

МОНИТОРИНГ ЛУГОВЫХ ЭКОСИСТЕМ

(климатогенная динамика лугов)

При мониторинге луговых фитоценозов полностью игнорируется динамика (климатогенная) почвы, и приуроченная к ней подземная часть фитоценозов.

В противоположность этому - мониторинг луговых экосистем ставит своей задачей проследить одновременное изменение всех частей луговых экосистем и таким образом выявить реальные механизмы их климатогенной динамики.

Перед началом такого мониторинга необходимо изучение почвенного профиля. При описании почвенного разреза кроме обычно выделяемых почвоведомы горизонтов и их особенностей, необходимо особое внимание уделить распределению по этим горизонтам подземной части фитоценозов:

- 1) наличие дернины, ее мощность и плотность;
- 2) наличие корневищ, глубина их расположения и наличие их ярусности;
- 3) наличие стержневых корней, уходящих вертикально вглубь почвы и наличие мочковатых корней, использующих каналы отмерших стержневых корней для своего проникновения вглубь.

При экосистемном мониторинге необходим учет динамики уровня почвенно-грунтовых вод и послойной влажности корнеобитаемого слоя. В поймах рек необходим ежегодный учет режима паводков.

Что касается показателей мониторинга химизма почв, то они определяются экологическим типом лугов. Так при обилии в травостоях нитратофилов необходимо вести учет динамики нитратов, как под травостоями, так и на паровых площадках, а на луговых солончаках с преобладанием галофитов – динамики солевого режима в почве (послойно) и в почвенно-грунтовых водах.

Важным экологическим фактором, но трудно поддающимся непосредственному измерению является степень аэрации почвы. Визуальным свидетельством полного анаэробизиса того или иного слоя почвы является его оглеение. В большинстве случаев оно наиболее широко проявляется в конце многолетних периодов обилия осадков, а сводится к минимуму в конце многолетних засушливых периодов (Куркин 1976, 2009 и др.)

В надземной части экосистемы для каждого компонента фитоценоза ежегодно учитывается кроме проективного обилия также численное обилие генеративных побегов и высота вегетативных и генеративных побегов.

Анализ материалов мониторинга начинается с почвенного разреза, на основе которого определяется общая мощность корнеобитаемого слоя и его ярусность, если она имеется.

При наличии двух ярусов почвенный профиль (корнеобитаемый) разделяется на две части (верхнюю и нижнюю), а при наличии трех ярусов – на три части (верхнюю, среднюю и нижнюю). В последнем случае компоненты фитоценоза распределяются по этим ярусам: мелкоукореняющиеся относятся к верхнему ярусу, среднеукореняющиеся - к среднему ярусу, и глубокоукореняющиеся - к

нижнему ярусу.

Потенциальную глубину укоренения трав можно получить из литературных данных (Голубев, 1962 и др.). О реальной (в условиях объекта мониторинга) глубине укоренения компонентов свидетельствует их реакция на климатогенные изменения увлажнения. Мелкоукореняющиеся виды трав реагируют непосредственно: в засуху они снижают свое проективное обилие, а при выпадении осадков - разрастаются.

В отличие от этого глубокоукореняющиеся виды трав на засуху или не реагируют или даже разрастаются (благодаря улучшению аэрации их корнеобитаемого слоя). А при обильном увлажнении почвы они изреживаются. Исключение составляют гидрофиты – аэраторы, обладающие корневой аэренхимой.

Для корневищных компонентов верхняя граница корнеобитаемого слоя равна глубине залегания их корневищ, поскольку отходящие от них корни направлены вертикально вниз.

Анализ динамики травостоя начинается с изучения динамики его количественных и качественных показателей.

К количественным интегральным показателям относится урожайность, проективное покрытие и высота травостоя. Притом динамика общего проективного покрытия отражает динамику затенения, а динамика проективного покрытия дернообразующих видов – динамику степени задернения.

Качественным интегральным показателем является соотношение в травостое основных экологических типов. Динамика этого соотношения отражает динамику протекающих в почве процессов.

Анализ динамики компонентов фитоценоза (травостоя) имеет особенности, поскольку фиксируется не одним, а четырьмя показателями, два из которых характеризуют ценопопуляцию (проективное обилие и численное обилие генеративных побегов), а два других - побеги (высота вегетативных и генеративных побегов). Динамика этих показателей рассматривается не изолированно друг от друга, а синхронно. Это облегчает выявление взаимосвязей их динамики.

В высоких и сомкнутых травостоях высота побегов определяет степень затенения (Куркин, 2011, 2012).

Из динамики синхронной совокупности складывается поведение (тактика) вида. Но оно рассматривается не вообще, а в связи с синхронной ситуацией в его корнеобитаемом слое и в травостое. Эти экологические ситуации могут быть неоднозначными для вида. На благоприятные ситуации вид реагирует положительно, а на неблагоприятные либо адаптивно, либо инадаптивно (гибельно).

Если ситуации для вида в подземной и надземной сферах не однозначны – вид реагирует на более для него существенные изменения.

Климатогенно благоприятные для вида ситуации чередуются с неблагоприятными. Если неблагоприятная ситуация сменяется благоприятной, то в итоге вид реагирует разрастанием. Если же наоборот - благоприятная ситуация сменяется неблагоприятной, то вид изреживается или даже

полностью гибнет (Куркин, 2005).

Эдификаторы (или эдификаторные синузии) в своей динамике хотя и предопределяются климатогенной динамикой экотопа, но и сами вносят в режим экотопа существенные изменения за счет корневой десукции влаги, перехвата нисходящего потока нитратов и кислорода, или наоборот пополнение потока нитратов и проведения кислорода вглубь почвы. На заключительном этапе производится "сборка" (синтез) динамики экосистемы как целого.

В качестве примера привожу экосистемный анализ климатогенной динамики двух лугов. Их экосистемный мониторинг проводился в Барабинской лесостепи на территории землепользования Убинской опытно-мелиоративной станции с 1948 по 1960 гг. В прилагаемой "климатограмме" представлена динамика осадков и температура по месяцам 13-летнего периода мониторинга. По каждому типу луга по годам мониторинга приводятся суммы осадков за вегетационные периоды(май-сентябрь) в увязке с динамикой уровня почвенно-грунтовых вод (рис.1).

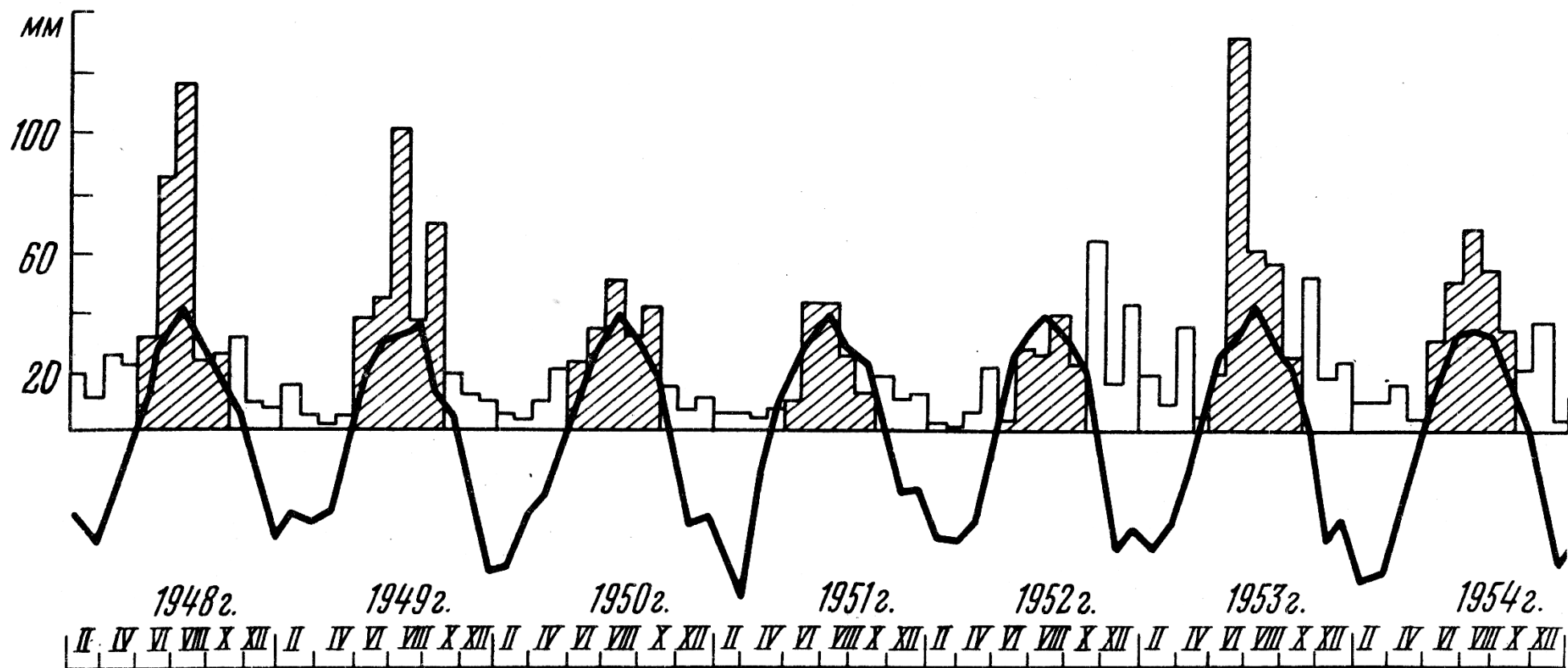
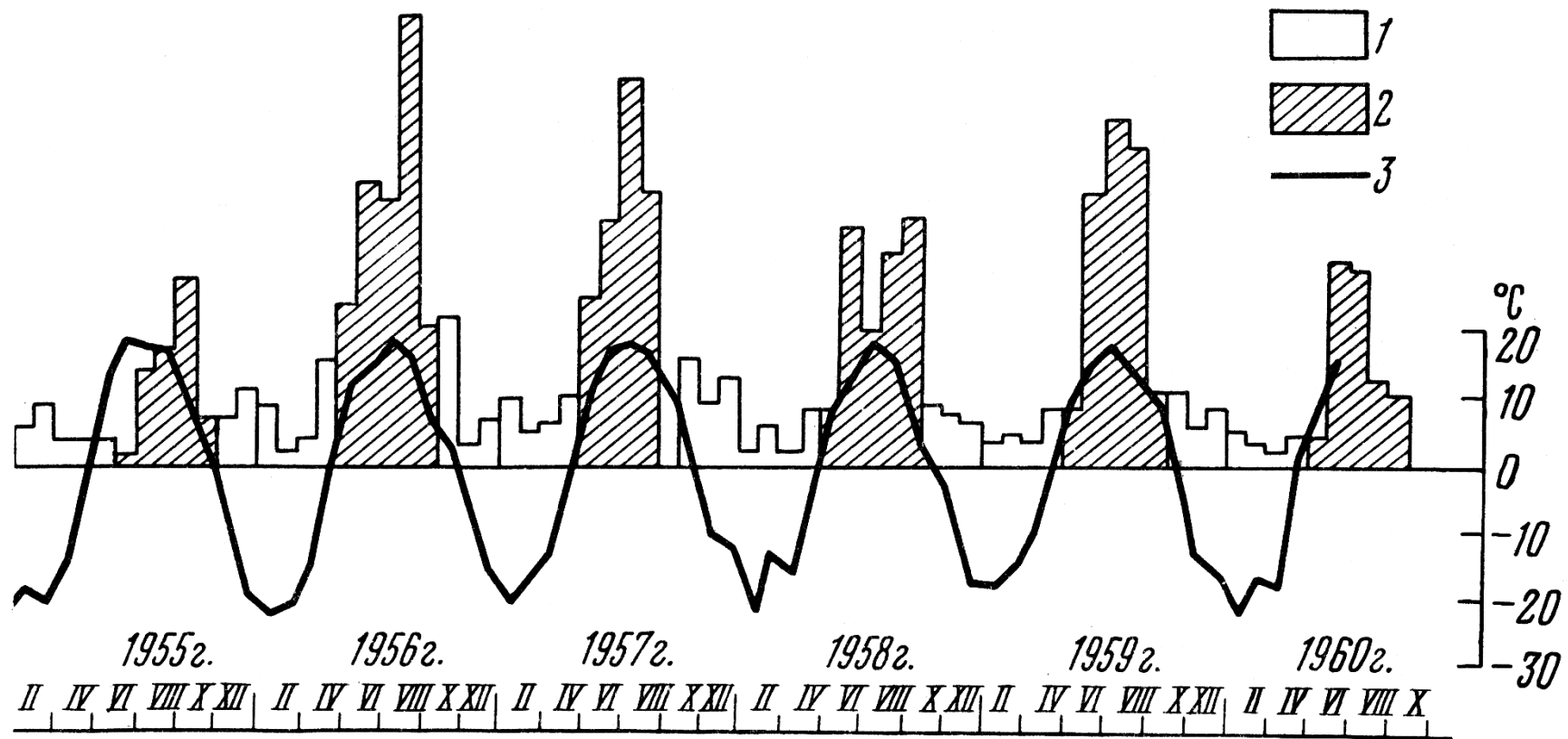


Рис. 1. Изменения климатических факторов в Барабинской лесостепи за период 1948–1960 гг. по данным Убинской метеостанции

1 – осадки за вегетацию (V–IX); 2 – осадки в отсутствие вегетации (X–XII, I–IV); 3 – среднемесячная температура воздуха



ЭКОСИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ КЛИМАТОГЕННОЙ ДИНАМИКИ ТРОСТЯНКОВО-ТРОСТНИКОВО-ДЕРНИСТОСОКОВОГО ЛУГА, РАСПОЛОЖЕННОГО В СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ УБИНСКОГО ЗАЙМИЩА

Почва этого луга торфянисто-болотная слабо солончаковатая с 25-сантиметровым слоем торфа. Торф иловатый (20% минеральных частиц), сильно разложившийся (степень разложения 70%), вскипающий с HCl и подстилаемый сильно оглеенной (в 1948 г.) глиной, бурно вскипающей с HCl.

ДИНАМИКА ВЕДУЩИХ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ

Мониторинг начат на 3-й год периода с обилием осадков. Начало этому периоду положил 1946 г., когда за вегетационный период (май-сентябрь) выпало 459 мм осадков при среднемноголетней норме 252 мм. И хотя в последующие годы этого периода количество осадков не намного превышало норму (1947 - 270, 1948 - 272, 1949 - 290 мм), в 1948 г. все лето вода стояла выше поверхности на 7-13 см.

За периодом обилия осадков наступил шестилетний засушливый период. Первый его год (1950) был умеренно засушливым (179 мм). При этом верховодка опустилась на глубину 25 см.

Следующие два года были резко засушливые (1951 - 137 и 1952 - 117 мм). В итоге верховодка опустилась на глубину 150 см.

В 1953 г. было осадков немного больше нормы (286 мм), а в 1954 - немного меньше нормы (231 мм). Они увлажняли лишь слой торфа и активизировали нитрификацию в его верхнем слое.

1955 г. был аномально засушливым: за вегетацию выпало 128 мм, причем в мае и июне осадков практически не было. При этом уровень верховодки снизился до 174 см от поверхности, а в почвенном профиле образовались две зоны максимального иссушения: верхняя, приуроченная к верхней части торфяного слоя (за счет непосредственного иссушения), и нижняя - ниже слоя торфа, куда осадки не проникали все годы засушливого периода и шло постепенное иссушение за счет корневой десукции.

1956 г. положил начало четырехлетнему периоду обилия осадков. За вегетацию выпало 382 мм осадков. Хотя к концу июля верховодка поднялась до 114 см от поверхности, но влажность торфа оставалась невысокой (табл. 1). Это, видимо, связано с тем, что промачивание влаги вниз шло не диффузно, а струйчато. Нитрификация в торфе продолжалась, но часть нитратов промывалась вниз.

В 1957 г. за вегетацию выпало 317 мм осадков и слой торфа оказался в конце июля насыщенным влагой почти до предела (табл. 1). Нитрификация при этом оказалась подавленной. Об этом свидетельствовало наличие лишь следов нитратов и под растительностью и на паровой площадке (табл. 2).

В 1958 г. выпало за вегетацию лишь немногим больше нормы - 261 мм осадков. При том в июле был дефицит осадков (39 мм при норме 68 мм). В связи с этим влажность торфа заметно снизилась

(табл. 1), а естественная нитрификация в его верхней части возобновилась. О последнем свидетельствовало накопление небольшого количества нитратов на паровой площадке (табл. 2).

Таблица 1

Динамика послойной влажности (% от веса абсолютно сухой почвы) тростяново-тростниково-дернистоосокового луга в годы обилия осадков

Глубина, см	Годы (и даты)			
	1956	1957	1958	1959
	29.VII	18.VIII	8.VIII	7.VIII
0 – 5	228	448	342	520
5 – 20	170	394	292	173
20 – 40	68	74	73	51
40 – 60	30	36	-	34
60 – 80	29	32	33	-
80 - 100	27	-	30	-

Таблица 2

Динамика нитратов (мг/кг почвы) в слое 0-20 см почв различных типов лугов под растительностью (числитель) и на паровых площадках (знаменатель) в годы повышенного увлажнения

Тип луга	1957	1958	1959
Колосняково-солонечниково-корнутоподорожниковый	<u>Следы</u> 4,1	<u>Следы</u> 48,8	<u>Следы</u> 10,0
Бескильницево-ячменевый	<u>Следы</u> 18,1	<u>Следы</u> 12,0	<u>Следы</u> 0,1
Ячменево-галофитноразнотравный	<u>Следы</u> 14,5	<u>Следы</u> 21,7	<u>Следы</u> 10,0
Незамечаемейниково-лисохвостный	<u>Следы</u> 12,9	<u>Следы</u> 16,0	<u>Следы</u> 12,6
Тростяново-тростниково-дернистоосокового	<u>Следы</u> Следы	<u>7,8</u> 5,2	<u>0,8</u> Следы

Однако в почве под растительностью, несмотря на поглощение ею большого количества нитратов, их накопилось больше (табл. 2). Это, видимо, было связано с разрастанием гидрофита *Scolochloa festucacea*, стимулирующего нитрификацию в нижней части торфяного слоя.

В 1959 г. за вегетацию выпало, как и в 1957 г., 317 мм осадков. Но при этом переувлажненным оказались лишь верхние 5 см торфа, тогда как в нижележащей части торфа влажность оказалась даже

ниже, чем в 1956 г. (табл. 1). Это было связано с интенсивной корневой десукцией гидрофитом *Scolochloa festucacea*, корнеобитаемый слой которой располагается ниже 10 см от поверхности. Нитрификация в переувлажненной верхней части торфа при этом прекратилась, о чем свидетельствовали лишь следы нитратов на паровой площадке (табл. 2). Тем не менее под мощной растительностью, поглощающей много нитратов, имелся небольшой избыток нитратов (табл. 2). Это свидетельствует об интенсивной нитрификации в нижней части торфа, аэрируемой *Scolochloa festucacea*.

Как показывают данные табл. 2, на лугах с минеральными почвами, в противоположность торфянистому лугу, на паровых площадках в те же годы накапливаются нитраты, а под растительностью нитраты не накапливаются.

В 1960 г. за период роста трав (май-июль) осадков выпало немного меньше нормы (137 при норме 148 мм). Это должно было "оживить" нитрификацию в верхней части торфяного слоя. Но ниже в корнеобитаемом слое *Scolochloa festucacea* в связи с ее катастрофическим изреживанием интенсивность нитрификации резко упала.

ДИНАМИКА ИНТЕГРАЛЬНЫХ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ФИТОЦЕНОЗА

При экосистемном подходе целесообразно интегральные показатели луговых фитоценозов разделить на количественные и качественные. К количественным показателям относим высоту травостоев, их проективное покрытие и урожайность, а к качественным - соотношение в травостоях основных экологических типов.

Как показывают данные табл.3, высота травостоя рассматриваемого фитоценоза за период мониторинга изменялась весьма резко. Максимальной она была в исходном 1948 году (95 см) и в заключительном 1960 году (102 см), а резко выраженный минимум был в аномальную засуху 1955 года (28 см), когда за период роста трав осадков практически не было.

Проективное покрытие травостоя более устойчиво, чем его высота.

Так в 1950, 1954 и 1959 гг. общее проективное покрытие было близко к максимально возможному (соответственно 95, 98 и 99), а минимально - в 1952 году (60). Проективное покрытие дернообразующих видов было стабильно высоким (выше 50%), но в 1955 году от весеннего пала «пострадала» осока дернистая, снизив свое проективное покрытие. Динамика общего покрытия характеризует динамику затенения, а динамика проективного покрытия дернообразующих видов - динамику задернения.

Максимум урожайности был в 1959 году (60 ц/га), а минимум - в 1955 году (17 ц/га).

Таблица 3

Динамика количественных показателей травостоя

Год	Показатели		
	Высота, см	Проективное покрытие, %	Урожай сена, ц/га
1948	95	80 (55)	45
1950	70	95 (н.д.)	55
1951	55	80 (н.д.)	н.д.
1952	55	60 (н.д.)	н.д.
1953	55	78 (н.д.)	40
1954	65	98 (51)	53
1955	28	70 (30,1)	17
1956	36	79 (30,5)	29
1957	47	85 (32)	45
1958	70	94 (39)	58
1959	78	99 (53)	60
1960	102	87 (43)	н.д.

Примечание: н.д. – нет данных. В графе "Проективное покрытие" вне скобок -общее покрытие, а в скобках - проективное покрытие дернообразующих видов.

В данном фитоценозе нами было выделено 4 качественно различных экологических типа: гидрофиты-аэраторы (гелофиты), нитратофилы, бобовые и "прочие". Гидрофиты-аэраторы характеризуются не только тем, что для них оптимально переувлажнение почв, но также и тем, что благодаря развитой у них аэренхиме они аэрируют корнеобитаемый ими слой почвы (Куркин, 1954, 1967). В рассматриваемом фитоценозе к ним относятся: *Phragmites australis*, *Scolochloa festucacea*, *Carex caespitosa*, *C. acutiformis*. Имеются данные, что злаковые гидрофиты-аэраторы (*Phragmites* и *Scolochloa festucacea*) обладают более высокой аэрирующей способностью, нежели осоковые (Куркин, 1967). Но в данном фитоценозе корнеобитаемый слой *Phragmites* располагается ниже слоя торфа. Поэтому основным аэратором торфяного слоя в нем является *Scolochloa*.

Нитратофилы при обилии в почве нитратов не только накапливают их в своих тканях, но и эффективно используют для интенсификации ростовых процессов, синтеза хлорофилла и повышения осмотического потенциала, повышая тем самым свою конкурентоспособность, теневыносливость и засухоустойчивость (Куркин, Тихоненко, 1958; Куркин 1964 а, 2004; Kurkin, 1977). К ним в рассматриваемом фитоценозе относятся *Cirsium arvense*, *Mulgedium sibiricum*, *Sonchus arvensis*, *Saussurea amara*.

Бобовые обеспечиваются азотом симбиотрофно, но остро нуждаются в калии и фосфоре. Однако в конкуренции за них бобовые явно уступают злакам. Поэтому в луговых ценозах при обилии в почве нитратов они изреживаются, а при их дефиците - разрастаются (Куркин 1998, и др.). В данном ценозе к ним относятся *Lathyrus palustris* и *Vicia crassa*.

К категории "прочих" отнесены виды, которые не являются ни аэраторами, ни нитратофилами, ни бобовыми. Таковы *Calamagrostis neglecta*, *Cnidium dubium*, *Thalictrum simplex*.

Кроме вышеперечисленных постоянных компонентов фитоценоза в нем в отдельные годы или периоды лет в незначительном обилии встречались виды, которые мы относим к категории эпизодических.

Как показывают данные табл. 4, в исходном 1948 году гидрофиты-аэраторы имели полное преобладание (77% проективного покрытия). Остальные экологические типы имели незначительное обилие. «Спасаясь» они встречались лишь в качестве "поселенцев" на отмирающих кочках осоки дернистой (субсенильных и сенильных).

В годы засушливого периода обилие гидрофитов-аэраторов снижалось и в аномально засушливом 1955 году снизилось до минимума (34,6%). В последующие три года обильного увлажнения (1956, 1957 и 1958) восстановление обилия их было крайне замедленным /соответственно 41, 43 и 47%). Но в 1959 году их обилие взрывообразно "взлетело" до предельного максимума (113%).

Обилие нитратофилов за годы засушливого периода возросло до 30% и на этом уровне держалось по 1958 год включительно, варьируя в пределах от 36 до 26%.

Бобовые имели незначительное обилие за время мониторинга за исключением двух первых лет обилия осадков (табл.4).

Таблица 4

Динамика качественного состава тростяково-тростниково-дернистоосокового луга

Экологический тип видов	Год							
	1948	1954	1955	1956	1957	1958	1959	1960
Гидрофиты-аэраторы	77	63	34,6	38	43,5	74	113	93
Нитратофилы	sol	33	30	36,5	36	26	20	11
Бобовые	rr	rr	cop ₁	7	2,5	sp	sol	1
Прочие	4	9	11	14	11	8,5	8,5	6

ДИНАМИКА КОМПОНЕНТОВ ФИТОЦЕНОЗА

Наличие по каждому виду ежегодных данных по проективному обилию, численному обилию и

высоте вегетативных и генеративных побегов позволило оценить динамику затенения побегов. Ориентировочно она принималась равной сумме проективных обилий видов, вегетативные побеги которых более чем на 10 см превышали высоту побегов данного вида.

Целью системного анализа динамики видов является познание их поведения как системы. Для этого необходим анализ динамики не отдельных параметров в изоляции друг от друга, а синхронных совокупностей основных параметров. С этой целью в табл. 5 для каждого вида по годам в знаменателе представлено его проективное обилие, в числителе - высота его вегетативных побегов, а рядом с этой дробью - степень их затенения. В табл. 6 соответственно в знаменателе – число генеративных побегов на 100 м^2 , в числителе - высота генеративных побегов и рядом с этой дробью - степень их затенения.

Особый интерес представляет динамика поведения гидрофитов-азраторов и нитратофилов.

Таблица 5

Динамика компонентов тростяново—тростниково—дернистоосокового фитоценоза: проективного покрытия, высоты вегетативных побегов и степени их затенения

Вид	Год															
	1948		1954		1955		1956		1957		1958		1959		1960	
<i>Calamagrostis neglecta</i>	$\frac{94}{4}$	18	$\frac{40}{0,7}$	95	$\frac{33}{0,1}$	35	$\frac{35}{\text{cop}_1}$	38	н.д. cop ₁	н.д.	$\frac{60}{2}$	46	$\frac{50}{0,5}$	121	н.д. sp	н.д.
<i>Phragmites australis</i>	$\frac{140}{18}$	0	$\frac{99}{7}$	0	$\frac{68}{0,5}$	0	$\frac{70}{0,5}$	0	$\frac{85}{0,5}$	11	$\frac{100}{5}$	30	$\frac{125}{10}$	0	$\frac{143}{38}$	0
<i>Scolochloa festucacea</i>	$\frac{95}{4}$	18	$\frac{80}{5}$	7	$\frac{55}{4}$	0	$\frac{75}{10}$	0	$\frac{95}{11}$	0	$\frac{113}{3}$	8	$\frac{102}{50}$	10	$\frac{117}{10}$	38
<i>Carex acutiformis</i>	$\frac{80}{5}$	22	$\frac{65}{1}$	12	$\frac{30}{0,1}$	34	$\frac{37}{2,5}$	37	н.д. 4	н.д.	$\frac{78}{6}$	35	$\frac{74}{18}$	60	$\frac{97}{15}$	48
<i>Carex caespitosa</i>	$\frac{90}{50}$	18	$\frac{60}{50}$	11	$\frac{45}{30}$	4	$\frac{55}{25}$	14	н.д. 28	н.д.	$\frac{62}{33}$	46	$\frac{65}{35}$	71	$\frac{95}{30}$	48
<i>Lathyrus palustris</i>	$\frac{20}{\text{гг}}$	77	н.д. гг	н.д.	н.д. sp	н.д.	$\frac{37}{2}$	39	н.д. 0,5	н.д.	$\frac{78}{\text{sol}}$	35	$\frac{74}{\text{sp}}$	68	$\frac{67}{1}$	93
<i>Vicia cracca</i>	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{33}{\text{sp}}$	34	$\frac{39}{5}$	35	н.д. 2	н.д.	$\frac{65}{\text{sol}}$	46	$\frac{77}{\text{sol}}$	60	$\frac{75}{\text{sol}}$	93
<i>Cirsium arvense</i>	н.д. гг	н.д.	$\frac{77}{\text{cop}_1}$	7	$\frac{20}{\text{cop}_1}$	35	$\frac{40}{1}$	38	н.д. sp	н.д.	$\frac{70}{2}$	35	$\frac{82}{2}$	60	$\frac{45}{\text{sp}}$	99
<i>Cnidium dubium</i>	н.д. гг	н.д.	$\frac{33}{8,5}$	62	$\frac{13}{10}$	35	$\frac{21}{10}$	40	$\frac{30}{5}$	40	$\frac{40}{1,5}$	99	$\frac{20}{2}$	134	$\frac{—}{0}$	—
<i>Mulgedium sibiricum</i>	н.д. гг	н.д.	$\frac{50}{30}$	13	$\frac{15}{25}$	35	$\frac{25}{30}$	37	$\frac{46}{28}$	н.д.	$\frac{60}{13}$	46	$\frac{52}{8}$	86	$\frac{46}{10}$	99
<i>Saussurea amara</i>	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{19}{\text{sp}}$	н.д.	$\frac{23}{5}$	40	$\frac{40}{5}$	н.д.	$\frac{48}{8}$	96	$\frac{35}{4}$	135	$\frac{—}{0}$	—
<i>Sonchus arvensis var uliginosus</i>	н.д. un	н.д.	$\frac{45}{2,5}$	71	$\frac{50}{\text{cop}_1}$	0	$\frac{49}{0,5}$	2	н.д. 3	н.д.	$\frac{47}{3}$	89	$\frac{55}{6}$	84	$\frac{42}{\text{sp}}$	99
<i>Thalictrum simplex</i>	$\frac{30}{\text{un}}$	71	$\frac{72}{\text{sol}}$	12	$\frac{41}{\text{cop}_1}$	4	$\frac{70}{3}$	0	н.д. 5	н.д.	$\frac{78}{5}$	35	$\frac{74}{6}$	60	$\frac{66}{5}$	93

Примечание: в числителе – высота вегетативных побегов, см; в знаменателе – проективное обилие, %; рядом с дробью – степень затенения вегетативных побегов, % (сумма проективных покрытий компонентов, затеняющих вегетативные побеги данного компонента); н.д. – нет данных.

Таблица 6

Динамика показателей генеративности тростяново—тростниково—дернистоосокового фитоценоза

Вид	Год													
	1954		1955		1956		1957		1958		1959		1960	
<i>Calamagrostis neglecta</i>	$\frac{105}{16}$	0	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{60}{4}$	10	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{120}{65}$	0	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—
<i>Phragmites australis</i>	$\frac{112}{66}$	0	$\frac{70}{4}$	0	$\frac{83}{16}$	0	$\frac{105}{66}$	0	$\frac{113}{100}$	0	$\frac{138}{500}$	0	$\frac{150}{2500}$	0
<i>Scolochloa festucacea</i>	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—
<i>Carex acutiformis</i>	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—
<i>Carex caespitosa</i>	$\frac{57}{10000}$	12	$\frac{30}{16}$	36	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{38}{500}$	99
<i>Lathyrus palustris</i>	$\frac{—}{10}$	12	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{43}{4}$	8	$\frac{н.д.}{25}$	н.д.	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{80}{10}$	93
<i>Vicia crocca</i>	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{43}{1}$	34	$\frac{45}{25}$	35	$\frac{н.д.}{16}$	н.д.	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{95}{10}$	48
<i>Cirsium arvense</i>	$\frac{100}{100}$	0	$\frac{57}{16}$	0	$\frac{78}{65}$	0	$\frac{н.д.}{4}$	н.д.	$\frac{85}{16}$	35	$\frac{80}{16}$	60	$\frac{н.д.}{10}$	н.д.
<i>Cnidium dubium</i>	$\frac{110}{200}$	0	$\frac{55}{16}$	0,5	$\frac{62}{200}$	10	$\frac{86}{1000}$	0	$\frac{88}{65}$	35	$\frac{87}{65}$	60	$\frac{—}{0}$	—
<i>Mulgedium sibiricum</i>	$\frac{55}{2500}$	13	$\frac{23}{2}$	35	$\frac{46}{65}$	14	$\frac{55}{200}$	12	$\frac{76}{100}$	35	$\frac{69}{16}$	62	$\frac{100}{500}$	48
<i>Saussurea amara</i>	—	—	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{46}{200}$	13	$\frac{н.д.}{4}$	н.д.	$\frac{93}{10}$	30	$\frac{—}{0}$	—	$\frac{—}{0}$	—
<i>Sonchus arvensis var uliginosus</i>	$\frac{116}{25}$	0	$\frac{н.д.}{16}$	н.д.	$\frac{33}{10}$	39	$\frac{н.д.}{16}$	н.д.	$\frac{58}{16}$	48	$\frac{100}{100}$	10	$\frac{—}{0}$	—
<i>Thalictrum simplex</i>	$\frac{125}{10}$	0	$\frac{70}{16}$	0	$\frac{95}{16}$	0	$\frac{110}{200}$	н.д.	$\frac{115}{1000}$	0	$\frac{125}{500}$	0	$\frac{100}{100}$	48

Примечание: в числителе – высота генеративных побегов, см; в знаменателе – число генеративных побегов на 100м²; рядом с дробью – степень затенения генеративных побегов, % (сумма проективных покрытий компонентов, затеняющих генеративные побеги данного компонента); н.д. – нет данных.

Динамика гидрофитов – аэраторов

Phragmites australis - наиболее высокорослый злак в данном ценозе, не подвергающийся затенению (табл. 5). Его корневища располагаются на глубине 60-70 см, корнеобитаемый слой располагается ниже. Все годы засушливого периода осадки в этот слой не проникали и его иссушение нарастало. "Уходя" от полного иссушения корнеобитаемого слоя, *Phragmites* в засуху 1955 г. перешел в состояние полупокоя и находился в этом состоянии 3 года. Выйдя из этого состояния в 1958 г., он взрывообразно наращивал все свои показатели. Нарастание обилия генеративных побегов началось раньше других показателей - уже в 1956 г. (табл.6).

В исходном 1948 переувлажненном году тростник имел 18% проективного обилия, а его вегетативные побеги 140 см высоты. К концу шестилетнего засушливого периода /в аномально засушливом 1955 году/ его показатели снизились до минимума: проективное обилие - до 0,5%, высота вегетативных побегов - до 68 см, число генеративных побегов /на 100 м²/ - до 4. В последующие два года (1956 и 1957), обильные осадками, проективное обилие оставалось минимальным (0,5%), высота вегетативных побегов и число генеративных побегов нарастали (табл. 5 и 6). По мере выхода тростника из трехлетнего полупокоя все его показатели интенсивно нарастали и достигли максимума в 1960 году: проективное обилие - 38%, численное обилие генеративных побегов - 2500, высота вегетативных побегов - 143 см. Высота генеративных побегов ежегодно превышала высоту вегетативных побегов на 7-10 см /табл. 5 и 6/.

Scolochloa festucacea – верховой высокорослый (лишь немного уступающий по высоте побегов *Phragmites australis*) длиннокорневищный злак. Его корневища располагаются на глубине 10-15 см, а корнеобитаемый слой охватывает нижнюю часть торфяного горизонта, который в 1953 и 1954 гг. увлажнялся осадками, а в засуху 1955 г. сохранил часть влаги.

Scolochloa festucacea крайне светолюбива и потому изреживается уже при слабом затенении. В связи с этим в условиях данного фитоценоза ее разрастание идет вегетативным путем, а генеративные побеги у нее полностью отсутствовали в течение всего мониторинга (табл. 6).

В условиях переувлажнения 1948 года *Scolochloa festucacea* слегка притенялась тростником (18%) и имела только 4% проективного обилия. А к концу засушливого периода в аномально засушливом 1955 году, она, хотя и снизила высоту побегов до минимума (55 см) и, испытывая затенение, сохранила исходные 4% проективного обилия.

В первый же год обилия осадков (1956г.) высота побегов возросла до 75 см, а проективное обилие - до 10%. На второй год обилия осадков(1957 г.) высота побегов *Scolochloa festucacea* возросла до исходного уровня (95 см), а ее проективное обилие почти не возросло (11%), поскольку шло интенсивное нарастание не надземных побегов, а подземных (корневищ). За счет этого в следующем 1958 году проективное обилие возросло почти в 3 раза (30%), высота побегов достигла 113 см.

В 1959 году проективное обилие продолжало взрывообразно нарастать и достигло рекордного

максимума – 50%. Но тем самым *Scolochloa festucacea* сама создала себе провокационную ситуацию:

- 1) иссушила за счет мощной корневой десукции свой корнеобитаемый слой торфа;
- 2) тем самым снизила высоту своих побегов /102 см/, попав под затенение тростником.

В связи с этим в 1960 году она катастрофически изредилась (до 10% проективного обилия) а ее побеги достигли 117 см (реакция на притенение).

Carex caespitosa – кочкообразующий и дернообразующий вид. Большая часть ее корней имеет горизонтальную направленность и выполняет дернообразующие функции: перехватывает поступающие сверху ресурсы и прежде всего слабые осадки (в годы засух). Более толстые шнуровидные корни имеют вертикальную направленность, пронизывая весь торфяной слой и поглощая из него влагу при пересыхании поверхности. Благодаря этому, она легко перенесла засуху 1951 и 1952 гг. и в 1954 г. сохранила исходное преобладание, имела много генеративных побегов (табл. 5, 6).

В исходном 1948 году, когда вода стояла выше поверхности, осока дернистая имела 50% проективного обилия, а высота ее вегетативных побегов - 90 см. В 1955 году она "пострадала" не от самой засухи, а от связанного с ней весеннего пала. Кочки осоки дернистой особенно чувствительны к весенним палам поскольку ее узлы кущения находятся на вершине кочек, а наиболее активные побеги ее располагаются по краям кочек (Куркин, 1954). В связи с этим в 1955 году проективное обилие ее снизилось до 30%, а высота побегов - до 45 см. Поэтому отрицательное воздействие весеннего пала оказалось необратимым: проективное обилие в последующие годы обилия осадков оставалось на уровне 30%, а высота вегетативных побегов нарастала медленно. В результате в 1959 году при высоте вегетативных побегов равной 65 см она оказалась в сильном затенении (71%) и реагировала на него в 1960 году резким этиоляционным нарастанием до 95 см (табл. 5).

Генеративные побеги у осоки дернистой появляются и цветут рано весной, когда вегетативные ее побеги находятся в стадии шилец. Поэтому высота ее генеративных побегов меньше вегетативных. Однако затенение ее генеративных побегов происходит тогда, когда они находятся в фазе обсеменения.

В 1954 году осока дернистая имела около 10000 генеративных побегов (на 100м²), а в 1955 году – 16, уцелевших во время весеннего пала. В последующие 4 года обилия осадков (1956 – 1959) генеративные побеги у осоки дернистой полностью отсутствовали (отрицательное последствие весеннего пала 1955 года). Вновь они появились в 1960 году (табл.6).

Carex acutiformis (осока заостренная)- корневищный вид. В течение всего мониторинга она генеративных побегов не имела. В исходном 1948 году ее вегетативные побеги имели 80 см высоты и 5% проективного обилия, в 1954 году соответственно 65 см и 1%, а в аномальную засуху 1955 года - 30 см и 0,1%. Но уже в следующем 1956 году, обильном осадками, ее проективное обилие возросло до 2,5%. Такая синхронность динамики обилия с динамикой осадков свидетельствует о поверхностном расположении ее корнеобитаемого слоя. В последующие два года нарастание проективного обилия шло медленно. В 1959 году резко увеличилось проективное обилие до 18%. Но

при этом побеги попали в затенение (60%), на которое реагировали в 1960 году этиолированным нарастанием высоты побегов до 97 см. Проективное обилие при этом снизилось незначительно - до 15% (табл. 5). Это говорит об относительной теневыносливости.

Таким образом, для динамики рассмотренных гидрофитов-аэраторов (гелофитов) ведущим экологическим фактором является динамика влажности их корнеобитаемого слоя почвы. В связи с этим динамика функционально связана с глубиной их корнеобитаемого слоя. Или иначе: свойственная им глубина корнеобитаемого слоя предопределяет их реакцию на динамику увлажнения.

Благодаря наличию у гидрофитов-аэраторов (гелофитов) корневой аэренхимы к фактору аэрации почвы они весьма индифферентны. Впрочем, и потребность у них в аэренхиме неодинакова. Так у дернообразующих видов (осоки дернистой и осоки заостренной) корни сконцентрированы в верхнем 5-ти сантиметровом слое торфа, который обычно хорошо аэрируется за исключением anomalно переувлажненных лет, подобных 1948 году. Поэтому у них мощность корневой аэренхимы, минимальна. Напротив, у среднеукореняющихся и тем более у глубокоукореняющихся гидрофитов-аэраторов аэренхима более мощная и выполняет функцию аэрации ризосферы.

Динамика нитратофилов

Mulgedium sibiricum. В исходном anomalно переувлажненном 1948 году он был представлен единичными побегами, которые были «поселенцами»: отмирающих (сенильных) кочек осоки дернистой.

Засуха 1951 и 1952 гг. в сочетании с осадками 1953 и 1954 гг., активизируя процесс нитрификации в верхней части торфяного слоя почвы, вызвали интенсивное разрастание *Mulgedium sibiricum*. В связи с этим в 1954 году *Mulgedium sibiricum* имел 30% проективного обилия и 2500 генеративных побегов на 100м².

В anomalную засуху 1955 года при обилии в почве нитратов и остром дефиците влаги *Mulgedium sibiricum* лишь немного снизил свое проективное обилие, но более чем в 1000 раз снизил число генеративных побегов (2).

В последующие годы обильного увлажнения по мере затухания процесса нитрификации в поверхностном слое торфа проективное обилие *Mulgedium sibiricum* постепенно снижалось с 30% в 1956 году до 8% в 1959 году. Число генеративных побегов в первые два года нарастало, но затем также снижалось (табл. 5 и 6).

Таким образом, динамика проективного обилия *Mulgedium sibiricum* соответствует динамике процесса нитрификации в поверхностном слое торфяного горизонта.

Динамика высоты вегетативных и генеративных побегов характеризовалась следующим: 1954 г - 50 и 55 см, 1955 г - 15 и 23 см, 1956 г - 25 и 46 см, 1957 г - 46 и 55 см, 1958 г - 60 и 76 см, 1959 г - 52 и 69 см, 1960 г - 46 и 100 см. Таким образом, с 1954 по 1958 год высота вегетативных и генеративных

побегов определялась в основном динамикой увлажнения поверхностного слоя торфа. Однако в 1959 и 1960 годах ведущим фактором стало интенсивное нарастание затенения, на которое вегетативные побеги реагировали уменьшением высоты побегов, а генеративные - увеличением высоты.

Sonchus arvensis var uliginosus в отличие от *Mulgedium sibiricum* имеет корнеобитаемый слой, приуроченный не к поверхностной части торфа, а к нижележащей его части. Она одновременно является корнеобитаемой гидрофитом-аэратором *Scolochlea festucacea*. В условиях переувлажнения исходного 1948 года *Sonchus arvensis* встречался единично. В 1954 году он немного разросся (2,5% проективного обилия) в основном за счет оживления естественной нитрификации в корнеобитаемом слое. В первом обильном осадками 1956 году проективное обилие осота составило лишь 0,5%. В последующие годы оно нарастало вслед за нарастанием обилия гидрофита-аэратора *Scolochlea festucacea* и достигло максимума (6%) в 1959 году. А в 1960 году, вслед за катастрофическим изреживанием аэратора *Scolochlea festucacea*, осот столь же катастрофически изредился почти до исходного уровня 1948 года (табл.5).

Численное обилие генеративных побегов осота колебалось в пределах от 10 до 25 (на 100 м²). Исключение составили 1959 год (100 побегов) и 1960 год, когда генеративные побеги у осота отсутствовали (табл. 6).

Высота вегетативных побегов была относительно стабильной, варьируя по годам в пределах 40 - 55 см, причем, с усилением затенения она снижалась на 12 см. Генеративные побеги, напротив, при сильном затенении резко увеличивали свою высоту. Так в 1954 году она составила - 116 см (табл. 5 и 6).

Cirsium arvense - глубокоукореняющийся нитратофил. Анализ его динамики показывает, что корнеобитаемый слой у него располагается в подстиляющем торф грунте.

В условиях переувлажнения 1948 года бодяк встречался единично. В 1954 году он встречался рассеянно (сор₁ по Друде-Уранову), но имел относительно много генеративных побегов (100 на 100 м²). В аномально засушливом 1955 году обилие бодяка не изменилось, но число генеративных побегов сократилось до 16.

В 1956 году благодаря промывке сверху нитратов, проективное обилие возросло до 1%, а число генеративных побегов - до 65. В 1957 году резко сократилось и общее обилие, и число генеративных побегов (до 4).

В 1958 и 1959 гг. благодаря промывке сверху из торфа фитогенных нитратов, проективное обилие бодяка возросло до 2%, а число генеративных побегов - 16.

В 1960 году общее обилие бодяка снизилось до уровня 1957 года, а генеративных побегов снизилось до 10 (табл. 5 и 6).

Высота побегов бодяка в 1954 году у вегетативных - 77 см, у генеративных - 100 см, в 1955 году соответственно 20 и 57 см, в 1956 году 40 и 78 см, в 1958 году - 70 и 85 см, в 1959 году - 82 и 80 см. В 1960 году в условиях сильного затенения и дефицита нитратов высота вегетативных побегов уменьшилась в 2 раза - до 45 см (табл. 5 и 6).

Saussurea amara - появилась в фитоценозе в 1955 г. и достигла максимума в 1958 г.

Уже в следующем 1956 году горькуша имела 5% проективного обилия и 200 генеративных побегов, в 1957 году - также 5% проективного обилия, лишь 4 генеративных побега, в 1958 году - 8% обилия, 10 генеративных побегов, в 1959 году 4% обилия и отсутствие генеративных побегов. При этом она попала в запредельное затенение (135%) и в 1960 году её уже не было.

Таким образом, для нитратофилов ведущим экологическим фактором является режим нитратов. Все 4 вида являются корнеотпрысковыми и, благодаря этому, динамика их проективного обилия синхронно отражает динамику нитратов в корнеобитаемых ими почвенных горизонтах. Число генеративных побегов по годам изменялось аналогично проективному обилию.

Высота вегетативных побегов в годы засушливого периода снижалась и, достигнув минимума в 1955 году, а затем в первые годы обилия осадков нарастала, но затем при нарастании высоты и сомкнутости травостоя - снижалась, что вело к резкому возрастанию степени их затенения.

Высота генеративных побегов в годы засушливого периода и в первые годы обилия осадков хотя и превышала высоту вегетативных побегов, но изменялась по годам аналогично им. Однако в годы резкого нарастания высоты и сомкнутости травостоя генеративные побеги резко увеличивали свою высоту, избегая усиления затенения /табл. 5 и 6/.

Динамика бобовых

Lathyrus palustris (чина болотная) встречалась в течение всего мониторинга, но в большинстве лет в незначительном обилии. Оживление жизнедеятельности и разрастание имело место в 1956, 1957 и 1960 гг.: в 1956 году проективное обилие 2%, число генеративных побегов - 4, высота вегетативных побегов - 37 см, генеративных побегов - 43 см; в 1957 году соответственно проективное обилие 0,5%, число генеративных побегов 25; в 1960 году проективное обилие 1%, число генеративных побегов 10, высота вегетативных побегов 67 см, генеративных побегов 80 см.

Vicia craca (мышинный горошек) в условиях переувлажнения 1948 года отсутствовал, в последующие годы его распределение было аналогичным чине болотной.

В 1956 году проективное обилие – 5%, число генеративных побегов - 25, высота вегетативных побегов - 39 см, генеративных побегов – 45 см.

В 1957 году проективное обилие 2%, число генеративных побегов 16. В 1960 году был малообилен (табл.5 и 6).

В противоположность нитратофилам бобовые в луговых фитоценозах являются нитратофобами. Поэтому в условиях торфянистого луга в торфе которого идет естественная и фитогенная нитрификация, разрастание бобовых возможно лишь в «прогалах» между этими двумя разновидностями нитрификации. Таким «прогалом» для обоих видов бобовых явились 1956 и 1957 гг., когда, благодаря обилию осадков накопившиеся в засушливые годы нитраты промывались, а гидروفиты-аэраторы еще «не оправились» от засухи 1955 года.

Некоторые различия в динамике двух видов видимо определяются их различиями в отношении к фактору аэрации. Именно с этим, видимо, связано наличие в условиях переувлажнения 1948 года чины болотной и отсутствие мышиного горошка, а также некоторое разрастание в 1960 году чины болотной и отсутствие такового у мышиного горошка.

Динамка "прочих" компонентов

Calamagrostis neglecta (вейник незамеченный) - мелкоукореняющийся мезогидрофитный злак. В условиях переувлажнения 1948 года имел 4% проективного обилия при этом в основном "оккупировав" отмирающие сенильные кочки осоки дернистой.

В 1954 году - 0,7% и 16 генеративных побегов /на 100 м²/. В 1955 году - 0,1% и 0 генеративных побегов.

В 1956 году – сор₁ и 4 генеративных. В 1957 году – сор₁ и 0 генеративных.

В 1958 году - 2% и 65 генеративных.

В 1959 году – 0,5% и 0 генеративных.

В 1960 году – отсутствовал.

Высота вегетативных побегов по годам изменялась так: 1948 г - 94 см, 1954 г - 40 см, 1955 г -33 см, 1956 г - 35 см, 1958 г - 60 см, 1959 г - 50 см (степень затенения 121%).

Таким образом, вейник незамеченный в годы засушливого периода "страдал" от дефицита влаги, а в последующие годы обилия осадков его восстановление было замедленным, и в итоге он попал под запредельное затенение (табл. 5 и 6).

Cnidium dubium (кадения сомнительная) - мелкоукореняющийся эвритоппный вид. В условиях переувлажнения 1948 года встречался единично.

В 1954 году имел 8,5% проективного обилия и 200 генеративных побегов (на 100 м²). В 1955 году соответственно 10% и 16 генеративных. В 1956 году – 10% и 200 генеративных. В 1957 году – 5% и 1000 генеративных. В 1958 году - 1,5% и 65 генеративных. В 1959 году - 2% и 65 генеративных. В 1960 году - полное отсутствие.

Высота побегов по годам изменялась так: в 1954 г вегетативных 33 см, генеративных 110 см; в 1955 г соответственно 13 см и 55 см; в 1956 г - 21 см и 62 см; в 1957 г - 30 см и 86 см; в 1958 г – 40 см (степень затенения 99%/ и 88 см /степень затенения 35%); в 1959 г- 20 см (степень затенения 134%) и 87 см (степень затенения 60%)

Динамика показателей *Cnidium dubium* показывает, что для него ведущими экологическими факторами являются не факторы экотопа, а ценоотические факторы и прежде всего фактор затенения. Динамика *Cnidium dubium* может служить образцом поведения ценофобных эксплерентов.

В годы засушливого периода он разрастается благодаря изреживанию и уменьшению высоты травостоя. В первый год обилия осадков он сохраняет свое обилие, поскольку травостой остается разреженным. Однако с повышением высоты и сомкнутости травостоя он снижает свое обилие и

замедляет рост высоты вегетативных побегов.

В связи с этим он попадает в усиленное затенение, в ответ на которое он резко снижает высоту вегетативных побегов, попадает в условия запредельного затенения и погибает.

Динамика генеративных побегов *Cnidium dubium* свидетельствует о важности для него семенного размножения. Об этом говорит стабильное по годам наличие у него генеративных побегов вплоть до года его гибели, а также то, что ради выгонки их на должную высоту он вдвое снижает высоту вегетативных побегов, обрекая себя на гибель.

Thalictrum simplex (василистник простой) - мезофит, высокорослый, мелкоукореняющийся. В условиях переувлажнения 1948 года был представлен единственным "карликовым" экземпляром (высотой 30 см).

В 1954 году встречался рассеянно, имел 10 генеративных побегов (на 100 м²). В 1955 году - немного более обильно, и 16 генеративных побегов. В 1956 году - 3% проективного обилия и 16 генеративных. В 1957 году соответственно 5% и 200 генеративных побегов. В 1958 году - 5% и 1000 генеративных. В 1959 году - 6% и 500 генеративных. В 1960 году - 5% и 100 генеративных.

Высота побегов по годам изменялась так:

1954 год - вегетативные 72 см, генеративные 125 см; 1955 год соответственно 51 см и 70 см; 1956 год - 70 см и 95 см; 1958 год - 78 см и 115 см; 1959 год - 74 см и 125 см; 1960 год - 66 см (степень затенения 93%) и 100 см (степень затенения 48%).

Как показывают приведенные данные, годы периода обилия осадков в условиях данного луга были для василистника благоприятными.

Благодаря потенциальной высокорослости он до 1960 года не испытывал существенного затенения. Однако в этом году он снизил высоту вегетативных побегов и оказался в сильном затенении.

Динамика численного обилия генеративных побегов у него прямо пропорциональна динамике его проективного обилия.

У трех - "прочих" видов лишь одно общее: - у них корнеобитаемый слой приурочен к поверхностной части торфяного слоя. Динамика же их по годам весьма различна, вейник незамеченный в годы засушливого периода катастрофически изреживается, в последующие годы начинает оживать, но попав в затенение вновь изреживается.

В противоположность вейнику *Cnidium dubium* разрастается именно в годы засушливого периода и сохраняет свое обилие до тех пор, пока травостой разрежен и "приземист". Наконец василистник простой разрастается в годы обилия осадков и благодаря своей потенциальной высокорослости сохраняется до конца мониторинга (табл. 5 и 6).

ЭКОСИСТЕМНЫЙ СИНТЕЗ КЛИМАТОГЕННОЙ ДИНАМИКИ

В исходном 1948 году, когда все лето вода держалась выше поверхности, травостой имел в

среднем более 95 см высоты и 80% проективного покрытия. При этом в травостое полное преобладание имели гидрофиты - аэраторы.

Явным эдификатором была осока дернистая, имевшая 50% проективного обилия. Ее горизонтальная корневая сеть, выстилающая межкочечные пространства, играла роль дернины.

Тростник имел 18% проективного обилия. Его корнеобитаемый слой располагался глубоко - в подстилающем торф оглеенном грунте

Осока *Carex acutiformis* и тростянка *Scolochloa festucacea* имели небольшое проективное обилие.

Все прочие компоненты фитоценоза, спасаясь от затопления, встречались в качестве "поселенцев" на отирающих кочках осоки дернистой. Особенно "преуспел" в этом вейник *Calamagrostis neglecta*, который превратил сенильные кочки в вейниковые.

Три года засухи (1950, 1951 и 1952) снизили в 1952 году уровень верховодки на глубину 150 см, высоту травостоя - до 55 см и проективное обилие - до 60%. Осадки 1953 и 1954 гг. увлажнили лишь слой торфа и активизировали процесс нитрификации в его верхнем слое. При этом в 1954 году высота травостоя возросла лишь до 65 см, но проективное покрытие скачкообразно возросло до 98%. Это было связано с тем, что:

1) осока дернистая сохранила исходное преобладание 50% проективного обилия, 2) высокорослый тростник уменьшил свою высоту и проективное обилие, 3) мелкоукореняющийся нитратофил *Mulgedium sibiricum* взрывообразно разросся (30%) при высоте 50 см, 4) разросся низкорослый *Cnidium dubium* (8,5%), при высоте 33 см.

В аномальную засуху 1955 года уровень верховодки снизился на глубину 170 см, а высота травостоя катастрофически резко снизилась до 28 см, тогда как проективное покрытие снизилось лишь до 70%. Это было связано с одной стороны с тем, что все гидрофиты-аэраторы снизили свое проективное обилие: осока дернистая - 30%, тростник - до 0,5%, осока заостренная - до 0,1%. А сохранили свое проективное обилие нитратофил *Mulgedium sibiricum* - до 15 см, а эксплерент *Cnidium dubium* - до 13 см.

В 1956 году в период роста трав (первая половина лета) осадки увлажняли слой торфа. При этом его увлажнение шло не диффузно, а струйчато. Поэтому "промывные" микроучастки, мозаично чередовались с неувлажненными, а в среднем влажность торфа оставалась невысокой.

В этих условиях высота и проективное покрытие возросли лишь немного (соответственно до 36 см и 79%). Реакция гидрофитов при этом была неоднозначной: тростник остался в состоянии полупокоя (0,5% проективного обилия), осока дернистая немного снизила обилие - до 25% (последствие пала 1955 года), а тростянка и осока заостренная - явно увеличили свое обилие (соответственно до 10% и 2%).

Мелкоукореняющиеся нитратофил *Mulgedium sibiricum* и эксплерент *Cnidium dubium* сохранили свое высокое обилие (соответственно 30% и 10%). "Всплеск" бобовых (мышинного горошка и чины болотной), видимо, приурочен к промывным микроучасткам, свободным от нитратов.

При этом тростник остался в состоянии полупокоя (0,5%). Немного увеличили свое обилие оба

вида осок и василистник, снизили свое обилие мелкоукореняющиеся нитратофил *Mulgedium sibiricum* и эксплерент *Cnidium dubium*. Тростянка увеличила проективное обилие своих надземных побегов всего на 1% (до 11%), поскольку она интенсивно развивала подземные побеги (корневища).

В первой половине лета 1958 года сохранялась высокая влажность всего почвенного профиля. В этих условиях травостой резко увеличил высоту (до 70 см) и проективное покрытие (до 94%).

Это было связано с тем, что существенно возросло проективное обилие всех гидрофитов-аэраторов: тростянки - с 11% до 30%, осоки дернистой - с 28% до 33%, осоки заостренной - с 4% до 6% и тростника с 0,5% до 5%. В противоположность гидрофитам снизили свое обилие нитратофил *Mulgedium sibiricum* с 28% до 13%, и эксплерент *Cnidium dubium* - с 5% до 1,5%.

Для экосистемы данного луга как целого важную роль имело разрастание тростянки, точнее мощная аэрация ею нижней части торфяного горизонта и вызванного этим бурного, процесса нитрификации. При этом лишь небольшая часть нитратов утилизировалась нитратофилами (осотом и бодяком), а большая их часть мигрировала вниз в подстилающий почво-грунт, где улавливалась корневой системой тростника.

В первой половине лета 1959 года вся цепь этих процессов резко интенсифицировалась в связи с тем, что проективное обилие тростянки *Scolochloa festucacea* резко возросло до 50% , а обилие осадков усилило нисходящий поток нитратов. И хотя проективное обилие тростника при этом возросло лишь до 10% , видимо он интенсифицировал процесс образования корневищ.

Однако тростянка *Scolochloa festucacea*, достигнув в 1959 году преобладания в травостое, не только интенсивно аэрировала свой корнеобитаемый слой почвы (нижние две трети торфяного горизонта и прилегающую к нему часть минерального почво-грунта), но и за счет корневой десукции иссушила свою ризосферу в этом слое, нарушив его капиллярную водопроводимость.

Это снизило его водопропускную способность и вызвало застаивание влаги выпадающих осадков в поверхностном слое торфа. Поэтому, при взятии проб послойной влажности 7 августа было обнаружено, что в слое 0-5 см влажность даже выше полной влагоемкости (520%), а в слое 5-20 см - лишь 173% (табл. 1).

Иссушив в 1959 году всю свою ризосферу, тростянка в 1960 году снизила свое проективное обилие до 10%. Напротив, тростник *Phragmites* взрывообразно разросся до 38% проективного обилия. В итоге травостой в 1960 году резко увеличил свою высоту до 102 см, но снизил свое проективное покрытие до 87% (Куркин, 2011).

ЭКОСИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ КЛИМАТОГЕННОЙ ДИНАМИКИ КОЛОСНЯКОВО-СОЛОНЕЧНИКОВО-КОРНУТОПОДОРОЖНИКОВОГО ЛУГА В УСЛОВИЯХ БАРАБИНСКОЙ ЛЕСОСТЕПИ

В течение 12 лет (с 1948 по 1960 г.) на территории землепользования Убинской опытно-мелиоративной станции (Убинский район Новосибирской обл.) нами проводился комплексный мониторинг основных экологических типов лугов Барабинской лесостепи. В этом разделе дается экосистемный анализ материалов мониторинга одного из типов галофитных (солончаковых) лугов - колосняково-солонечниково-корнутоподорожникового луга.

Его эталонный участок расположен на границе между приболотным поясом и окрайкой Убинского займища (травяноболотного массива) и представляет собой куполообразное повышение, "приподнятое" над окружающим пространством примерно на 60 см. Почва - луговой хлоридно-сульфатный гипсоносный солончак. Почвенный разрез, судя по описаниям, сделанным в обильном осадках 1948 г. и острозасушливом 1951 г., характеризуется следующим:

0-16 см. Темно-серый суглинистый, усыпан белыми крупинками солей, бурно вскипает, густо пронизан корнями, много рыжеватых полуразложившихся корней и корневищ.

16-23 см. Сизовато-светло-серый глеевый. Структура творожистая. Очень обильны светлые отмершие, но неразложившиеся корни.

23-35 см. Темно-серый, тяжелосуглинистый, плотный. Структура ореховато-крупноплитчатая. Бурно вскипает. Слабо пронизан корнями.

36-60 см. Более плотный, чем предыдущий. В остальном с ним сходен.

60-70 см. Палево-рыжеватая тонкопористая глина. Насыщена водой и усыпана крупинками солей (вероятно гипса). Вскипает (не бурно).

Ниже 70 см. Палево-ржавая глина. Бурно вскипает.

Осенью 1951 года при углублении скважины для продолжения замеров уровня глубоко опустившейся верховодки с глубины 120 см и до дна скважины (200 см) обнаружен мощный слой сплошных конкреций (друз) гипса. Повторно этот гипсоносный слой был встречен при чистке скважины в 1955 году.

Анализ вышеотмеченных особенностей почвенного профиля позволяет сделать следующие предположения:

1) насыщенность водой верхнего слоя почвы в засуху свидетельствует об обилии в нем гигроскопических солей (хлоридов кальция и магния, поглощающих влагу из атмосферы (Куркин, 1992, 1994));

2) стабильно высокая насыщенность верхнего слоя водой исключает процессы гумификации и ведет к накоплению в нем отмерших негумифицированных корней (Тишлер, 1971; Куркин, 2009);

3) стабильная насыщенность верхнего горизонта водой и обилие в нем "мертвого органического вещества" вызывает оглеение нижележащего слоя.

Обычно, в качестве ведущих рассматриваются прямодействующие факторы. На солончаках прямодействующим фактором является токсическое действие солей в почвенных растворах. Этот фактор исключает произрастание на солончаках несолеустойких видов (гликофитов). Умеренно солеустойкие виды (галогликофиты) на солончаках в годы засух погибают, а в годы обилия осадков разрастаются. Галофиты же настолько солеустойчивы, что для них токсическое прямодействие солей не актуально. Для мелкоукореняющихся галофитов ведущим фактором является режим доступной влаги, а для глубокоукореняющихся галофитов - режим аэрации.

Режим доступной влаги в верхнем горизонте солончаков все же связан с режимом их засоления, но косвенно: через посредство таких диаметрально противоположных свойств различных солей как гигроскопичность и способность кристаллизовать влагу осадков (Куркин, 1992, 1994).

Высокой гигроскопичностью обладают хлориды кальция и магния (CaCl_2 и MgCl_2). При обилии их в поверхностном слое почвы они насыщают его водой, поглощаемой из атмосферы, ухудшая тем самым аэрацию нижележащих горизонтов почвы.

В противоположность гигроскопичности кристаллизация влаги осадков делает верхний слой почвы "физиологически сухим" и при этом улучшает аэрацию нижележащих горизонтов почвы. Кристаллизатором атмосферных осадков является сульфат натрия, каждая молекула которого кристаллизует десять молекул воды ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$). При достаточном обилии сульфата натрия в верхнем слое почвы и невысоких температурах воздуха (ниже 30°C) он кристаллизует большую часть осадков (даже при их обилии). При этом кристаллизованная вода недоступна растениям, а ион натрия кристаллически закреплен от вымывания. Образующиеся крупные кристаллы имеют низкий удельный вес. Они "взрыхляют" верхний слой почвы, улучшая аэрацию нижележащих горизонтов почвы. Однако при температурах выше $32,5^\circ \text{C}$ сульфат натрия растворяется в собственной кристаллизованной воде. При этом вода становится доступной растениям, а ион натрия - подвижным и при последующем обилии осадков отмывается в почвенно-грунтовые воды.

В исходном 1948 году за вегетационный период (май-сентябрь) выпало 273 мм осадков (при среднемноголетней их норме 252 мм). В летние месяцы уровень почвенно-грунтовых вод (ПГВ) находился на глубине 50-55 см. Засоленность их была повышенной (табл. 7) за счет частичного опреснения верхнего полуметра почвы.

В 1949 году за вегетацию выпало 290 мм осадков. Во время холодных дождей в середине июля уровень ПГВ поднимался до 20 см от поверхности.

Три последующих года были засушливыми, в течение которых уровень ПГВ понижался, а подвижные ионы натрия и хлора по капиллярам подтягивались к поверхности.

В 1950 году за вегетацию выпало 179 мм осадков и уровень ПГВ снизился до 100 см от поверхности.

В 1951 году за вегетацию выпало лишь 133 мм осадков. Уровень ПГВ к началу августа опустился до глубины 190 см, а к концу сентября - до 215 см, т. е. до нижней границы гипсоносного горизонта.

Последний стал в последующие годы подпочвенной зоной аэрации. В "обнажившемся" глубоком слое ПГВ концентрация солей была гораздо ниже, чем в слое верховодки 1948 года (табл. 7).

В 1952 году за вегетацию выпало 117 мм осадков (многолетний минимум), притом в середине июля дневные температуры воздуха держались на уровне 36°C, а поверхность почвы прогревалась до 60°C. В этих условиях поверхность почвы буквально "сочилась водой" (табл. 8). О ее доступности галофитам свидетельствовало их обильное семенное возобновление.

Под воздействием трехлетней засухи в почвенном профиле образовались 3 экологические зоны:

- 1) верхняя - насыщенная влагой (не кристаллизованной);
- 2) средняя - пониженной влажности и пониженной аэрации;
- 3) нижняя - пониженной влажности, но аэрируемая снизу гипсоносным горизонтом.

В 1953 году за вегетацию выпало 286 мм осадков, при этом май был засушливым, а в июне выпало 132 мм осадков. Такая ситуация вызвала вспышку массового размножения нестадных саранчовых, которая в свою очередь привела к изреживанию злаков и разрастанию разнотравья (Куркин, Стебаев, 1959; Куркин, 1976).

В 1954 году за вегетацию осадков выпало немного менее нормы (231 мм), но при пониженных температурах. В итоге этих двух лет в верхней части почвенного профиля произошла кристаллизация осадков, что улучшило аэрацию в его средней части.

1955 год был аномально засушливым: за вегетацию выпало 128 мм осадков, причем в мае и июне лишь 8 и 2 мм (при норме 29 и 51 мм). И хотя соли подтянулись к поверхности, влажность слоя 0-5 см снизилась. Особенно резко снизилась влажность в слое 5-20 см и 20-40 см (табл. 8). Уровень ПГВ снизился на глубину 230 см.

В 1956 году за вегетацию выпало 382 мм осадков, причем наиболее обилён ими был август (134 мм). К концу июня весовая влажность почвы повысилась лишь в верхней части почвы (0-20 см) за счет ее кристаллизации сульфатом натрия. Таким образом, этот слой оказался "физиологически сухим", но косвенно стимулировал аэрацию нижележащих горизонтов.

Влажность в средней и нижней частях почвы, напротив, снизилась за счет корневой десукции травами (табл. 8).

Уровень ПГВ к середине июля поднялся лишь до 164 см от поверхности.

В 1957 году за май-август выпало 317 мм осадков (в сентябре осадков не было). Уже в июне весь подпочвенный гипсоносный горизонт был затоплен, а в июле уровень ПГВ поднимался до 30 см от поверхности. Поверхностный слой почвы в середине июля имел весовую влажность, превышающую более чем в 2 раза его полную влагоемкость (табл.8). Большая часть этой влаги была кристаллизована сульфатом натрия ($\text{Na}_2\text{SO}_4 \cdot 10\text{H}_2\text{O}$). В пользу этого говорит отсутствие семенного возобновления галофитов. За счет кристаллизации осадков резко повышенной была весовая влажность и нижележащих горизонтов (табл. 8).

В 1958 году количество выпавших за период вегетации осадков было в пределах нормы (261 мм), причем наиболее обилен ими был сентябрь, тогда как в мае и июле был их дефицит (18 и 39 мм при норме 29 и 68 мм). В июле весовая влажность поверхностного слоя почвы (0-5см) снизилась более чем в 2 раза (табл. 8). Видимо, его прогревание привело к "освобождению" кристаллизованной воды, в связи с чем она приобрела подвижность и стала доступной растениям. О последнем свидетельствует обильное семенное возобновление галофитов. Уровень ПГВ в начале июля находился на глубине 60 см, а в начале августа опустился на глубину 100 см.

В 1959 году за вегетацию выпало 317 мм осадков. При этом под воздействием промывного режима произошло заметное опреснение верхнего слоя почвы (табл. 7), о чем свидетельствует "появление" умеренно солестойких видов (галогликофитов). Ион натрия практически полностью был отмыт из почвы в ПГВ (табл. 7) и весь почвенный профиль оказался до предела насыщенным свободной (не кристаллизованной) влагой, доступной растениям. В этих условиях продолжалось массовое семенное размножение *Plantago cornuti*. Однако при этом ухудшилась аэрация в средней и особенно в нижней части почвенного профиля. Ион хлора, несмотря на промывной режим, в почве сохранился, притом имел резко выраженный максимум у поверхности (табл. 7), что свидетельствует о его фитогенном происхождении (см. ниже).

МЕТОДИКА УЧЕТА ТРАВСТОЯ

Ежегодный детальный учет травостоя проводился по периметру пробной площадки (100 м²) в 10-кратной повторности. Этот учет включал общее проективное покрытие и среднюю высоту травостоя, проективное покрытие видов, численное обилие у них генеративных побегов, высоту вегетативных и генеративных побегов. Проективное покрытие определялось по Л. Г. Раменскому (1971) с применением разработанных им методических приемов для стационарных исследований. Численное обилие определялось по шкале Друде с количественными придержками А. А. Уранова (1935), исходящими из среднего расстояния между побегами. Укосная урожайность определялась на метровых квадратах в 3-х кратной повторности (по внешней стороне периметра). Там же проводились и почвенные исследования.

ИНТЕГРАЛЬНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ТРАВСТОЯ

В табл. 9 представлена динамика количественных показателей травостоя: высоты, проективного покрытия и урожайности. Характерна изреженность травостоя, обусловленная спецификой экотопа (среднедолголетнее проективное покрытие составляет 45%).

Что касается качественного состава фитоценоза, то в нем полное преобладание имеют галофиты. К ним мы относим виды, не только устойчивые к высокой концентрации солей в почвенных растворах, но и аккумулирующих эти соли в своей надземной массе. Ежегодно отмирая, она

обогащает солями верхние горизонты почвы, в той или иной мере определяя их солевой режим. Анализ данных Н. И. Базилевич (1965) по химическому составу надземной массы галофитов, доминирующих на луговых солончаках Барабы, показал, что их необходимо разделить на хлоридаккумулярующие и сульфатаккумулярующие (Куркин, 1992, 1994).

К группе хлоридаккумулярующих видов в рассматриваемом фитоценозе относятся: *Suaeda prostrata*, *Plantago cornuti*, *Galatella biflora*, *Leymus paboanus*. К сульфатаккумулярующим видам здесь относятся: *Limonium gmelini* и *Artemisia nitrosa*.

Компоненты галофитных фитоценозов, в надземной массе которых аккумуляция хлоридов и сульфатов не выражена, относятся нами к группе "прочих". В фитоценозе к ним относятся: *Hordeum brevisubulatum*, *Puccinellia dolicholepis*, *Melilotus dentatus* и *Primula longiscapa*.

Как показывают данные табл. 10 и 11, группа хлоридаккумулярующих видов в фитоценозе явно доминирует как по суммарному проективному покрытию, так и по суммарному урожаю. А поскольку средообразующее воздействие галофитов определяется аккумуляцией солей в их надземной массе (Куркин, 1992, 1994), группа хлоридакумуляторов является не только доминирующей, но и эдификаторной. Однако средообразующая мощность определяется не только урожайностью галофитов, но и процентом солей в их урожае, который у них весьма различен.

Так по данным Н. И. Базилевич (1965) на луговом хлоридно-сульфатном солончаке *Suaeda prostrata* содержит 8,2% Cl и 4,2% SO₄ (от воздушно – сухой массы), *Plantago cornuti* – 6,0 и 2,0, *Leymus paboanus* 1,0 и 0,1, *Galatella biflora* – 0,96 и менее 0,1%. Поэтому эдификаторную мощность группы хлоридакумуляторов приходится оценивать не суммой урожаев входящих в нее видов, а суммой их вкладов в аккумуляцию ионов хлора.

При этом вклад каждого компонента определяется умножением среднегодовой урожайности на долю содержания (в %) в нем иона хлора.

Как показывают данные табл. 11, травостой фитоценоза ежегодно аккумулирует в среднем 27 кг/га иона Cl и лишь 13,5 кг/га иона SO₄²⁻. Между тем, подпочвенный гипсоносный горизонт представляет залежи сульфата кальция, а в верховодке и почве сульфаты явно преобладают над хлоридами. Однако, в самом верхнем слое обилие хлоридов лишь немного уступает обилию сульфатов, причем не только в годы засухи, но и на 4-й год обилия осадков (табл. 7). Последнее прямо связано с обогащением поверхности почвы хлоридами отмирающего травостоя. Поэтому постоянное наличие в поверхностном слое почвы хлоридов кальция и магния, обладающих высокой гигроскопичностью и определяющих эффект "мокрого" солончака, является в той или иной мере фитогенным.

ДИНАМИКА КОМПОНЕНТОВ ФИТОЦЕНОЗА

В табл. 12 представлена синхронная динамика показателей каждого компонента фитоценоза в виде дроби: в числителе - высота побегов (вегетативных - вне скобок, генеративных - в скобках); в

знаменателе вне скобок – проективное покрытие (%), в скобках - число генеративных побегов на 100 м².

Поскольку хлоридаккумуляторы в совокупности аккумулируют подавляющую часть хлоридов (22,8 кг/га из 27,1 кг/га), они в фитоценозе являются не только доминантами, но и эдификаторами, а потому заслуживают первостепенного рассмотрения.

ДИНАМИКА ХЛОРИДАККУМУЛЯТОРОВ

Suaeda prostrata - однолетний галофит. Его корнеобитаемый слой ограничен поверхностным горизонтом (0-5 см). Резко выраженный максимум всех показателей приурочен к засухе 1952 года и, видимо, связан с максимальной разреженностью травостоя в сочетании с обилием некристаллизованной влаги и максимально высокой концентрации солей. Последний фактор, видимо, стимулирует рост данной солянки: высота ее побегов в 1952 году максимальна (5 см), а минимальна - в 1957 году (0,7 см), когда концентрация солей в слое 0-5 см была минимальной (табл. 8).

Plantago cornuti - мелкоукореняющийся влаголюбивый розеточный хлоридаккумулятор, размножающийся только семенным путем (Куркин, 1964 б). В соответствии с этим:

- 1) его корнеобитаемый слой приурочен к верхней трети почвенного профиля;
- 2) в годы засухи генеративные побеги у него отсутствуют или встречаются единично, а в годы повышенного увлажнения - обильны;
- 3) его семенное размножение приурочено к годам обилия доступной (не кристаллизованной) влаги в поверхностном слое почвы, причем независимо от метеоусловий. Так в засуху 1952 года появилась масса его всходов. Однако это не привело к существенному повышению его проективного покрытия в 1953 и 1954 гг., а в засуху 1955 года оно катастрофически упало и в 1956 году снизилось до глубокого минимума (0,5%) в связи с переходом в состояние полупокоя. В 1957 году аномально высокая влажность корнеобитаемого слоя вывела ценопопуляцию *Plantago* из состояния покоя. А в 1958 году начался новый цикл семенного размножения, который продолжался 3 года и привел к резкому повышению проективного покрытия до максимума (35%).

Galatella biflora – среднеукореняющийся короткорневищный вид с безрозеточными многолистовыми побегами. В условиях атмосферной засухи у побегов *Galatella* усыхают и опадают нижние и средние листья, тогда как верхушечные остаются зелеными. При этом численное обилие сохраняется, а проективное покрытие резко уменьшается. Такая реакция биологически трижды адаптивна: 1) предохраняет гибель побегов; 2) резко снижает десукцию влаги из корнеобитаемого слоя почвы; 3) обеспечивает реутилизацию пластических веществ в корневище (Куркин, 1971, 2007). Такова была реакция *Galatella* на атмосферную засуху 1952 года: в июне температура была в пределах нормы, но во второй половине июля дневные температуры держались на уровне 36°С. При этом за счет адаптивного "листопада" проективное покрытие *Galatella* упало до глубокого минимума

(2,5%). В 1953 году оно возросло до исходного уровня (25%), а обилие генеративных побегов было максимальным (табл. 12). В 1954 г. проективное покрытие достигло максимума (40%). Максимальной была и высота побегов (табл. 12). В засуху 1955 года июнь был аномально жарким (19,1°C при норме 15,9°), притом без осадков. Поэтому высота побегов *Galatella* была минимальной. Напротив, в июле температура снизилась до 17, 9°C (при норме 18, 0°). Поэтому усыхание и опад листьев у *Galatella* не отмечались (табл. 12). В 1956 году проективное покрытие еще немного снизилось в связи с дефицитом влаги в корнеобитаемом слое (табл. 8 и 12). В 1957 году увлажнение этого слоя повысило проективное покрытие *Galatella* почти до исходного уровня, но генеративные побеги отсутствовали, как и в 1956 году (табл. 12). В последующие годы обильного увлажнения проективное покрытие *Galatella* постепенно снижалось (табл. 12) вследствие ухудшения аэрации в ее корнеобитаемом слое.

Leymus raboanus - корневищный злак среднеглубокого укоренения, размножающийся в основном вегетативно. Динамика его, в основном, противоположна динамике *Plantago cornuti*, поскольку обилие свободной влаги (не кристаллизованной) в верхней части почвенного профиля ухудшает аэрацию в его нижней части, а дефицит свободной влаги "вверху" улучшает аэрацию "внизу" (Куркин, 2009).

ДИНАМИКА СУЛЬФАТАККУМУЛЯТОРОВ

Artemisia nitrosa – среднеукореняющийся ксерогалофит, размножающийся, в основном, семенным путем. Динамика *Artemisia* имеет типично инвазионный характер. В исходном 1948 г. она представлена единственной крохотной куртинкой (гг), которая с годами нарастала за счет семенного размножения в 1955 году - до 0,1%, в 1957 году - до 0,5% и в 1959 году - до 1% проективного покрытия. Такая форма инвазии обусловлена тем, что семена у *Artemisia* тяжелые и опадают около произведших их особей.

Limonium gmelini - розеточный глубокостержнекорневой галофит, размножающийся семенами. Динамика его проективного покрытия прямо противоположна динамике *Plantago cornuti*. Это связано с тем, что корнеобитаемый слой *Limonium* приурочен не к верхнему, а к самому нижнему горизонту почвенного профиля и его проективное покрытие лимитируется не влажностью этого слоя, а его аэрацией. Оно находится в глубоком минимуме (0,5-0,7%) в 1948 и 1960 гг., когда корнеобитаемый слой затоплен или подтоплен верховодкой, а максимально (12-15%) в 1953 и 1956 гг., когда корнеобитаемый слой аэрируется и сверху (в связи с кристаллизацией влаги осадков) и снизу (из гипсоносного горизонта, свободного от верховодки).

Ведущее значение фактора аэрации не исключает влияния других факторов. Так глубокий минимум в годы обильного увлажнения, видимо, усугубляется повышенной засоленностью верховодки, а невысокий максимум 1956 года - дефицитом влаги в корнеобитаемом слое.

ДИНАМИКА "ПРОЧИХ" КОМПОНЕНТОВ

Primula longiscapa – розеточный мелкоукореняющийся вид умеренной солестойкости семенного размножения. Размножался лишь в годы опреснения верхней части почвенного профиля (1948-1950 гг. и 1959-1960 гг.), а в годы засушливого периода и первые годы обилия осадков (с 1952 по 1957 гг.) – в ценозе отсутствовал в связи с высокой концентрацией солей, "подтянутых" к поверхности почвы.

Hordeum brevisubulatum – рыхлокустовой среднеукореняющийся злак умеренной солестойкости (Куркин, 1964 б). В исходном обилии сохранялся до 1952 года, когда большая часть особей погибла, а немногие уцелевшие были крайне угнетены. После 4-х лет отсутствия (1953 – 1956) в 1957 году часть особей "ожила".

Puccinellia dolicholepis – плотнокустовой среднеукореняющийся злак с полным преобладанием генеративных побегов. Доминирует на корковостолбчатых солонцах-солончаках содового засоления (Куркин, 1957). В атмосферную засуху 1952 г. *Puccinellia* перешла в состояние лабильного покоя, из которого вышла после обильных осадков в июне следующего (1953) года, но была тотально повреждена саранчовыми в ходе отрастания. В последующие 3 года (1954-1956) шло восстановление исходного состояния (табл. 12).

Заключение

Хотя рассматриваемый фитоценоз приурочен к почвогрунтам с явным преобладанием сульфатов, в составе фитоценоза доминируют виды, избирательно поглощающие преимущественно хлориды. За счет этого идет постоянное фитогенное обогащение верхнего слоя ионами хлора, кардинально меняющими водный режим этого слоя: вместо потери воды на испарение идет постоянное насыщение влагой за счет ее гигроскопического поглощения из атмосферы. Это и предопределяет стабильно высокий процент термостатно-весовой влажности верхней трети почвенного профиля. Однако, доступность этой влаги растениям снижается в годы ее кристаллизации. Поэтому динамика доступной растениям влаги является здесь ведущим лимитирующим фактором. В средней части почвенного профиля факторы влажности и аэрации являются лимитирующими. А в нижней части почвенного профиля ведущим лимитирующим фактором является аэрация.

О глубине расположения поглощающей части корневых систем компонентов фитоценоза свидетельствует положение во времени максимумов и минимумов их проективного покрытия. Так о мелком укоренении *Plantago cornuti* свидетельствует приуроченность его максимума к обилию свободной влаги в 1959 и 1960 гг., а глубокого минимума - к преобладанию кристаллизации влаги в 1956 году. На среднее укоренение *Galatella biflora* указывает высокий максимум в 1954 году, когда в средней части почвенного профиля и влажность и аэрация были близки к оптимуму. О глубоком укоренении *Limonium gmelini* свидетельствует расположение максимума и минимума прямо противоположно таковому у *Plantago cornuti* (максимум в 1956 году, а минимум в 1959 и 1960 гг.).

Экосистемный анализ динамики компонентов фитоценоза позволяет физиологически уточнить и дополнить имеющиеся данные по динамике экологических факторов, а также парагенетически предсказать динамику тех факторов, которые непосредственно не учитывались, а в итоге синтезировать механизмы климатогенной динамики экосистемы как целого. Так, например, в 1956 г. мелкоукореняющийся *Plantago cornuti*, несмотря на обилие осадков, резко снизил свое обилие до минимума, а глубокоукореняющийся *Limonium gmelini* увеличил свое обилие до максимума, несмотря на дефицит влаги в его корнеобитаемом слое.

Экосистемный анализ вскрыл механизм этих "парадоксальных" реакций:

- 1) в засуху 1955 года ион Na подтянулся кверху и образовал с ионом SO_4 - Na_2SO_4 ;
- 2) последний в 1956 году в десятикратном размере кристаллизовал влагу осадков ($Na_2SO_4 \cdot 10H_2O$);
- 3) образовавшиеся крупные кристаллы "взрыхлили" верхний слой почвы;
- 4) резко улучшилась аэрация нижней части почвы за счет поступления воздуха и сверху (из кристаллизованной зоны) и снизу (из подпочвенного гипсоносного горизонта).

Литература

- Базилевич Н. И. Геохимия почв содового засоления. М.: Наука, 1965. 350 с.
- Голубев В. Н. Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи // Тр. Центральночерноземного заповедника им. В. В. Алехина. Воронеж, 1962. Вып. VI.
- Куркин К.А. Некоторые биоэкологические особенности осоки дернистой (*Carex caespitosa* L.) // Вестник МГУ, 1954. №12.
- Куркин К. А. Луга Барабы и их улучшение. М.: АН СССР, 1957.
- Куркин К.А. Обилие и жизненное состояние нитратофильных растений как индикатор богатства почвы нитратами // Бот. журн., 1964 а. Т.49. №8. С. 1119-1132.
- Куркин К. А. Цикл разногодичной изменчивости двух ценозов формации *Hordeum brevisubulatum* в условиях лесостепи Западной Сибири // Бюл. МОИП, Отд. биол., 1964 б. Вып. 4.
- Куркин К.А. Основные эколого-ценотические особенности эдификаторов торфянистых лугов (травяных болот) Барабинской лесостепи // Бот, журн., 1967. Т.52. №2.
- Куркин К. А. Летний и многолетний покой травянистых многолетников в 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. Т. 77. №6.
- Куркин К. А. О роли растительности галофитных лугов Барабы в солеобмене между верховодкой и почвой // Почвоведение, 1994. №5.

Куркин К.А. Взаимоотношения растений в луговых фитоценозах: особенности, типы, механизмы // Экология, 1998. №6.

Куркин К.А. Оценка засухоустойчивости травянистых многолетников в Барабинской лесостепи и Окской пойме // Бот. журн., 2004. Т. 89. №4.

Куркин К. А. Методика оценки продуктивности пастбищ Окской поймы на основе эколого-генетической классификации // Ботанический журнал: 2005. № 57

Куркин К. А. Анализ провокационных ситуаций для травянистых многолетников на лугах Барабинской лесостепи // Бот. журн., 2007. Т. 92. №8.

Куркин К. А. Дернообразующие виды луговых трав, динамика дернины, ее влияние на увлажнение и аэрацию почвы (в связи с теорией дернового процесса) // Бот. журн., 2009. Т. 94. № 11.

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-корнутаподорожникового луга в условиях Барабинской лесостепи // Бот. журн. - 2012. - Т. 97, № 10.

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. Т.43.№12.

Раменский Л.Г. Избранные работы. Л.:Наука, 1971.

Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971. 456 с.

Уранов А.А. О методе Друде // Бюл. МОИП. Отд. биол., 1935. Т. 41. Вып.1-2.

Kurkin K.A. Systems Approach to Studies of Nitrate Regime in Grassland Biogeocenoses // Oecologia Plantarum, 1977. Т. 12.