina*.

При 2-м типе реакции усыхание листьев начиналось уже в мае под воздействием атмосферной засухи при еще достаточных запасах влаги в почве. При этом усыхали лишь нижние листья, тогда как верхушечные сохраняли жизнеспособность и возобновляли рост при ослаблении засухи. С ее возвратом усыхала новая порция листьев («средних»), тогда как верхние сохраняли жизнеспособность. Данный тип реакции позволял перенести засуху с наименьшими потерями. Так реагировали *Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Hordeum brevisubulatum*, *Galatella biflora*, *Achillea millefolium*, *Artemisia laciniata*. Все эти виды в итоге засушливого пятилетия сохранились в ценозе.

3-й тип реакции на «волны» засухи 1951 г. можно назвать «индифферентным», поскольку заметных признаков усыхания при этом не было. Так реагировали глубокоукореняющиеся виды: *Calamagrostis epigeios*, *Leymus paboanus*, *Elytrigia repens*. При этом *Calamagrostis epigeios* в итоге засушливого пятилетия сохранил исходное обилие, а нитратофильные *Leymus paboanus* и *Elytrigia repens* — явно разрослись.

**3-й тип луга** (типчакково-волоснецовый с ковылем Иоанна) приурочен к невысокому гривообразному повышению. Почва — глубоко-среднестолбчатый солонец. Экологической особенностью столбчатых солонцов является расчлененность корнеобитаемого слоя на 2 относительно изолированных друг от друга горизонта: надстолбчатый (в данном случае 0—15 см) и подстолбчатый (ниже 30 см). Они разделены столбчатым горизонтом (15—30 см), в котором корни практически не ветвятся и проникают вниз (в подстолбчатый горизонт) по «стыкам» между столбами

(Куркин, 1957). В годы засух столбы «каменеют», и между ними образуются широкие трещины, а после осадков — разбухают, смыкаются, изолируя надстолбчатый горизонт от подстолбчатого. Большинство представленных в ценозе видов реагировали на засуху по 2-му типу, переходя в состояние полупокоя и выходя из него с возвратом увлажнения. Массовое размножение в 1953 г. саранчовых изредило злаки и тем стимулировало разрастание таких двудольных, как *Galatella biflora*, *Veronica spicata*, *Potentilla opaciformis*, *Artemisia latifolia* и *Achillea millefolium*. Это, видимо, ослабило их засухоустойчивость: после засухи 1955 г. в 1956 г. все они не восстановили исходное (в 1954 г.) обилие. В 1954 г. разрослись также *Carex praecox* и *C. caryophylla*. Они также уменьшили свое обилие после засухи 1955 г. Напротив, почти все злаки, поврежденные в 1953 г. саранчовыми, оказались более подготовленными к засухе 1955 г.: в 1956 г. их обилие явно превысило исходное. Стабильно сохраняли свое обилие глубокоукореняющиеся *Glycyrrhiza uralensis* и *Phragmites australis*, а также суккулент *Sedum purpureum*. При этом у *Phragmites* высота вегетативных побегов в засуху 1955 г. составляла 32 см (при 42 см в 1954 и 1956 гг.). У *Glycyrrhiza* побеги имели в 1954 г. — 48 см, в засуху 1955 г. — 25 см и в 1956 г. — 37 см. *Sedum* в засуху 1955 г. лишь вегетировал, но в следующем 1956 г. его генеративные побеги имели 30 см высоты (при 27 см в исходном 1954 г.).

**4-й тип луга** (колосняково-типчаковый) располагается вблизи от предыдущего. Почва — высокостолбчатый солонец. Его особенностью является чрезвычайная импульсивность увлажнения надстолбчатого горизонта, имеющего мощность всего 4—5 см. Так, в 1951 г. уже 12 июня он был иссушен до предела (11 весовых %, что на 8 % ниже влажности завядания), а уже 30 июня (после осадков) был увлажнен до предела (49 весовых %). В соответствии с этим большинство видов здесь в 1951 г. реагировало на «обострения» засухи по 2-му типу, т. е. усыханием нижних листьев. Особой быстротой такой реакции отличался вид *Festuca sulcata*, который при каждом обострении засухи «выгорал» и при каждом выпадении осадков возобновлял вегетацию.

Увлажнение подстолбчатого горизонта (20—40 см) было более стабильным: запас доступной влаги в нем, постепенно уменьшаясь, сохранялся еще и в августе. Видимо, в связи с этим такие виды как *Leymus paboanus*, *Phragmites australis*, *Limonium gmelinii* и *Saussurea amara*, в течение засухи 1951 г. признаков усыхания листьев не имели (3-й тип реакции).

В более сильную засуху следующего 1952 г., когда почва уже к концу июля была иссушена на глубину более 1 м, все виды частично или полностью «выгорели». В 1953 г. массово размножившиеся саранчовые изредили злаки. В 1954 г. надстолбчатый горизонт был насыщен влагой и нитратным азотом. Поэтому виды, корневая система которых была здесь в основном приурочена к надстолбчатому горизонту (*Poa angustifolia*, *Carex praecox*, *Veronica spicata*, *Galatella biflora*, *Achillea millefolium* и *Festuca sulcata*), в 1954 г. явно разрослись. Это, видимо, ослабило их засухоустойчивость: весной 1955 г., когда уже в мае произошло полное иссушение надстолбчатого горизонта, они сильно изредились и остались изреженными в обильном осадках 1956 г., а длиннокорневищная *Carex praecox*, которая в 1954 г. разрослась наиболее интенсивно, погибла

полностью. Исключение составил типчак (*Festuca sulcata*), хотя в 1955 г. он резко сократил свое обилие, но в 1956 г. намного превзошел исходное (в 1954 г.) обилие.

В подстолбчатом горизонте (20—40 см) в 1954 г. нитраты отсутствовали, и виды, размещающие в нем корневые системы (*Leymus paboanus*, *Puccinellia dolicholepis*, *Hordeum brevisubulatum*, *Limonium gmelinii*), не разрастались. В засуху 1955 г. этот горизонт сохранял доступную влагу, и виды, к нему приуроченные, даже несколько разрослись. В 1956 г. их разрастание продолжалось.

В более глубокие горизонты (ниже 40 см) влага осадков не проникала много лет и там прогрессирующее иссушение продолжалось даже в обильном осадками 1956 г. Видимо, с этим связано исчезновение в 1955 и 1956 гг. *Phragmites australis*.

Поскольку степень засухоустойчивости зависит от динамики видов в предшествующий засухе период, в табл. 2 включено обилие видов также и в 1953 г.

ТАБЛИЦА 2

Показатели реакции на засуху 1955 г. травостоев и некоторых видов, переживших засуху 1951 — 1952 гг. (Барабинская лесостепь)

	№ типа луга	Годы				к. з.-у.	к. п. з.
		1953	1954	1955	1956		
Высота основной массы травостоя, см	1	15	17	12	—	0.7	—
	2	25	26	25	26	0.96	1.0
	3	20	19	12	17	0.63	0.9
	4	—	16	9.5	15	0.6	0.93
Проективное покрытие травостоя, %	1	50	70	21	—	0.23	—
	2	35	68	35	52	0.5	0.7
	3	45	56	13	60	0.23	1.0
	4	17	61	14	58	0.23	0.9
Виды	Проективное обилие, %						
<i>Leymus paboanus</i>	2	4.0	4.0	2.5	12.0	0.6	3.0
	3	4.0	4.0	4.5	8.5	1.1	2.1
	4	8.0	8.0	10.0	22.5	1.25	2.8
<i>Festuca sulcata</i>	3	0.2	0.7	1.5	27.5	2.0	39.3
	4	5.0	20.0	3.5	32.5	0.17	1.6
<i>Calamagrostis epigeios</i>	2	3.0	5.0	0.7	2.5	0.1	0.5
	3	0.5	3.0	0.3	4.0	0.1	1.3
<i>Carex praecox</i>	2	1.0	2.5	0.5	2.5	0.2	1.0
	4	1.5	17.5	0.0	0.0	0.0	0.0
<i>Galatella biflora</i>	2	15.0	55.0	3.5	30.0	0.06	0.55

	3	30.0	20.0	1.5	5.0	0.07	0.24
	4	1.0	3.0	sol-sp	sol-sp	0.01	0.01
<i>Achillea millefolium</i>	2	0.5	1.0	rr	0.4	0.01	0.4
	3	1.3	5.0	sol-sp	cop	0.01	0.1
	4	0.0	3.0	0.0	0.2	0.0	0.07
<i>Veronica spicata</i>	3	3.5	8.5	2.5	2.0	0.3	0.24
	4	1.0	3.0	0.0	sp	0.0	0.02
<i>Artemisia laciniata</i>	2	10.0	3.0	2.0	2.5	0.66	0.8
<i>A. latifolia</i>	3	3.5	15.0	1.5	5.0	0.1	0.33
<i>Saussurea amara</i>	2	0.5	0.7	1.5	1.0	2.1	1.4
<i>Potentilla opaciformis</i>	3	0.5	7.5	sp	1.0	0.05	0.13

Как показывают данные, интегральный коэффициент засухоустойчивости в среднем по 4-м типам лугов составил 0.25, а коэффициент последствий засухи – 0.8.

Резкое уменьшение интегральной засухоустойчивости травостоев в 1955 году и неполное восстановление ими исходного обилия в 1956 году связано с тем что: 1) засуха 1951- 1952 гг привела к стабильному снижению уровня почвенно-грунтовых вод ниже двух метров; 2) массовое размножение в 1953 году саранчовых привело к катастрофическому изреживанию злаков, спровоцировавшее разрастание в 1953 и 1954 гг прочих видов, ослабив их засухоустойчивость; 3) в связи с этим внезапно наступившая в 1955 году аномальная засуха "застала их врасплох".

Как показывают данные табл. 2, *Carex praecox* особенно интенсивно разросшаяся в надстолбчатом слое высокостолбчатого солонца (тип 2) в 1954 году, в засуху 1955 года полностью погибла, а почти все двудольные, также разросшиеся накануне засухи, под её воздействием изредились почти до нуля и в обильном осадками 1956 году лишь в малой степени восстановили свое обилие.

Нитратофильная *Saussurea amara* в 1953 и 1954 гг не разрасталась в связи с дефицитом нитратов, но в засуху 1955 года благодаря обилию нитратов, разрослась, а в обильном осадками 1956 году в связи с промывкой нитратов вновь несколько снизила свое обилие (табл. 2).

Два вида злаков имеют глубокое укоренение: *Leymus paboanus* и *Calamagrostis epigeios*. Но они различны, как морфологически (у колосняка Пабоана корневища вертикальные, а у вейника наземного – горизонтальные), так и экологически (колосняк Пабоана – нитратофил). В связи с этим, колосняк Пабоана в исходном 1954 году не разрастался, в засуху 1955 года не изредился, а в обильном осадками 1956 году утроил исходное обилие. В отличие от этого, вейник наземный накануне засухи разросся, в засуху уменьшил обилие в 10 раз, а после засухи лишь восстановил исходное обилие (табл. 2).

Третий злак - типчак (*Festuca sulcata*) является мелкоукореняющимся, низкорослым и весьма



светолюбивым. В типе 3 (средне-глубокостолбчатый солонец) после массового повреждения саранчовыми он оказался в затенении разросшимися двудольными и потому в 1953 и 1954 гг. имел минимальное обилие. В 1955 году двудольные катастрофически изредились, "сняв" затенение, и типчак несмотря на засуху немного увеличил свое проективное обилие, а в 1956 году превзошел исходное проективное обилие почти в 40 раз (табл.2).

В типе 4 (высокостолбчатый солонец) типчак занимал роль господствующего эдификатора и потому после повреждения саранчовыми он, не подавляемый затенением, интенсивно разрастался и уже в исходном 1954 году имел 20% проективного обилия. Засуху 1955 года он пережил в состоянии умеренного полупокоя, а в 1956 году - пышно разросся (табл. 2).

### Засухоустойчивость травянистых многолетников в Окской пойме

Засухоустойчивость травянистых многолетников здесь изучалась в период засушливых 1991—1993 гг. Этому периоду предшествовали 2 года (1989 и 1990) обильного увлажнения (табл. 3). Особенно обилен осадками был период вегетации 1990 г., когда в июле выпало почти 170 мм осадков, а в сентябре— 105 мм. Благодаря такой влагозарядке рост трав в первый сухой 1991 г. (240 мм за период вегетации) проходил при достаточном увлажнении. Поэтому обилие видов в 1991 г. принято за исходное. В 1992 г. за период вегетации выпало лишь 173 мм осадков. В 1993 г. период роста трав был аномально засушливым: в мае выпало 10 мм осадков, а в первой половине июня осадков вообще не было. Поэтому учеты данного года отражают реакцию трав на засушливое трехлетие. В послеукосный период этого года (с конца июня по сентябрь включительно) выпало свыше 350 мм осадков. В 1994 г. период роста трав также был обилен осадками: май — 70, июнь — 96 мм. Поэтому учеты данного года отразили последствие засушливого трехлетия в условиях обильного увлажнения.

ТАБЛИЦА 3

Количество осадков (мм) в период вегетации 1989—1994 гг. по данным метеопункта Дединской опытной станции (Окская пойма)

Годы	Месяцы					Всего за май— сентябрь
	май	июнь	июль	август	сентябрь	
1989	31	96	82	101	31	341
1990	92	67	168	55	105	487
1991	27	32	49	70	62	240
1992	16	33	36	34	54	173
1993	10	91	127	61	74	363
1994	70	96	40	45	21	272

Среднее многолетнее	51	63	80	68	53	315
------------------------	----	----	----	----	----	-----

Для Окской поймы засушливое трехлетие 1991—1993 гг. является резко выраженным. Однако «Великая засуха» в Барабинской лесостепи была явно более жесткой. Об этом свидетельствует сопоставление количества осадков в засушливые сезоны, а также интегральная реакция остепненных травостоев. Так коэффициент их засухоустойчивости в Барабинской лесостепи составляет в среднем 0.25, а в Окской пойме 0.9. Коэффициент последствия засухи составляет соответственно 0.8 и 1.6. Столь резкая разница определяется не одним фактором, а совокупным (синергидным) влиянием целого ряда факторов.

Во-первых, засуха в Окской пойме была более мягкой, иссушение верхнего слоя почв - умеренным. Во-вторых, отсутствовали майские атмосферные засухи, являющиеся сигнальным фактором перехода части видов в состояние летнего покоя ("выгорание"). И в-третьих, паводки в годы учетов хотя и не заливали пробные площадки, но стабилизировали уровень почвенно-грунтовых вод вблизи нижней границы корнеобитаемого слоя почвы.

Оценка засухоустойчивости травянистых многолетников проводилась на пробных площадках 4-х типов лугов с различным гранулометрическим профилем почв, приуроченных к повышенным участкам поймы, которые в годы учетов паводками не заливались.

**1 -й тип луга** (луговогераниево-маловасилистниково-злаковый) расположен вблизи подмываемого откоса русла р. Оки. Почва — мощная тяжелосуглинистая. В связи с ее высокой влагоемкостью усыхания трав в засушливые годы здесь не отмечалось. В исходном состоянии (в 1991 г.) травостой имел 64 см высоты и 94 % проективной полноты, на 3-й засушливый год (1993 г.) соответственно 33 см и 79 %, в следующем году обильного увлажнения — 55 см и 88 % (табл. 4). Реакция травянистых многолетников на засушливое трехлетие здесь в основном определялась глубиной их укоренения. Все более или менее глубокоукореняющиеся виды на 3-й засушливый год увеличили свое обилие (*Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*, *Trifolium montanum*, *Tanacetum vulgare*, *Thalictrum minus*, *Galium verum* и *Achillea millefolium*). Большинство неглубоко укореняющихся среднерослых видов, напротив, явно снизили свое обилие (*Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Geranium pratense*). Лишь *Alopecurus pratensis* сохранил исходное обилие. Низкорослые мелкоукореняющиеся виды реагировали на засуху неоднозначно. *Festuca rubra* выпала из травостоя. Почти также реагировала *Stellaria graminea*. *Fragaria viridis* под воздействием засушливых лет изредилась незначительно, но в год обильного увлажнения явно изредилась (табл. 4). *Poa angustifolia* стабильно перенес засуху, а при обилии осадков в послеукошный период 1993 г. увеличил обилие (табл. 4).

**2-й тип луга** (злаково-разнотравный с типчаком) расположен на вершине гривы. Почва — двуслойная суглинисто-песчаная. Мощность суглинистого слоя — 20—25 см. Высота и проективное покрытие травостоя здесь значительно меньше, чем в предыдущем типе. В исходном 1991 г. они составили 24 см и 67 % в 1993 г. — 16 см и 62 %, на следующий год обильного увлажнения — 31 см

и 79 % (табл. 4).

Все более или менее глубокоукореняющиеся виды здесь на 3-й засушливый год увеличили свое обилие (*Medicago falcata*, *Trifolium montanum*, *Thalictrum minus*, *Achillea millefolium*, *Astragalus danicus*, *Galium verum*, *Bromopsis inermis*, *Elytrigia repens*). Среднеукореняющаяся *Festuca pratensis* изредилась незначительно, а более мелкоукореняющийся *Alopecurus pratensis* — весьма резко. Низкорослые неглубокоукореняющиеся виды реагировали на засуху неоднозначно. *Ranunculus acris* и *Plantago media* практически выпали из ценоза. *Festuca rubra*, *Poa angustifolia* и *Ranunculus polyanthemos* под воздействием засухи сильно изредились, но в год обильного увлажнения *Festuca* изредилась еще более, *Poa* восстановил исходное обилие, а *Ranunculus* даже превзошел его. *Fragaria viridis* в засуху не изредилась, а при обильном увлажнении в 1994 г. настолько разрослась, что стала доминантом (табл. 4). Напротив, *Festuca sulcata*, исходно малообильный и угнетенный затенением, в засуху явно увеличил обилие, но с возвратом увлажнения и затенения вновь изредился (табл. 4).

**3-й тип** (туидиево-типчакковый с лапчаткой серебристой) расположен на древнеаллювиальном песчаном останце, прикрытом сверху тонким слоем (2—5 см) аллювиального суглинка. Крайне низкая влагоемкость и практически «нулевое» плодородие песчаной толщи делают данный объект неблагоприятным для умеренно глубокоукореняющихся видов, поскольку в годы обилия осадков элементы питания разлагающейся подстилки промываются «транзитом» в грунтовые воды, а в засушливые годы и элементы питания, и скудные осадки остаются в верхнем слое почвы. В связи с этим большинство таких видов здесь были исходно малообильны, а на 3-й засушливый год и последующий год обильного увлажнения либо вообще исчезли, либо встречались единично (*Galium verum*, *Medicago falcata*, *Elytrigia repens*, *Rumex thyrsiflorus*, *Trifolium montanum* и *Rumex acetosella*). Положительно реагировали на засуху и последующее увлажнение лишь особо глубокоукореняющийся *Thalictrum minus*, ксероморфный псаммофил *Potentilla argentea*, а также *Euphorbia esula*. Мелкоукореняющиеся виды реагировали неоднозначно. *Plantago media* и *Festuca rubra* в итоге явно изредились, а *Festuca sulcata*, *Fragaria viridis*, *Poa angustifolia* и *Agrostis vinealis* явно разрослись.

**4-й тип** расположен в притеррасье на песчаном древнеаллювиальном останце. В исходном ценозе доминировали лишайники (*Cladonia alpestris*, *C. rangiferina* и др.), имевшие 35 % проективного покрытия, и мох *Polytrichum piliferum* (25 %), тогда как травостой имел лишь 19 %. На 3-й засушливый год проективное покрытие лишайников уменьшилось до 5 %. В этих условиях под воздействием засухи и последующего обильного увлажнения поступательно разрастались особо глубокоукореняющаяся *Solidago virgaurea*, умеренно глубокоукореняющиеся ксероморфные *Carex hirta* и *Artemisia campestris*. Сохранили исходное обилие суккулент *Sedum acre*, мелкоукореняющаяся *Agrostis vinealis* и умеренно глубокоукореняющаяся, но ксероморфная *Potentilla argentea*. На 3-й год засухи почти исчезли, но после увлажнения вновь появились в обилии, близком к исходному, *Rumex acetosella*, *Hieracium pilosella* и *Achillea millefolium*. Под воздействием засухи сильно изредился *Poa angustifolia*, а *Hieracium umbellatum* исчезла.

Количественные данные, характеризующие засухоустойчивость некоторых видов в зависимости от гранулометрического профиля почв, представлены в табл. 4. Как показывают эти данные, в Окской пойме.

Таблица 4  
Показатели реакции на засушливые 1991 —1993 гг. травостоев и видов (пойма Оки)

	№ типа луга	Годы			к. з.-у.	к. п. з.
		1991	1993	1994		
Высота основной массы травостоя, см	1	64	33	55	0.51	0.86
	2	24	16	31	0.7	1.3
	3	15	16	37	1.07	2.47
	4	19	22	28	1.15	1.47
Проективное покрытие травостоя, %	1	94	79	88	0.8	0.9
	2	6	62	73	0.93	1.1
	3	26	28	72	1.08	2.8
	4	19	18	29	0.95	1.6
Виды	Проективное обилие, %					
<i>Potentilla argentea</i>	2	0.4	3.0	3.0	7.0	7.0
	3	0.4	4.0	9.0	10.0	22.5
	4	0.1	0.1	0.1	1.0	1.0
<i>Festuca sulcata</i>	2	1.5	9.0	3.0	6.0	2.0
	3	9.0	15.0	37.0	1.7	4.1
<i>Thalictrum minus</i>	1	25.0	27.0	30.0	1.1	1.2
	2	1.5	2.0	3.0	1.3	2.0
	3	0.5	3.0	3.0	6.0	6.0
<i>Galium verum</i>	1	2.0	5.5	7.0	2.75	3.5
	2	1.5	3.0	3.5	2.0	2.3
	3	0.5	0.0	rr	0.0	0.01
<i>Trifolium montanum</i>	1	1.5	6.0	7.0	4.0	4.7
	2	1.5	5.0	1.5	3.3	1.0
	3	2.0	rr	0.3	0.01	0.15
<i>Poa angustifolia</i>	1	0.5	0.6	2.0	1.2	4.0
	2	6.0	1.5	6.0	0.25	1.0
	3	2.5	2.0	4.0	0.8	1.6
	4	2.0	1.0	0.1	0.5	0.05
<i>Fragaria viridis</i>	1	7.0	5.5	1.0	0.8	0.14
	2	6.0	6.5	26.0	1.1	4.5
<i>Achillea millefolium</i>	1	2.0	3.5	2.0	1.75	1.0
	2	2.5	3.5	3.0	1.4	1.2
<i>Festuca rubra</i>	2	6.0	1.5	0.8	0.25	0.13
	3	7.0	0.0	1.0	0.0	0.14
<i>F. pratensis</i>	1	10.0	5.5	6.0	0.55	0.6
	2	4.0	3.5	6.5	0.87	1.6

На редко заливаемых лугах все более или менее глубокоукореняющиеся виды трав (*Thalictrum*

*minus*, *Galium verum*, *Trifolium montanum*, *Achillea millefolium*) не только весьма засухоустойчивы, но и в той или иной мере "засухолюбивы", повышая под воздействием засухи свое обилие. В отличие от этого мелкокорнеящиеся виды реагировали на засуху явно не однозначно.

Вышеизложенная оценка засухоустойчивости видов трав остепненных лугов позволяет выявить особенности ксерофильных видов этих лугов, которые под воздействием засух на этих лугах разрастаются, и мезофильных видов, которые при этом изреживаются (в Окской пойме), или полностью выпадают из травостоев (в Барабинской лесостепи). Все глубококорнеящиеся виды остепненных лугов являются ксерофилами и "засухолюбивыми", поскольку в годы обилия осадков они угнетены дефицитом кислорода в их корнеобитаемом слое, а в годы засухи увлажнение и аэрация в этом слое приближаются к оптимуму.

Мелкокорнеящиеся виды трав реагируют на засуху неоднозначно. Ксерофильные виды трав своевременно снижают рост и переходят в состояние полупокоя, но при увлажнении интенсивно разрастаются после прекращения засухи. А мезофильные виды, в засуху продолжают рост до исчерпания доступной влаги и погибают, не возобновляясь после прекращения засухи.

Корнеобитаемый слой среднекорнеящихся видов трав в засуху подвергается постепенному, но неуклонному иссушению, за счет корневой десукции. Жизнедеятельность среднекорнеящихся ксерофильных видов при этом направлена на замедление иссушения своего корнеобитаемого слоя путем уменьшения транспирации. Это достигается у одних видов за счет аккумуляции нитратов в листьях, у других видов - за счет ксероморфизма, а у третьих - за счет усыхания нижней части листового аппарата. В противоположность этому, мезофильные среднекорнеящиеся виды интенсивно поглощают влагу вплоть до ее исчерпания и в результате изреживаются или полностью отмирают.

Таковыми мезофильными среднекорнеящимися видами являются, прежде всего, полуверховые злаки (*Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Agrostis gigantea*, *Alopecurus pratensis*).

В Окской пойме они стабильно доминируют на среднепоемных лугах.

Длительность паводков на этих лугах не превышает пределов поймоустойчивости вышеперечисленных злаков, но вместе с тем являются влагозарядками, "аннулирующими" снижение влажности корнеобитаемого слоя.

В Барабинской лесостепи на лугах паводковые влагозарядки отсутствуют. Поэтому в многолетние засушливые периоды почвенно-грунтовые воды стабильно опускаются на глубину двух метров, а в многолетние периоды обилия осадков поднимаются к поверхности.

В связи с этим, вышеперечисленные мезофильные злаки здесь практически отсутствуют, а их место занимает вейник наземный, сочетающий глубокое укоренение с устойчивостью к подтоплению и засолению.

Ксерофильные виды трав адаптировались к условиям дефицита влаги в почвах, мезофильные виды - к условиям умеренного увлажнения, а гидрофильные - к режиму переувлажнения и полного анаэробизиса почв. При этом адаптация не пассивная, а активная и может служить иллюстрацией

гениальной "изобретательности" растений.

Она заключается в наличии у всех гидрофилов аэренхимы, идущей от листьев до поглощающих корней, по которой кислород, образующийся в процессе фотосинтеза, через корневые окончания поступает в почву, локально ее аэрируя.

В Окской пойме ценозы гидрофилов-аэраторов приурочены к особо долгопоемным низинам и лощинам, которые ежегодно заливаются весенними паводками и в которых полые воды застаиваются до июля. Поскольку почвы стабильно переувлажнены и подстилаются глеевым горизонтом корнеобитаемый слой — одноярусный.

В Барабинской лесостепи массивы торфянистых лугов, именуемые займищами, в многолетние периоды обилия осадков летом покрыты слоем воды. А в многолетние засушливые периоды уровень почвенно-грунтовых вод на них опускается на глубину 170 см от поверхности. Поэтому, корневая ярусность резко выражена: корневищные осоки являются мелкоукореняющимися и переходят в годы засухи в состояние лабильного полупокоя, а глубокоукореняющийся тростник - в состояние многолетнего полупокоя. Доминирующая на этих массивах осока дернистая имеет двухъярусную корневую систему: приповерхностную корневую сеть, улавливающую в засуху выпадающие слабые осадки, и пучки более толстых шнуровидных корней, уходящих вертикально вглубь почвы (Куркин, 1954). Благодаря этому, она переносит многолетние засушливые периоды без перехода в состояние полупокоя (Куркин, 2011).

Таковы экологические типы луговых трав, связанные с различными режимами увлажнения тех почв, к которым они приурочены.

Что же касается минерального питания луговых трав, следует выделить, прежде всего, два противоположных друг другу экологических типа: бобовые и нитратофилы.

Бобовые на лугах являются нитратофобами. На лугах с участием бобовых внесение в течение двух - трех лет повышенных доз аммиачной селитры приводит к полному исчезновению бобовых (Куркин, 2010). Это определяется как прямым, так и опосредованным действием нитратов.

Отрицательное прямое действие нитратов на бобовые заключается в том, что нитраты подавляют азотфиксацию клубеньковых бактерий. Однако более существенно опосредованное действие нитратов: поскольку оно вызывает разрастание злаков, которые с одной стороны затеняют светолюбивые бобовые, а с другой перехватывают у них жизненно необходимый им калий и фосфор. Последнее особенно губительно для мелкоукореняющегося клевера ползучего, который поглощает калий и фосфор, адсорбированные в дернине.

Глубокоукореняющаяся люцерна серповидная, уходя от корневой конкуренции за калий и фосфор, поглощает их не из дернины, а из нижележащих горизонтов.

На обилие осадков и обильное орошение клевер ползучий и другие виды неглубокоукореняющихся клеверов реагирует явно положительно. Там где для демонстрации начальству дождевальными шлейфами Метельского непрерывно поливали один и тот же участок луга в течение всего лета, образовывались практически ползучеклеверные травостой. В противоположность

этому, глубокоукореняющаяся люцерна серповидная реагирует на обильное орошение отрицательно в связи с ухудшением аэрации ее корнеобитаемого слоя.

Но все бобовые и мелко- и глубокоукореняющиеся, в зеленой массе содержат высокий процент белкового азота. Ежегодно отмирая и разлагаясь, она обогащает верхний слой минеральным азотом.

Нитратофилы, их обилие и жизненное состояние - индикаторы обилия нитратов в почве (Куркин, Тихоненко 1958; Куркин, 1964).

Первоначально единственным критерием нитратофильности луговых трав считалось наличие в их соке нитратов, что легко определить по темно-синей окраске, которую дает реакция сока с дифениламиноом, растворенным в серной кислоте. Однако позднее, было обнаружено, что нитраты при наличии их в почве поглощаются почти всеми видами луговых трав (за исключением олиготрофов).

Обилие нитратов в соке может быть связано не с нитратофильностью, а с тем, что вследствие затенения они не в состоянии утилизировать поглощенные нитраты.

Настоящие нитратофилы утилизируют поглощенные нитраты эффективно и полифункционально: в поглощающих корневых окончаниях они повышают в засуху поглощение из почвы влаги с высокой концентрацией нитратов; в клеточном соке листьев нитраты уменьшают расходы влаги на транспирацию, повышая засухоустойчивость; используются на синтез хлорофилла, повышая теневыносливость, а в точках роста стимулируют рост клеток на стадии растяжения (Куркин, Тихоненко, 1958; Куркин, 1964; Kurkin, 1977; Куркин, 2010, 2011).

Такие нитратофилы как осот полевой (*Sonchus arvensis*) и бодяк полевой (*Cirsium arvense*) являются корнеотпрысковыми (механическая обработка может способствовать их вегетативному размножению). Поэтому, при забрасывании пашни в залеж первой стадией является бурьянистая, представляющая "травосмесь" этих двух нитратофилов. Однако, запас нитратов в залежи обычно исчерпывается и бурьянистая стадия сменяется пырейной, а затем мятликовой.

Галофиты аналогично нитратофилам аккумулируют в своих тканях легко растворимые соли, но не нитратов, а хлоридов и сульфатов. Благодаря этому, они способны поглощать влагу даже из сильно засоленных почв, каковыми являются луговые солончаки Барабинской лесостепи.

Как показывают данные Н. И. Базилевич (1965) галофиты Барабы можно разделить на хлоридаккумулялирующие, в побегах которых хлоридов в несколько раз больше чем сульфатов, и сульфатаккумулялирующие, в которых сульфаты преобладают. К многолетним хлоридаккумуляторам относится в частности подорожник корнута (*Plantago cornuti*), а к многолетним сульфатаккумуляторам - полынь селитряная (*Artemisia nitrosa*).

Парадокс заключается в том, что на хлоридных солончаках доминируют сульфатаккумуляторы, а на сульфатных солончаках – хлоридаккумуляторы (Куркин, 1992, 1994, 2012).

Экосистемный анализ показывает биологическую целесообразность этого природного парадокса. На луговых солончаках с преобладанием сульфатов доминирующие хлоридаккумуляторы, ежегодно отмирая, создают поверхностный слой с преобладанием хлоридов кальция и магния, обладающих

высокой гигроскопичностью. Они эффективно адсорбируют из атмосферы влагу, обеспечивая стабильное увлажнение этого слоя, создавая даже в годы засух семенное возобновление галофитов (Куркин, 2012).

На "злых" солончаках с преобладанием хлоридов доминирующие сульфатаккумуляторы, отмирая, стабильно обогащают поверхностный слой сульфатами, которые кристаллизуя влагу осадков, взрыхляют поверхностный слой почвы и тем самым тормозят подтягивание хлоридов к поверхности (Куркин, 2012).

Особый экологический тип луговых трав представляет горное высокотравье. На Кавказе он именуется субальпийским высокотравьем, а на Камчатке - дальневосточным крупнотравьем.

Горное высокотравье приурочено к оптимальным условиям для произрастания луговых трав: стабильно повышенная влажность воздуха, стабильно повышенное количество осадков, стабильное проточное увлажнение, приносящее с вышележащих склонов элементы и микроэлементы минерального питания, а также отличная аэрация щебневатых горных почв. Все это вместе взятое определяет отбор высокорослых видов. Но в составе горного высокотравья немало и высокорослых неэндемиков.

В противоположность горному высокотравью, псаммофиты пустошных лугов, приуроченные к древнеаллювиальным постледниковым пескам, характеризуются крайней приземистостью и сочетают свойства ксерофитов с олиготрофами.

Псаммофиты резко различаются по глубине укоренения. Так суккулент очиток едкий (*Sedum acre*) является крайне мелкоукореняющимся омброфитом, а полынь равнинная (*Artemisia campestris*) - глубокоукореняющимся фреатофитом.

Среднеукореняющихся псаммофитов на древнеаллювиальных песках нет.

В поймах рек особым экологическим типом являются аллювиафилы, приуроченные, в основном, к прирусловой части поймы. Основными аллювиафилами являются корневищные верховые злаки (кострец безостый и канареечник тростниковидный).

Кострец безостый (*Bromopsis inermis*) способен отрастать при погребении песчаными наилками мощностью до 40 см, а канареечник тростниковидный (*Phalaroides arundinacea*) способен отрастать при погребении суглинистыми наилками мощностью до 15 см. На суглинистых аллювиальных отложениях верховозлаковые аллювиафилы формируют почти чистые травостои, а на песчаных аллювиальных отложениях к ним присоединяются виды двудомных аллювиафилов: *Cenolophium denudatum*, *Artemisia procera*, *Petasites spurius*, *Xanthium strumarium* (Куркин, Ярошенко, 1992).

Такие виды как типчак (*Festuca sulcata*) и осока дернистая (*Carex cespitosa*) в пойме являются аллювиафобами. В Окской пойме они приурочены к тем участкам, на которых скорость полых вод во время весенних паводков составляет 20 – 26 см/сек. В этих пределах наилок в пойме не откладывается, поскольку песчаные наилки выбрасываются из русла на пойму при скорости свыше 26 см/сек, а суглинистые наилки осаждаются при скорости ниже 20 см/сек. В частности, типчак приурочен к высоким прирусловым валам, а осока дернистая встречается очень редко и приурочена к



суженым проносным участкам Окской поймы, где благодаря повышенным скоростям полых вод суглинистые наилки не отлагаются.

В Барабинской лесостепи, где аллювиальные процессы отсутствуют, кочкарники осоки дернистой занимают огромные площади торфянистых лугов.

## ЛИТЕРАТУРА

Базилевич Н.И. Геохимия почв содового засоления. М.: Наука, 1965.

Генкель П. А. Физиология растений с основами микробиологии. М., 1962.

Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центральночерноземного заповедника им. В. В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. VI.

Гуляев Б. И. Очерк направлений экофизиологии // Итоги науки и техники. Сер. бот. М., 1984. Т. 5.

Куркин К.А. Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой. // Вестник МГУ, Биология, 1954, № 12.

Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М., 1957.

Куркин К.А. Обилие и жизненное состояние нитратофильных растений как индикатор богатства почвы нитратами // Ботан. журн. 1964, т. 49, №8.

Куркин К. А. Летний и многолетний покой травянистых многолетников Барабинской лесостепи // Бот. журн. 1971. Т. 56. №11.

Куркин К. А. Системные исследования динамики лугов. М., 1976.

Куркин К.А. Экологические факторы дифференциации луговой растительности // Бот. журн. 1992. № 6.

Куркин К.А. О роли растительности галофитных лугов Барабы в солеобмене между верховодкой и почвой// Почвоведение. 1994. №5.

Куркин К.А. Анализ прямого и опосредованного действия азотных удобрений на растительность лугов Окской поймы // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2010. Вып. 5

Куркин, К.А. Экосистемный анализ климатогенной динамики тростяково-тростниково-дернистоосокового луга (Барабинская лесостепь) // Бот. журн. - 2011. - Т. 96, № 4.

Куркин, К.А. Экосистемный анализ климатогенной динамики колосняково-солонечниково-корнутопородожникового луга в условиях Барабинской лесостепи // Бот. журн. - 2012. - Т. 97, № 10.

Куркин К. А., Комахин П. И. Разногодичная изменчивость остепненных лугов с типчаком (*Festuca valesiaca*) в пойме р. Оки // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1998. Т. 103. Вып. 6.

Куркин К. А., Стебаев И. В. Вспышка массового размножения нестатных саранчовых в Барабе и ее влияние на луговую растительность // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1959. Т. 64. Вып 1.

Куркин К. А., Тихоненко Т. И. Нитратофильные растения и критерии нитратофильности // Бот. журн., 1958 № 12

Лебедев С. И. Физиология растений. М., 1988.

Kurkin K. A. System approach to studies of nitrate regime in grassland biogeocenoses // *Oecologia Plantarum*, 1977. T. 12. N 1.