

## **Проблема 13. РЕАКЦИЯ ЛУГОВЫХ ТРАВ НА НЕБЛАГОПРИЯТНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ СИТУАЦИИ**

Современная экология при изучении реакций растений на внешние воздействия концентрирует внимание на изменениях, происходящих на клеточном и молекулярном уровнях, оставляя без рассмотрения изменения на уровне растения как целого. Между тем, во многих случаях именно эти изменения определяют «судьбу» растений.

Одним из первых на это обратил внимание И.А. Куперман в своей статье «К построению принципиальной схемы саморегуляции темпов накопления биомассы у наземных растений» (Куперман, 1969). В ней он обосновывает модель саморегуляции, при которой основная масса пластических веществ транслоцируется в те части и органы растений, которые «не справляются со своими функциями». Эта абстрактно-кибернетическая модель некоторыми авторами была воспринята в качестве догмы, не требующей доказательства. Должен признаться и я первоначально принял ее на «вооружение».

Однако последующее сопоставление модели Купермана с результатами собственных наблюдений за реакцией луговых трав показало, что эти реакции не соответствуют модели Купермана. Кроме того в ней: 1) рассматривается лишь транслокация в растениях пластических веществ, но игнорируется процесс их накопления;

2) не рассматривается столь важная для луговых многолетников динамика почек возобновления;

3) игнорируются качественные различия у луговых многолетников функций продолжительности жизни надземных и подземных частей растений;

4) игнорируется динамика внешней среды.

В связи со всем этим рассмотрим особенности динамики луговых трав вне связи с моделью Купермана, а частично и в противопоставлении с ней.

В отличие от деревьев, у луговых трав надземные части являются однолетними, тогда как подземные – в основном, многолетними. Многолетними являются органы запаса пластических веществ (узлы кущения, корневища, стержневые корни, луковицы, клубни). Однолетними в подземной части луговых трав являются лишь поглощающие корешки высших порядков. Весной на их образование и летом на жизнедеятельность всей корневой системы затраты пластических веществ невелики. В противоположность этому, весной основная масса пластических веществ из органов запаса транслоцируется на выгонку надземных побегов. А затем, эти побеги за счет фотосинтеза сами обеспечивают свой рост пластическими веществами. Осенью перед отмиранием надземных побегов большая часть содержащихся в них пластических веществ транслоцируется в подземные органы запаса. У видов, способных в засушливые годы переходить в состояние летнего покоя, перед усыханием листьев пластические вещества из них также транслоцируются в органы запаса (реутилизируются).

Многолетние подземные части стеблей содержат не только запас пластических веществ, но и почки возобновления. При этом динамика почек возобновления и динамика пластических веществ в них органически (функционально) связаны: весной на «выгонку» надземных побегов расходуются и почки возобновления и пластические вещества, а осенью перед отмиранием надземных побегов из них в подземные части транслируются (реутилизируются) пластические вещества, за счет которых закладываются новые молодые почки возобновления.

А теперь главное - реакция луговых трав на неблагоприятные экологические ситуации. В засуху, вопреки Куперману, транслочация пластических веществ в корневые системы не происходит, а замедляется рост побегов: уменьшается высота безрозеточных побегов, число и размеры листьев - у розеточных. При этом у мезофильных видов трав корни продолжают поглощать доступную влагу и поставлять ее в конусы роста надземных побегов до полного исчерпания доступной влаги в почве. В итоге происходит гибель конусов роста («запал» побегов).

Ксерофильные виды луговых трав в засуху заблаговременно снижают десукцию влаги из почвы, тем самым, замедляя ее иссушение. В связи с этим, у надземных побегов постепенно увядают, сохнут нижние листья. При этом из них транслируются (реутилизируются) пластические вещества.

Большинство светлюбивых видов луговых трав при затенении их более высокорослыми конкурентами реагируют по типу этиоляции. При этом запасы пластических веществ расходуются на рост стеблей (у безрозеточных видов) или черешков (у розеточных видов) с целью «выноса» листовых пластинок, почти лишенных хлорофилла, в более освещенные горизонты. Это ведет к истощению запасов и пластических веществ и почек возобновления, а в итоге - к гибели.

В противоположность этому нитратофилы при затенении повышают содержание хлорофилла в листьях и уменьшают высоту побегов, что позволяет перенести затенение.

Экология растений, выделяя прямодействующие экологические факторы, рассматривает воздействие каждого из них «в чистом виде», изолированно друг от друга, фактически игнорируя их взаимодействия. Неявным оправданием такого «монофакторного» подхода служат 2 закона: закон минимума и «закон» (правило) совокупного действия факторов.

Согласно Либиховскому закону минимума, в каждой экологической ситуации имеется фактор, находящийся в минимуме, который оказывает превалирующее воздействие на растительность, подавляя влияние всех прочих факторов. Однако применительно к луговым ценозам нами было показано, что этот закон реально действует, лишь если фактор находится в абсолютном минимуме. Во всех остальных случаях (т. е. при относительном минимуме фактора) влияние остальных факторов оказывается существенным (Куркин, 1996).

Согласно «закону» совокупного действия факторов, интегральный эффект определяется всеми факторами, действующими независимо друг от друга. Однако этот «закон» неправомерен, поскольку выведен на основе изучения отдельных факторов с последующим суммированием их действия (Культиясов, 1982)

Наши многолетние комплексные исследования динамики лугов показали, что действие того или иного фактора под влиянием взаимодействия с другими факторами может изменяться не только количественно, но и качественно: фактор, стимулирующий жизнедеятельность растений, может приводить их к гибели, а фактор повреждающий — иметь положительное последствие. Так внесение удобрений в сочетании с затенением может приводить к гибели растений вследствие отравления их нитратами, которые они поглощают, но не могут утилизировать (Куркин, 1966, 2010). Так атмосферная засуха для некоторых видов служит сигналом к переходу в состояние летнего полупокоя. «Уходя» от воздействия почвенной засухи, они разрастаются после ее окончания (Куркин, 1971, 1976, 2004).

Особый интерес для изучения представляют случаи, при которых воздействия, стимулирующие жизнедеятельность луговых трав, в конечном итоге приводят к их гибели. Подобные ситуации именуется нами провокационными (Куркин, 1976). Создаваемые резкими природными флуктуациями экологических факторов, они весьма характерны для лугов Барабинской лесостепи.

## **АНАЛИЗ ПРОВОКАЦИОННЫХ СИТУАЦИЙ**

### **Ситуация 1951 года**

Первый год 6-летнего засушливого периода (1950) был умеренно засушливым (за май—сентябрь выпало 177 мм осадков при норме 252 мм). Следующий (1951) год был в целом резко засушливым (132 мм). Особенно засушливым был май (10 мм осадков при норме 29 мм). Осадков практически не было и в июне, но в самом его конце выпало 35 мм осадков. Засушливым был и июль, но в самом конце и 1 августа выпало 20 мм осадков. Далее весь август был засушливым. Следующий (1952) год был еще более засушливым (117 мм осадков), поскольку засуха не прерывалась провокационным выпадением осадков.

Провокационная ситуация 1951 г. была изучена нами на эталонах двух лугов: солончико-коротконожкового и колосняково-типчакового.

Солончико-коротконожковый луг приурочен к луговой карбонатной слабо солонцевато-солончаковой почве. В середине мая 1951 г. почва была еще хорошо увлажнена (табл. 1). К середине июня увлажнение почвы существенно снизилось, причем особенно резко — в слое дернины (0—8 см). Выпавшие в конце июня осадки повысили содержание влаги в дернине (табл. 1). К концу июля влажность слоя 0—20 см снизилась почти до влажности завядания, а в сентябре весь корнеобитаемый слой был иссушен (табл. 1).

Уровень почвенно-грунтовых вод в засуху 1951 г. неуклонно снижался с 98 см 1 июня до 202 см 28 сентября.

Таблица 1

Динамика послыйного содержания доступной растениям влаги в почве солонечниково-коротконожкового луга в течение сезона вегетации 1951 г.

(в % от веса абсолютно сухой почвы)

Глубина, см	Дата						
	16 V	12 VI	30 VI	23 VII	16 VIII	3 IX	13 IX
0-8	53	3	43	5	15	0(—4)	0
8-20	26	9	10	0	6	0(—1)	0(—4)
20-40	12	10	14	5	1	2	0
40-60	н. д.	11	10	10	7	3	0
80-100	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	н. д.	0

Примечание. Отрицательные числа в скобках показывают, на сколько весовых процентов влажность ниже влажности завядания; н. д. — нет данных.

Реакция компонентов солонечниково-коротконожкового ценоза в 1951 г. на флуктуации увлажнения была неоднозначной. *Brachypodium pinnatum* в мае признаков усыхания не имел, но в июне у его побегов усохли верхние листья и конусы роста, а затем и побеги в целом (табл. 2). Выпадение осадков провоцировало появление новых побегов, которые в августе также подверглись «запалу» и погибли (табл. 2). Следствием гибели двух генераций побегов явилось катастрофически резкое уменьшение численного обилия побегов в следующем (1952) г. (табл. 3). Аналогично реагировали *Inula salicina* и *Plantago media*. Но у побегов *Inula salicina* гибель верхушечного конуса роста «пробудила» почки в пазухах листьев, превратившихся в боковые ветви «обезглавленных» побегов (табл. 2).

У глубокоукореняющихся злаков (*Calamagrostis epigeios* и *Leymus paboanus*) в течение всей засухи 1951 г. признаки усыхания побегов отсутствовали, а на кратковременное увлажнение дернины они не реагировали (табл. 2).

У третьей группы видов (*Galatella biflora*, *Carex praecox*, *Achillea millefolium*, *Artemisia laciniata*) при наступлении почвенной засухи усыхали нижние листья, тогда как верхние листья сохраняли жизнеспособность и после выпадения осадков возобновляли рост (табл. 2). Особенно наглядно это проявлялось у *Galatella biflora*, у которой при наступлении почвенной засухи усыхали и опадали сначала нижние, а затем и средние листья, «оголяя» нижние части стеблей (табл. 2). Виды этой группы в 1952 г. не снизили численное обилие своих побегов (табл. 3).

Таблица 2

Реакция видов солонечниково-коротконожкового луга на флуктуации увлажнения в течение засухи 1951 г.

Вид	29 V	17 VI	8 VII	7 VIII	20 IX
<i>Brachypodium pinnatum</i>	Признаков усыхания нет	«Запал» конусов роста — гибель побегов	Появление новых побегов	У всех побегов погибли верхние листья и конусы роста	Почти полное усыхание
<i>Calamagrostis epigeios</i>	То же	Без изменений	Без изменений	Без изменений	Без изменений
<i>Leymus paboanus</i>	» »	» »	» »	» »	» »
<i>Carex praecox</i>	Пожелтение окончаний листьев	Пожелтение нижних листьев	Усыхание нижних листьев, единично — гибель побегов	Без изменений, единично — появление новых побегов	Листья зеленые лишь у основания
<i>Achillea millefolium</i>	Усыхание окончаний листьев	Увядание и скручивание листьев	Усыхание нижних листьев, у части розеток засохла все листья	Почти полное усыхание	Без изменений
<i>Artemisia laciniata</i>	Признаков усыхания нет	Без изменений	Увядание листьев	Усыхание листьев	У основания засохших побегов — зачатки новых
<i>Galatella biflora</i>	То же	Усыхание нижних и увядание средних листьев	Увядание окончаний у листьев	Средние листья усыхают, верхние — зеленые	Почти полное усыхание
<i>Inula salicina</i>	» »	Конусы роста уничтожены тлями	Верхушечные листья засохла, средние и нижние — увядают и засыхают	Появление карликовых побегов в пазухах усохших листьев	То же
<i>Plantago media</i>	» »	Полное усыхание розеток	Оживление усохших розеток	Появление молодых побегов и цветоносов	Усыхание появившихся побегов и цветоносов

Таблица 3

Динамика изменения солонечниково-коротконожкового луга в период с 1951 по 1956 г.

Вид	Год					
	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Высота травостоя, см	10	18	25	26	16	25
Покрытие травостоя, %	35	37	35	68	11	52
<i>Brachypodium pinnatum</i>	$\frac{cop_3}{10}$	$\frac{sol}{—}$	$\frac{sol}{—}$	$\frac{sol-sp}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{—}{—}$
<i>Calamagrostis epigeios</i>	$\frac{cop_{2-3}}{2.5}$	$\frac{cop_{2-3}}{1}$	$\frac{cop_{2-3}}{3}$	$\frac{cop_3}{5}$	$\frac{cop_3}{0.7}$	$\frac{cop_3}{2.5}$
<i>Leymus paboanus</i>	$\frac{cop_{2-3}}{1.5}$	$\frac{cop_3}{15}$	$\frac{cop_3}{4}$	$\frac{cop_3}{4}$	$\frac{cop_{2-3}}{2.5}$	$\frac{cop_3}{13}$
<i>Festuca rubra</i>	$\frac{cop_3}{7}$	$\frac{cop_{1-2}}{—}$	$\frac{un}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{—}{—}$
<i>Carex praecox</i>	$\frac{cop_{2-3}}{—}$	$\frac{cop_{2-3}}{—}$	$\frac{cop_{2-3}}{—}$	$\frac{cop_3}{2.5}$	$\frac{cop1}{—}$	$\frac{cop_3}{2.5}$
<i>Achillea millefolium</i>	$\frac{cop_2}{0.5}$	$\frac{cop_2}{—}$	$\frac{cop_2}{0.5}$	$\frac{cop_2}{1}$	$\frac{sp-cop1}{—}$	$\frac{cop1}{0.4}$
<i>Artemisia laciniata</i>	$\frac{cop_{2-3}}{3}$	$\frac{cop_3}{2}$	$\frac{cop_{2-3}}{10}$	$\frac{cop_2 + cop_3 (юв)}{3}$	$\frac{cop_2}{2}$	$\frac{cop_{2-3}}{2.5}$
<i>Galatella biflora</i>	$\frac{cop_{2-3}}{10}$	$\frac{cop_{2-3}}{10}$	$\frac{cop_3}{15}$	$\frac{cop_3 + cop_3 (юв)}{55}$	$\frac{cop_{2-3}}{3.5}$	$\frac{cop_3}{30}$
<i>Inula salicina</i>	$\frac{cop_{1-2}}{—}$	$\frac{sol-sp}{—}$	$\frac{sol-sp}{—}$	$\frac{sol-sp}{—}$	$\frac{rr-sol}{—}$	$\frac{rr-sol}{—}$
<i>Plantago media</i>	$\frac{sol}{—}$	$\frac{un}{—}$	$\frac{un}{—}$	$\frac{rr}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{rr-sol}{—}$

Примечание. Здесь и в табл. 7: в числителе — численное обилие (по шкале Уранова-Друде), а в знаменателе — проективное покрытие (%); юв — ювенильные особи.

Эталон колосняково-типчакового луга приурочен к высокостолбчатому солонцу с мощностью надстолбчатого горизонта 3 см. Здесь иссушение верхнего горизонта шло быстрее, и было более интенсивным, чем на другом объекте (табл. 4). При этом между столбами столбчатого горизонта образовались широкие трещины, по которым влага осадков «проваливалась» в нижележащие горизонты (табл. 4). В этих условиях глубокоукореняющиеся виды (*Leymus paboanus*, *Phragmites australis*, *Limonium gmelini*) визуально не реагировали на флуктуации увлажнения почвы, а у остальных видов при иссушении верхних горизонтов почвы усыхали нижние листья побегов, но конусы их роста сохраняли жизнеспособность (табл. 5). В засуху следующего, 1952 г. *Galatella biflora*, *Carex praecox*, *Achillea millefolium* и *Festuca sulcata*, а также глубокоукореняющиеся виды сохранили свое численное обилие, а менее засухоустойчивые *Hordeum brevisubulatum*, *Poa angustifolia* и *Artemisia laciniata* его заметно снизили (табл. 6).

Таблица 4

Динамика послойного содержания доступной растениям влаги в почве колосняково-типчакового луга в течение сезона вегетации 1951 г.  
(в % от веса абсолютно сухой массы)

Глубина, см	Дата						
	15 V	12 VI	30 VI	23 VII	16 VIII	3 IX	13 IX
0-3	9	0(— 8)	38	0(—6)	0(—0.5)	0(—5.5)	0
3-17	25	5	3	0.5	3	0(—3)	0
17-30	14	13	5.5	5.5	8	0(—1)	0
30-45	18	н. д.	14	10	10	н. д.	1
45-60	н. д.	17	12	11	н. д.	2	0.5

Примечание. Отрицательные числа в скобках показывают, на сколько весовых процентов влажность ниже влажности завядания; н. д. — нет данных.

Таблица 5

Реакция видов колосняково-типчакового луга на флуктуации увлажнения в течение засухи 1951 г.

Вид	18 V	17 VI	9 VII	14 VIII	20 IX
<i>Leymus paboanus</i>	Признаков усыхания нет	У части побегов пожелтение окончаний листьев	Признаков усыхания нет	Увядание побегов	Нижние листья побегов свернулись и засыхают
<i>Festuca sulcata</i>	То же	Листья наполовину усохли (зеленые лишь основания)	Полное «выгорание» листовых пластинок	Отросшие верхушечные листья приобрели синевато-сизоватую окраску	Без существенных изменений
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	» »	Увядание листьев	Подсыхание листьев	Побеги имеют лишь по одному зеленому листу	То же
<i>Phragmites australis</i>	» »	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Побеги засохли
<i>Poa angustifolia</i>	» »	Усыхание листьев	Без существенных изменений	У побегов нижние листья сухие, а верхние, отросшие — зеленые	Без существенных изменений
<i>Carex praecox</i>	» »	Листья вдоль свернуты, окончания их засыхают	То же	То же	Листья почти засохли, но у основания зеленые
<i>Achillea millefolium</i>	» »	У розеток нижние листья засохли, верхние — увядают	Листья розеток свертываются (засохли)	Появление в розетках новых молодых зеленых листьев	Увядание появившихся листьев
<i>Artemisia laciniata</i>	» »	Усыхание нижних листьев	Полное усыхание нижних листьев и легкое увядание верхних листьев	Без существенных изменений	Без существенных изменений
<i>Galatella biflora</i>	» »	У побегов 2—4 нижних листа засохли, остальные (22—26) — увядают	Увядание и скручивание листьев	Нижняя половина стеблей голая вследствие опадения листьев	Лишь у части побегов верхушечные листья еще живы, остальные побеги засохли полностью
<i>Limonium gmelini</i>	» »	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Признаков усыхания нет	Листья желто-красные, но у основания — зеленые



Таблица 6

Динамика численного обилия и проективного покрытия видов колосняково-типчакового луга в период с 1951 по 1956 г.

Вид	Год					
	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Высота травостоя, см	8	16	10	16	9.5	13
Покрывтие травостоя, %	45	10	17	61	14	58
<i>Leymus paboanus</i>	$\frac{\text{cop}_3}{15}$	$\frac{\text{cop}_3}{4}$	$\frac{\text{cop}_3}{8}$	$\frac{\text{cop}_3}{8}$	$\frac{\text{cop}_3}{10}$	$\frac{\text{cop}_3}{22.5}$
<i>Festuca sulcata</i>	$\frac{\text{cop}_3}{12.5}$	$\frac{\text{cop}_3}{4}$	$\frac{\text{cop}_3}{5}$	$\frac{\text{cop}_3}{20}$	$\frac{\text{cop}_3}{3.5}$	$\frac{\text{cop}_3}{32.5}$
<i>Hordeum brevisubulatum</i>	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{—}$	$\frac{\text{sol}}{—}$	$\frac{\text{sol}}{—}$	$\frac{\text{sp}}{—}$	$\frac{\text{cop}_1}{—}$	$\frac{\text{cop}_{1-2}}{—}$
<i>Phragmites australis</i>	$\frac{\text{sol}}{—}$	$\frac{\text{sp}}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{\text{sol-sp}}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{—}{—}$
<i>Poa angustifolia</i>	$\frac{\text{cop}_{1-2}}{—}$	$\frac{\text{sp-cop}_1}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{—}$	$\frac{\text{sol}}{—}$	$\frac{\text{cop}_1}{—}$
<i>Carex praecox</i>	$\frac{\text{cop}_2}{5}$	$\frac{\text{cop}_2}{—}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{21}$	$\frac{\text{cop}_3}{17}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{—}{—}$
<i>Achillea millefolium</i>	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{1}$	$\frac{\text{cop}_3}{—}$	$\frac{\text{cop}_2}{—}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{3}$	$\frac{\text{sol-sp}}{—}$	$\frac{\text{cop}_1}{0.2}$
<i>Artemisia laciniata</i>	$\frac{\text{Sp-cop}_1}{0.5}$	$\frac{\text{rr}}{—}$	$\frac{\text{sol}}{—}$	$\frac{\text{sp-cop}_1}{—}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{\text{sol}}{—}$
<i>Galatella biflora</i>	$\frac{\text{cop}_2}{1}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{1}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{1}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{3}$	$\frac{\text{sol-sp}}{—}$	$\frac{\text{sol-sp}}{—}$
<i>Limonium gmelini</i>	$\frac{\text{rr}}{—}$	$\frac{\text{rr}}{—}$	$\frac{\text{rr}}{—}$	$\frac{\text{rr}}{—}$	$\frac{\text{sp}}{0.1}$	$\frac{\text{sp}}{—}$
<i>Veronica spicata</i>	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{5}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{0.7}$	$\frac{\text{cop}_{2-3}}{1}$	$\frac{\text{cop}_3}{3}$	$\frac{—}{—}$	$\frac{\text{sp}}{—}$

## Ситуация 1953 года

Майские атмосферные засухи 1951 и 1952 гг. благоприятствовали дружному отрождению автохтонных нестатных саранчовых, но летнее выгорание травостоя лимитировало их численность (Куркин, Стебаев, 1959). В 1953 г. условия для размножения саранчовых оказались оптимальными: майская атмосферная засуха при практическом отсутствии заморозков способствовала дружному и полному их отрождению, а обильные осадки в июне, провоцируя побегообразование трав, обеспечили отродившихся саранчовых обильным и сочным кормом. В этих условиях к началу августа численность саранчовых на лугах составляла сотни особей на 1 м<sup>2</sup>. При этом преобладали *Chorthippus longicomis* (конек короткокрылый), *C. biguttulis* (конек изменчивый) и *C. albomarginatus* (кобылка белополосая). В 1954 г. крайне холодный май (6 °С при норме 12 °С)

был неблагоприятен для отрождения саранчовых — их численность на лугах снизилась в среднем до 10 экз. на 1 м<sup>2</sup>. В 1955 г. губительными для отрождения саранчовых оказались сильные заморозки в конце мая. В последующие годы, при обилии осадков, численность саранчовых не превышала 1 особи на 1 м<sup>2</sup>.

Основными кормовыми растениями для сибирских нестадных саранчовых являются злаки. Засушливой весной 1953 г. отродившиеся саранчовые первоначально повреждали уже отросшие побеги злаков. При этом предпочтение они отдавали узколистым злакам, а из широколистных — видам с более нежными листьями (*Bromopsis inermis*, *Hordeum brevisubulatum*, *Elytrigia repens*).

Груболистные злаки (*Calamagrostis epigeios*, *Leymus paboanus*, *Phragmites australis*), а также осоковые и бобовые повреждались в меньшей степени. Разнотравье (за исключением *Iris ruthenica* и *Plantago media*) саранчовыми не повреждалось (Куркин, Стебаев, 1959). Выпавшие в июне осадки провоцировали появление новых побегов у мезофильных злаков и *Calamagrostis epigeios*, которые полностью поедались саранчовыми по мере их появления. Это провоцировало отрастание у данных видов новых, «аварийных», побегов, также уничтожаемых саранчовыми. Результатом этого явилось резкое снижение проективного покрытия злаков в следующем (1954) г., в целом благоприятном для роста трав, по сравнению с засушливым 1952 г.: на вейниково-коротконожково-разнотравном лугу — в 40 раз, на вейниково-солонечниково-девясиле — в 3 раза (табл. 7). Сам *Calamagrostis epigeios* при этом уменьшил свое проективное покрытие более чем в 3 раза (табл. 8). Напротив, на колосняково-типчаковом лугу проективное покрытие злаков за тот же срок возросло в 2 раза (табл. 7), а самого *Festuca sulcata* — в 5 раз (табл. 8). Разнотравье, не повреждаемое саранчовыми, почти на всех типах лугов за тот же срок увеличило свое проективное покрытие в несколько раз (табл. 7). Исключение составил лишь колосняково-типчаковый луг (табл. 7).

#### Ситуация 1954—1955 года

Благоприятные условия произрастания в 1954 г. оказались для трав провокационными, поскольку весной следующего (1955) года наступила жесточайшая засуха: в мае и июне осадков практически не было. От этого наиболее пострадали виды, интенсивно разраставшиеся в предыдущем (1954) г. Так, разнотравье, разросшееся в 1954 г., «пострадало» от этой засухи сильнее, чем злаки (табл. 7).

Степень изреживания одних и тех же видов на различных почвах была различной. Так, на луговой карбонатной почве (колосняково-солонечниковый луг — бывший солонечниково-коротконожковый) *Galatella biflora*, *Achillea millefolium* и *Artemisia laciniata* от засухи «пострадали» мало, а *Carex praecox* вообще не пострадал (табл. 3). В отличие от этого на высокостолбчатом солонце (колосняково-типчаковый луг) действие засухи 1955 г. на эти виды было катастрофическим: у *Galatella biflora*, *Achillea millefolium* и *Artemisia laciniata* «уцелели»

лишь единичные особи, а *Carex praecox*, особо интенсивно разраставшийся в 1954 г., погиб полностью (табл. 6). Однако для *Festuca sulcata* и *Leymus paboanus* последствие засухи 1955 г. здесь было не отрицательным, а положительным (табл. 6).

Таблица 7

Динамика суммарного проективного покрытия (%) злаков (числитель) и разнотравья (знаменатель) в травостоях различных типов лугов в период с 1951 по 1956 г.

Тип луга	Год					
	1951	1952	1953	1954	1955	1956
Остепненно-солонцовые луга						
Колосняково-мелкоразнотравно-типчаковый	н. д.	$\frac{4,5}{13}$	$\frac{5}{38}$	$\frac{11}{57}$	$\frac{7}{6}$	$\frac{34}{13}$
Колосняково-типчаковый	$\frac{28}{12}$	$\frac{13}{2}$	$\frac{13}{2}$	$\frac{28}{9}$	$\frac{14}{0,6}$	$\frac{56}{0,5}$
Настоящие луга						
Коротконожково-вейниково-разнотравный	н. д.	$\frac{4}{13}$	$\frac{1}{49}$	$\frac{0,1}{46}$	$\frac{0,1}{22}$	н. д.
Колосняково-вейниково-солонечниковый (б. коротконожковый)	$\frac{21}{14}$	$\frac{16}{12}$	$\frac{7}{26}$	$\frac{9}{60}$	$\frac{3}{7}$	$\frac{16}{34}$
Вейниково-солонечниково-девясильный	$\frac{17}{14}$	$\frac{21}{16}$	$\frac{5}{20}$	$\frac{7}{62}$	$\frac{6}{30}$	$\frac{7}{49}$
Бывшие красноовсяницевые (ср. данные)	$\frac{42}{27}$	$\frac{7}{31}$	$\frac{2}{39}$	$\frac{2}{49}$	$\frac{4}{32}$	$\frac{13}{48}$

Таблица 8

Динамика проективного покрытия (%)

*Calamagrostis epigeios* и *Festuca sulcata* в 1952—1954 гг.

Год	<i>Calamagrostis epigeios</i> (вейниково-солонечниково-девясильный луг)	<i>Festuca sulcata</i> (колосняково-типчаковый луг)
1952	20	4
1953	5	5
1954	6	20

### Заключение

Сущность провокационных ситуаций заключается во взаимодействии стимулирующих и летально-повреждающих факторов: первые — провоцируют активность меристем (спящих почек, точек роста), рост молодых побегов и особей, а вторые — их уничтожают. Поэтому «спровоцированные» виды катастрофически изреживаются. Виды, «уклоняющиеся» от провоцирующих воздействий, и виды, не подверженные негативным воздействиям, при этом разрастаются, получая преобладание в ценозах. В связи с этим провокационные ситуации могут скачкообразно ускорять сукцессии (например, превращение бывшего коротконожкового луга в колосняково-солонечниковый).

Рассмотренные провокационные ситуации являются климатогенными. Исключение составляет ситуация 1953 г., в которой провоцирующим является климатогенный фактор (обилие осадков в июне), а повреждающим — зоогенный (саранчовые).

### Литература

- Культиясов И. М. Экология растений. М., 1982.
- Куперман И. А. К построению принципиальной схемы саморегуляции темпов накопления биомассы у наземных растений // Рост, развитие и устойчивость растений. Ч. 2. Новосибирск, 1969.
- Куркин К. А. Факторы замкнутости луговых биогеоценозов // Естественные кормовые угодья СССР. М., 1966.
- 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. Закон минимума и факторы, лимитирующие продуктивность луговых фитоценозов // Экология. 1996. № 5.
- Куркин К. А. Оценка засухоустойчивости травянистых многолетников в Барабинской лесостепи и Окской пойме // Бот. журн. 2004. Т. 89. № 4.
- Куркин К. А. Анализ провокационных ситуаций для травянистых многолетников на лугах Барабинской лесостепи // Бот. журн. - 2007. - Т. 92. № 8.
- Куркин К. А. Прямое и опосредованное действие азотных удобрений на растительность лугов

Окской поймы // Бюл. МОИП. Отд. биол., 2011. Вып. 5.

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

Уранов А. А. О методе Друде // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1935. Т. 44. Вып. 1—2.