

## МОНИТОРИНГ АНТРОПОГЕННЫХ СУКЦЕССИЙ НА ФОНЕ КЛИМАТОГЕННЫХ ФЛУКТУАЦИЙ

До недавнего времени изучение динамики луговой растительности ограничивалось наблюдениями за ее естественной изменчивостью, связанной с флуктуациями по годам экотопических условий. Что же касается антропогенной динамики луговой растительности, имеющей, как правило, векторизированный сукцессионный характер, то она изучалась преимущественно методом пространственного моделирования — подбора пробных площадок на участках, экотопически однотипных, но предположительно находящихся на различных стадиях одной и той же антропогенной сукцессии.

Однако репрезентативность подобных исследований не может быть высокой, поскольку она зависит и от степени экотопической однотипности подбираемых участков, и от неизвестной степени однотипности исходных фитоценозов, и от неизвестной степени интенсивности, а также продолжительности на них антропогенных воздействий и т. д. и т. п. Не менее важно и то, что пространственное моделирование не позволяет изучить процесс сукцессии как таковой, его «механизмы», его динамику. А между тем нет никаких методических препятствий для непосредственного изучения антропогенных сукцессий на постоянных участках. При этом комплексный учет как флуктуационных изменений природных факторов, так и антропогенных воздействий позволяет изучить ход и механизмы антропогенных сукцессий фитоценозов.

В качестве примера мониторинга антропогенных сукцессий на фоне климатогенных флуктуаций привожу результаты наших 12-летних (с 1960 по 1971гг.) исследований хода антропогенных сукцессий луговой растительности различных фаций гривисто-лощинного комплекса в урочище «Ольхи», расположенного в центральной части поймы р. Оки, близ п. Солотча Рязанской обл. (Куркин, 1993, 1996, 1997).

Это урочище расположено в «чаше» обширной старичной излучины, бессточной вследствие окаймляющих ее пристаричных валов. Бессточность урочища усугублялась тем, что гривы в нем служили своего рода «переборками», препятствовавшими стоку остаточных полых вод из межгривных понижений после паводков. В 1958 и 1959 гг. урочище было осушено посредством магистрального канала, пересекавшего все гривы и лощины, и искусственных ложбин, предельно уположенных мелких осушителей с откосами 1:5, которые после схода паводка быстро сбрасывают остаточные полые воды в магистральный канал.

Все учеты растительности проводились на учетных площадках площадью 50м<sup>2</sup>, заложенных в 4-кратной повторности и стационарно закрепленных.

Мониторинг антропогенных сукцессий проводился по трем основным фациям данного гривисто-лощинного комплекса:

1-ая - особо долгопоемная, приуроченная к днищу обширного межгривного понижения и занятого до осушения приречновощево-манниковым фитоценозом;

2-ая - умеренно долгопоемная, приуроченная к межгривной ложине и занятая до осушения канареечниковым (с осоками) фитоценозом;

3-ая - умеренно короткопоемная (на гриве), занятая до осушения полидоминантным злаково-разнотравным фитоценозом.

На осушаемых лугах интегральным показателем их водного режима является динамика уровня почвенно-грунтовых вод (Куркин, 1967, 1968 а, б, 1976). На особо долгопоемном и умеренно долгопоемном лугах, исходно (до осушения) весьма разных по водному режиму, после осушения этот режим оказался практически однотипным (табл. 1).

Таблица 1

Динамика уровня почвенно-грунтовых вод (в сантиметрах от поверхности почвы) на пробных площадках особо долгопоемного (о. д.) и умеренно долгопоемного (у. д.) лугов после их осушения в 1959 г.

| Год  | Тип луга | Месяц                 |       |       |        |          |
|------|----------|-----------------------|-------|-------|--------|----------|
|      |          | май<br>(2-я половина) | июнь  | июль  | август | сентябрь |
| 1960 | о. д.    | 57                    | 68    | 117   | 147    | 138      |
|      | у. д.    | 55                    | 62    | 107   | 114    | 125      |
| 1961 | о. д.    | н. д.*                | 100   | 128   | 162    | 170      |
|      | у. д.    | 43                    | 94    | 126   | 148    | 170      |
| 1962 | о. д.    | 5                     | 53    | 45    | 30     | 38       |
|      | у. д.    | 18                    | 47    | 43    | 28     | 40       |
| 1963 | о. д.    | 19                    | 68    | 92    | 146    | 147      |
|      | у. д.    | 17                    | 60    | 90    | 132    | 143      |
| 1964 | о. д.    | 4                     | 74    | 122   | 105    | 129      |
|      | у. д.    | 16                    | 71    | 104   | н. д.  | 142      |
| 1965 | о. д.    | 6                     | 85    | 110   | 115    | н. д.    |
|      | у. д.    | 27                    | 76    | 100   | 114    | то же    |
| 1966 | о. д.    | 5                     | 55    | 100   | 125    | 122      |
|      | у. д.    | 24                    | н. д. | н. д. | 125    | 122      |
| 1967 | о. д.    | 9                     | 90    | 125   | 150    | 177      |
|      | у. д.    | 46                    | 94    | 143   | 163    | 173      |

\* Здесь и в последующих таблицах «н. д.»—нет данных.

Однотипность динамики уровня почвенно-грунтовых вод на этих двух фациях обусловлен тем, что ложбинный способ осушения обеспечил быстрый сброс остаточных полых вод после схода паводка и тем самым превратил режим паводкового увлажнения и особо долгопоемной фации и

умеренно долгопоемной фации в удлиненно среднепоемную. Это делает возможным и целесообразным дать для этих двух фаций общую для них по годам мониторинга характеристику климатогенных флуктуаций и антропогенных воздействий.

При мониторинге экзогенные воздействия полагается расчленять на природные и антропогенные с тем, чтобы реакции исследуемых объектов на природные воздействия «вынести за скобки» и таким образом выявить результаты антропогенных воздействий «в чистом виде». Однако сделать это практически невозможно, поскольку антропогенные факторы действуют на фитоценозы не изолированно от природных, а во взаимодействии с ними. Поэтому ниже дается совмещенная характеристика динамики природных и антропогенных воздействий, включающая динамику их взаимодействий.

1960 г. Продолжительность паводка — 23 дня (с 7 по 30 апреля). Засушливые июнь и особенно июль. Обилие осадков в августе. Подкормка удобрениями не проводилась.

1961 г. Начало паводка — 24 марта, уже 30 марта паводковые воды в основном сошли, однако учетные площадки оставались покрытыми тонким слоем воды. В этот период, несмотря на низкую температуру воды (+ 4°), началось отрастание бекмании: ее плавающие листья 1 апреля появились на поверхности воды. Вторая фаза паводка началась 2—3 и продолжалась до 21 апреля. Учетные площадки оставались покрытыми тонким слоем воды до 4 мая. Почти полное отсутствие осадков в конце мая—июне (при высоких температурах) сильно иссушило верхние слои почвы. Слабые осадки июля, августа и сентября увлажняли лишь дернину. Отава практически отсутствовала.

1962 г. Продолжительность паводка — 21 день (с 5 по 30 апреля). Обилие осадков в мае, июне и июле в сочетании с низкими температурами и высокой влажностью воздуха поддерживали переувлажнение почвы. Высокое стояние воды в Оке, водоприемнике и магистральном канале держало осушительные ложбины в подпоре. Следствием явилось очень близкое к поверхности стояние уровня почвенно-грунтовых вод.

1963 г. Паводок поздний — с 18 апреля по 9 мая. Учетные площадки освободились от воды 15 мая. Подкормка  $N_{50}P_{20}K_{60}$ . Теплый май и обилие осадков в июне создали оптимальные условия для формирования 1-го укоса. Ввиду засухи с 20 июля и до октября отава практически не отрастала.

1964 г. Паводок поздний — с 16 апреля по 5 мая. Учетные площадки освободились от воды 9 мая. Подкормка  $P_{20}K_{50}$  (азотные удобрения по техническим причинам не вносились). Дефицит осадков в июне. Обилие осадков после первого укоса (на 80 мм выше нормы).

1965 г. Паводка не было, однако благодаря обилию весенних осадков учетные площадки покрылись тонким слоем воды. Ранняя (1 мая) весенняя подкормка  $N_{50}P_{20}K_{60}$ . В июне — норма осадков. 20 июля подкормка под отаву ( $N_{33}$ ). Обилие осадков в конце июля —первой половине августа.

1966 г. Паводок ранний и продолжительный (с 27 марта по 27 апреля). До середины мая поверхность почвы на учетных площадках была покрыта тонким слоем воды. Весенняя подкормка

(15 мая) —  $N_{66}P_{20}K_{60}$ . Обилие осадков в июне. Подкормка под отаву (13 июля) —  $N_{33}$ . В послеукосный период (июль—август) — умеренный дефицит осадков (на 30 мм менее нормы).

1967 г. Продолжительность паводка — 27 дней (с 6 апреля по 3 мая). Весенняя подкормка (15 мая) —  $N_{66}P_{20}K_{60}$ . Май и начало июня — засушливые. Осадки во 2-й декаде июня. Дефицит осадков в послеукосный период: в конце июля — начале августа выпало около 25 мм осадков, но они увлажнили лишь верхние 10 см почвы. В августе — начале сентября почти ежедневно выпадали слабые морозящие дожди, но они лишь смачивали поверхность.

1968 г. Продолжительность паводка — 17 дней (с 5 по 22 апреля). Подкормка  $N_{66}P_{20}K_{60}$ . Осадки в начале мая. Почти полное отсутствие осадков (но при невысоких температурах) во 2-й половине мая и большей части июня. Частые, но слабые осадки в июле. Дефицит осадков в августе.

1969 г. Продолжительность основного паводка — 18 дней (с 12 по 30 апреля). На сходе паводок был искусственно удлинён на 4 суток (закрытием шлюза на магистральном канале в месте пересечения им высокой гривы). Подкормка  $N_{66}P_{20}K_{60}$ . Май и июнь — засушливые (но с похолоданиями). Дефицит осадков в июле и обилие их в августе.

1970 г. Самый продолжительный паводок — 34 дня (с 7 апреля по 11 мая). По техническим причинам он был удлинён шлюзованием ещё на 3 дня. Обильный наилот (290 ц/га против 64 — в 1966 г., 95 — в 1967 г., 14 — в 1968 г. и 5 ц/га в 1969 г.). Дефицит осадков в мае и июне компенсировался паводковой влагозарядкой. Обилие осадков в июле и ливневые дожди в августе.

Осушение резко изменило не только режим увлажнения луга, но и его режим поемности: из особо долгопоемного он превратился в удлинённо среднепоемный (по нашей шкале поемности — Куркин и др., 1986).

## Динамика экотопических и антропогенных факторов в течение периода исследований

Таблица 2

Уровень почвенно-грунтовых вод (в сантиметрах от поверхности почвы)

1960—1970 гг.

| Год  | Май (2-я половина) | Июнь | Июль | Август | Сентябрь |
|------|--------------------|------|------|--------|----------|
| 1960 | 57                 | 68   | 117  | 147    | 138      |
| 1961 | 28                 | 100  | 128  | 162    | 170      |
| 1962 | 5                  | 53   | 45   | 30     | 38       |
| 1963 | 19                 | 68   | 92   | 146    | 147      |
| 1964 | 4                  | 74   | 122  | 105    | 129      |

|   |      |    |     |     |     |
|---|------|----|-----|-----|-----|
| 1965  | 6    | 85 | 110 | 115 | н/о |
| 1966  | 5    | 55 | 100 | 125 | 122 |
| 1967  | 9    | 90 | 125 | 150 | 177 |
| 1968  | н/о* | 80 | 120 | 125 | 142 |
| 1969  | 46   | 90 | 130 | 145 | 160 |
| 1970  | 25   | 83 | 110 | 125 | 130 |
| * Здесь и в последующих таблицах «н/о» — не определяли. |      |    |     |     |     |

Ниже дается краткая характеристика режима паводков, увлажнения почвы и антропогенных воздействий.

Хотя условия произрастания обеих фаций (долгопоемной и умеренно долгопоемной) были равноценными, но ход их антропогенной сукцессии оказался весьма различным.

### **СУКЦЕССИОННАЯ ДИНАМИКА БЫВШЕЙ ОСОБО ДОЛГОПОЕМНОЙ ФАЦИИ**

До осушения в фитоценозе преобладали *Glyceria maxima* (манник большой) и *Equisetum fluviatile* (хвощ приречный) с участием бекмании и осок.

В первом после осушения году (1960) *Equisetum fluviatile* находился в усыхающем состоянии, а *Glyceria maxima* — в крайне угнетенном. В последующие годы они полностью исчезли из травостоя.

Таким образом, после осушения катастрофически быстро исчез исходный фитоценоз и на месте «ценотического вакуума» разыгралось конкурентное соревнование двух ярусно различных синузий: между приземной ползучеразнотравной синузией эксплерентов и верховозлаковой синузией нитрофилов (табл. 3).

На первой стадии этого соревнования победу одержали эксплеренты, которые обладают способностью чрезвычайно быстро занимать освободившееся пространство: они уже на второй после осушения год (1961 г.) имели 70 % проективного обилия, а на третий год достигли максимума - 71%. Синузия верховых злаков при этом имела соответственно лишь 6 и 11%.

Однако на второй стадии сукцессии (стадии конкурентного исключения) роли переменялись: светлюбивые эксплеренты ничего не могли противопоставить затеняющему воздействию нитрофильных верховых злаков, которые сначала медленно, а затем, благодаря азотным подкормкам на 11-ый после осушения год (1970) получили полное преобладание (93%). От синузии эксплерентов при этом осталось лишь 1,4%.

Таблица 3

Динамика конкурентного исключения синузии приземных эксплерентов синузией верховых злаков (% проективного обилия)

| Синузии                | Годы |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                        | 1961 | 1962 | 1963 | 1964 | 1965 | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 | 1970 |
| Приземных эксплерентов | 70   | 71   | 82   | 62   | 34   | 36   | 13   | 7    | 6    | 1,4  |
| Верховых злаков        | 6    | 11   | 13   | 20   | 35   | 41   | 57   | 69   | 80   | 93   |

### Динамика интегральных показателей растительности

Степень увлажнения (У), определяемая по составу растительности с помощью экологических таблиц Л. Г. Раменского и др. (1956), в ходе сукцессии снизилась с 86 в 1960 г. до 78 в 1971 г. (табл. 4). При этом характерен в целом поступательный ход снижения индекса «У», практически не зависящий от флюктуаций по годам экотопических условий. Так, переувлажнение летом 1962 г. не привело к повышению индекса увлажнения ни в самом 1962, ни в последующем 1963 г. Видимо, динамика «У» отражает не столько колебания экотопических условий, сколько сукцессионный процесс перестройки экологического состава растительности.

Таблица 4

### Динамика интегральных показателей растительности

| Год  | Степень увлажнения «У» | Травостой (1-й укос) |             | Урожайность сена, ц/га |            |
|------|------------------------|----------------------|-------------|------------------------|------------|
|      |                        | высота, см           | покрытие, % | 1-го укоса             | 2-го укоса |
| 1960 | 86                     | н/о                  | н/о         | н/о                    | —          |
| 1961 | 85                     | »                    | »           | 13,5                   | —          |
| 1962 | 85                     | 36                   | 87          | 27                     | —          |
| 1963 | 84                     | 42                   | 85          | н/о                    | —          |
| 1964 | 83                     | 37                   | 72          | 32                     | 2          |
| 1965 | 81,5                   | 38                   | 75          | 32                     | 10         |
| 1966 | 81                     | 41                   | 83          | 52                     | 16         |
| 1967 | 81                     | 48                   | 84          | 55                     | 12         |
| 1968 | 79                     | 55                   | 83          | 57                     | 11         |
| 1969 | 80                     | 58                   | 84          | 59                     | 21         |

|      |    |    |    |    |     |
|------|----|----|----|----|-----|
| 1970 | 80 | 63 | 88 | 71 | н/о |
| 1971 | 78 | 60 | 86 | 66 | »   |

Высота основной массы травостоя имела тенденцию к нарастанию: с 36 см в 1962 до 63 в 1970 г. Это определялось сменой первоначально разросшихся видов ползучего разнотравья верховыми злаками, а в дальнейшем — применением повышенных доз азотных удобрений. Динамика урожайности 1-х укосов имела аналогичную направленность: она возросла с 16 ц/га в 1961 до 71—в 1970 г., т. е. в 4,5 раза (табл. 4).

Урожайность отавы (2-го укоса) определялась прежде всего потенциальной отавностью фитоценоза. До 1965 г. в связи с преобладанием ползучего разнотравья отава практически не отрастала. И даже в 1964 г., характеризовавшемся особым обилием осадков в послеукосный период, она составила всего 2 ц/га. Однако после того как в фитоценозе стали превалировать верховые злаки, урожайность отавы возросла до 11—21 ц/га. На этой (верховозлаковой) стадии сукцессии урожайность отавы уже коррелировала с количеством осадков в послеукосный период.

#### **Динамика видов приземных эксплерентов**

Динамику видов этой синузии целесообразно разделить на два временных отрезка (стадии):

1-ый - господства эксплерентной. синузии;

2-ой - конкурентным исключением ее верховозлаковой синузией.

Стадия господства эксплерентов продолжалась с 1960 по 1964 гг. Ценотическая граница между первым отрезком (стадией) и вторым временным отрезком (стадией) при переходе от 1964 г. к 1965 г. выражена достаточно четко: синузия верховых злаков увеличила свое суммарное проективное покрытие с 19,5% в 1964 г. до 35% в 1965 г., а синузия приземных эксплерентов, напротив, снизила его при этом с 62% до 34% (табл. 5).

Таблица 5

Динамика основных "участников" антропогенной сукцессии в 1960 - 1971 гг.

| Вид  | 1960                      | 1961              | 1962               | 1963                | 1964              | 1965              | 1966                | 1967               | 1968                    | 1969                           | 1970                      | 1971                           |
|--|---------------------------|-------------------|--------------------|---------------------|-------------------|-------------------|---------------------|--------------------|-------------------------|--------------------------------|---------------------------|--------------------------------|
| ЭКСПЛЕРЕНТНАЯ СИНУЗИЯ (ползучеразнотравная)                        |                           |                   |                    |                     |                   |                   |                     |                    |                         |                                |                           |                                |
| <i>Potentilla anserina</i>   | $\frac{29,4}{\text{н/о}}$ | $\frac{30}{24}$   | $\frac{26,6}{6}$   | $\frac{6,1}{1,9}$   | $\frac{3,1}{0,2}$ | $\frac{1,5}{0,3}$ | $\frac{1,9}{0,4}$   | $\frac{0,9}{0,3}$  | $\frac{0,5}{0,1}$       | $\frac{0,3}{—}$                | $\frac{0,1}{\text{н/о}}$  | $\frac{\text{un}}{\text{н/о}}$ |
| <i>Ranunculus repens</i>   | $\frac{4,8}{\text{н/о}}$  | $\frac{20}{20}$   | $\frac{10,3}{4}$   | $\frac{24}{8}$      | $\frac{14,2}{1}$  | $\frac{12}{1}$    | $\frac{11,5}{1}$    | $\frac{5,8}{0,9}$  | $\frac{0,9}{—}$         | $\frac{0,7}{—}$                | $\frac{0,2}{\text{н/о}}$  | $\frac{\text{un}}{\text{н/о}}$ |
| <i>Agrostis stolonifera</i>  | $\frac{1,3}{\text{н/о}}$  | $\frac{10}{12}$   | $\frac{14}{12}$    | $\frac{13}{13}$     | $\frac{14}{12}$   | $\frac{2,5}{0,7}$ | $\frac{1,8}{0,2}$   | $\frac{0,2}{—}$    | $\frac{—}{—}$           | $\frac{—}{—}$                  | $\frac{—}{\text{н/о}}$    | $\frac{—}{\text{н/о}}$         |
| <i>Stellaria palustris</i>   | $\frac{—}{\text{н/о}}$    | $\frac{10}{7}$    | $\frac{11,8}{8,5}$ | $\frac{28}{22}$     | $\frac{16,5}{17}$ | $\frac{6}{5,6}$   | $\frac{4,4}{7}$     | $\frac{0,4}{0,4}$  | $\frac{—}{—}$           | $\frac{—}{—}$                  | то же                     | то же                          |
| <i>Lysimachia nummularia</i>                                       | то же                     | $\frac{—}{—}$     | $\frac{8,3}{1}$    | $\frac{9,5}{2,3}$   | $\frac{13}{0,3}$  | $\frac{12}{0,4}$  | $\frac{9,3}{1,8}$   | $\frac{0,3}{0,2}$  | $\frac{\text{гг}}{0,1}$ | $\frac{\text{гг}}{\text{ед.}}$ | »                         | »                              |
| <i>Glechoma hederacea</i>  | »                         | $\frac{—}{—}$     | $\frac{—}{—}$      | $\frac{1,0}{0,1}$   | $\frac{1,2}{—}$   | $\frac{1}{0,1}$   | $\frac{7,3}{0,9}$   | $\frac{5,1}{1,1}$  | $\frac{5,5}{0,5}$       | $\frac{5,1}{0,5}$              | $\frac{1,1}{\text{н/о}}$  | $\frac{2,3}{\text{н/о}}$       |
| Всего по синузии   | $\frac{35,5}{\text{н/о}}$ | $\frac{70}{63}$   | $\frac{71}{31,5}$  | $\frac{81,8}{47,3}$ | $\frac{62}{30,5}$ | $\frac{34}{8}$    | $\frac{36,2}{11,3}$ | $\frac{12,7}{2,9}$ | $\frac{6,9}{0,7}$       | $\frac{6,1}{0,5}$              | $\frac{1,4}{\text{н/о}}$  | $\frac{2,3}{\text{н/о}}$       |
| СИНЭДИФИКАТОРНАЯ СИНУЗИЯ (экологически актуальных верховых злаков) |                           |                   |                    |                     |                   |                   |                     |                    |                         |                                |                           |                                |
| <i>Poa palustris</i>   | $\frac{1,2}{\text{н/о}}$  | $\frac{2,5}{5,3}$ | $\frac{4,3}{10}$   | $\frac{6,3}{11}$    | $\frac{9}{31}$    | $\frac{8}{22}$    | $\frac{15,6}{34}$   | $\frac{27}{32}$    | $\frac{29}{32}$         | $\frac{31}{41}$                | $\frac{24,3}{\text{н/о}}$ | $\frac{30,6}{\text{н/о}}$      |



|                                |                   |                    |                    |                     |                   |                   |                     |                    |                     |                   |                    |                    |
|--------------------------------|-------------------|--------------------|--------------------|---------------------|-------------------|-------------------|---------------------|--------------------|---------------------|-------------------|--------------------|--------------------|
| <i>Elytrigia repens</i>        | $\frac{sol}{н/о}$ | $\frac{1,5}{3,7}$  | $\frac{2,8}{6,9}$  | $\frac{3,6}{4,5}$   | $\frac{6,5}{16}$  | $\frac{25}{40}$   | $\frac{22}{17}$     | $\frac{27}{16}$    | $\frac{35,6}{25}$   | $\frac{32}{25}$   | $\frac{43}{н/о}$   | $\frac{41}{н/о}$   |
| <i>Beckmannia eruciformis</i>  | $\frac{6,3}{н/о}$ | $\frac{1,5}{5,3}$  | $\frac{4}{16}$     | $\frac{3,5}{13}$    | $\frac{4}{6}$     | $\frac{2}{3,5}$   | $\frac{3,1}{7,4}$   | $\frac{2,5}{10}$   | $\frac{4,3}{3,7}$   | $\frac{17,4}{16}$ | $\frac{26,5}{н/о}$ | $\frac{14,1}{н/о}$ |
| Всего по синузии               | $\frac{7,5}{н/о}$ | $\frac{5,5}{14,3}$ | $\frac{11}{33}$    | $\frac{13,4}{28,5}$ | $\frac{19,5}{53}$ | $\frac{35}{65,5}$ | $\frac{40,8}{58,4}$ | $\frac{56,5}{58}$  | $\frac{68,9}{60,7}$ | $\frac{80,4}{82}$ | $\frac{93,3}{н/о}$ | $\frac{85,7}{н/о}$ |
| АССЕКТАТОРНАЯ СИНУЗИЯ          |                   |                    |                    |                     |                   |                   |                     |                    |                     |                   |                    |                    |
| Инвазионная группа             |                   |                    |                    |                     |                   |                   |                     |                    |                     |                   |                    |                    |
| <i>Phleum pratense</i>         | $\frac{—}{н/о}$   | $\frac{—}{—}$      | $\frac{—}{—}$      | $\frac{un}{0,6}$    | $\frac{—}{—}$     | $\frac{—}{3}$     | $\frac{0,3}{—}$     | $\frac{0,7}{1,3}$  | $\frac{2,8}{6,3}$   | $\frac{2,1}{1,8}$ | $\frac{0,6}{н/о}$  | $\frac{2,9}{н/о}$  |
| <i>Alopecurus pratensis</i>    | то же             | то же              | то же              | $\frac{—}{—}$       | то же             | $\frac{—}{—}$     | $\frac{0,3}{1,3}$   | $\frac{0,5}{1,5}$  | $\frac{0,2}{—}$     | $\frac{0,5}{0,9}$ | $\frac{3,8}{н/о}$  | $\frac{2,5}{н/о}$  |
| <i>Cirsium arvense</i>         | »                 | »                  | »                  | $\frac{—}{0,2}$     | $\frac{0,9}{2,6}$ | $\frac{6}{4,9}$   | $\frac{2,6}{1,7}$   | $\frac{4}{3,3}$    | $\frac{6}{5,3}$     | $\frac{2,1}{1,4}$ | $\frac{2,3}{н/о}$  | $\frac{3}{н/о}$    |
| Итого по группе                | »                 | »                  | »                  | $\frac{un}{0,8}$    | $\frac{0,9}{2,6}$ | $\frac{6}{7,9}$   | $\frac{3,2}{3}$     | $\frac{5,2}{6,1}$  | $\frac{9}{11,6}$    | $\frac{4,7}{4,1}$ | $\frac{6,7}{н/о}$  | $\frac{8,4}{н/о}$  |
| Флуктуирующая группа           |                   |                    |                    |                     |                   |                   |                     |                    |                     |                   |                    |                    |
| <i>Vicia cracca</i>            | $\frac{0,1}{н/о}$ | $\frac{0,2}{—}$    | $\frac{0,2}{—}$    | $\frac{0,2}{0,4}$   | $\frac{0,2}{1,3}$ | $\frac{0,7}{1,5}$ | $\frac{1,3}{0,5}$   | $\frac{2,2}{1,7}$  | $\frac{2,6}{6,4}$   | $\frac{2}{0,7}$   | $\frac{1,7}{н/о}$  | $\frac{0,9}{н/о}$  |
| <i>Phalaroides arundinacea</i> | $\frac{0,6}{н/о}$ | $\frac{1,5}{3}$    | $\frac{2,2}{7,6}$  | $\frac{5}{10}$      | $\frac{4}{9}$     | $\frac{4}{8}$     | $\frac{5,2}{6,5}$   | $\frac{4,8}{12,3}$ | $\frac{2,5}{6,8}$   | $\frac{3,9}{4,8}$ | $\frac{3,9}{н/о}$  | $\frac{2,3}{н/о}$  |
| <i>Carex vulpina</i>           | $\frac{1}{н/о}$   | $\frac{0,7}{6,5}$  | $\frac{0,8}{10,6}$ | $\frac{3,4}{4,4}$   | $\frac{3,2}{—}$   | $\frac{—}{—}$     | $\frac{2,8}{2,7}$   | $\frac{2,9}{6}$    | $\frac{0,2}{1,3}$   | $\frac{0,3}{2,1}$ | $\frac{0,7}{н/о}$  | $\frac{0,2}{н/о}$  |

|   |                          |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                              |                             |                               |                                |
|---|--------------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|---------------------|------------------------------|-----------------------------|-------------------------------|--------------------------------|
| <i>Achillea cartilaginea</i>                | $\frac{0,9}{\text{н/о}}$ | $\frac{3}{4,3}$     | $\frac{2,8}{4}$     | $\frac{2,1}{1,9}$   | $\frac{4,3}{2,2}$   | $\frac{1,5}{1,7}$   | $\frac{2,6}{2,8}$   | $\frac{2,8}{4,7}$   | $\frac{1,7}{3,2}$            | $\frac{0,8}{0,8}$           | $\frac{0,3}{\text{н/о}}$      | $\frac{\text{нп}}{\text{н/о}}$ |
| Итого по группе                             | $\frac{2,6}{\text{н/о}}$ | $\frac{5,4}{13,8}$  | $\frac{6}{22,2}$    | $\frac{10,7}{16,7}$ | $\frac{11,7}{12,5}$ | $\frac{6,2}{11,2}$  | $\frac{11,9}{12,5}$ | $\frac{12,7}{24,7}$ | $\frac{7,0}{17,7}$           | $\frac{7,0}{8,2}$           | $\frac{6,6}{\text{н/о}}$      | $\frac{3,4}{\text{н/о}}$       |
| Исчезающая группа (экологически реликтовая) |                          |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                     |                              |                             |                               |                                |
| <i>Carex acuta</i>                          | $\frac{2,2}{\text{н/о}}$ | $\frac{0,5}{4,5}$   | $\frac{0,7}{7,7}$   | $\frac{1,6}{9,6}$   | $\frac{1,3}{8,6}$   | $\frac{0,6}{1,8}$   | $\frac{0,4}{1,3}$   | $\frac{0,2}{0,1}$   | $\frac{\text{rr}}{\text{—}}$ | $\frac{\text{—}}{\text{—}}$ | $\frac{\text{—}}{\text{н/о}}$ | $\frac{\text{—}}{\text{н/о}}$  |
| <i>Symphytum officinale</i>                 | $\frac{0,8}{\text{н/о}}$ | $\frac{10}{7}$      | $\frac{9}{6}$       | $\frac{7,2}{2,1}$   | $\frac{2,9}{1,5}$   | $\frac{6}{5,3}$     | $\frac{4,1}{2,3}$   | $\frac{0,4}{1,6}$   | $\frac{\text{—}}{1,5}$       | $\frac{\text{—}}{1,2}$      | $\frac{\text{—}}{\text{н/о}}$ | $\frac{\text{—}}{\text{н/о}}$  |
| Итого по группе                             | $\frac{3}{\text{н/о}}$   | $\frac{10,5}{11,5}$ | $\frac{9,7}{13,7}$  | $\frac{8,8}{11,7}$  | $\frac{3,2}{10,1}$  | $\frac{6,6}{7,1}$   | $\frac{4,5}{3,6}$   | $\frac{0,6}{1,7}$   | $\frac{\text{rr}}{1,5}$      | $\frac{\text{—}}{1,2}$      | $\frac{\text{—}}{\text{н/о}}$ | $\frac{\text{—}}{\text{н/о}}$  |
| Всего по синузии                            | $\frac{5,6}{\text{н/о}}$ | $\frac{15,9}{25,3}$ | $\frac{15,7}{35,9}$ | $\frac{19,5}{29,2}$ | $\frac{15,8}{25,2}$ | $\frac{18,8}{26,2}$ | $\frac{19,6}{19,1}$ | $\frac{18,6}{32,5}$ | $\frac{16}{30,8}$            | $\frac{11,7}{13,7}$         | $\frac{13,3}{\text{н/о}}$     | $\frac{11,8}{\text{н/о}}$      |

Примечание. В числителе – проективное обилие (%), в знаменателе – процент от веса сена, н.д. – нет данных

На стадии господства эксплерентов они реагировали на флуктуации по годам условий произрастания неоднозначно - в соответствии с присущими им биоэкоморфологическими особенностями.

Так нитрофильный *Ranunculus repens* (лютик ползучий) «на старте» в 1960 г. имел 5% проективного обилия. В засушливом 1961 г. - 20%, в аномально дождливом и холодном 1962 г. - лишь 10% , в благоприятном и с азотной подкормкой 1963 г. - 24% и в 1964 г. без подкормки азотом - 14%.

Самая приземистая *Potentilla anserina* (гусиная лапка) уже «на старте» в 1960 г. имела 29% проективного обилия, в 1961 г. - 30%, в 1962 г. - 27% , а в благоприятном 1963 г. попала в затенение - лишь 6%.

*Agrostis stolonifera* (полевица побегообразующая) «на старте» имела 1% проективного обилия, в 1962 - 1964 гг. держалась на уровне 14%, резко снизив обилие в 1965 г. до 2,5%.

*Stellaria palustris* (звездчатка болотная) «на старте» отсутствовала, появилась в 1961 г. (10%), достигла максимума в 1963 г. (28%) и резко снизила свое проективное обилие в 1965 г. (6%).

*Lysimachia nummularia* (луговой чай) «на старте» также не было. Он появился в 1961 г. (0,9%). Слабо выраженный максимум его был в 1964 г. (13%) - при отсутствии подкормки азотом.

Нитратофил *Glechoma hederacea* (будра плющевидная) появилась лишь в 1963 г. и до 1966 г. имела лишь 1% проективного обилия.

На второй стадии сукцессии динамика эксплерентов была более однозначной и сводилась к их конкурентному исключению нарастающей синузией верховых злаков. Но динамика их элиминации была различной.

*Potentilla anserina*, будучи наиболее приземистой, показала высокую живучесть в условиях нарастающего затенения: имея в 1965 г. лишь 1,5% проективного обилия, она достигла тотального затенения в 1970 г. Если учесть, что в первом же после осушения 1960 г. она уже имела 29% проективного обилия, то можно предположить, что она при нарастающем затенении может переходить в состояние многолетнего полупокоя, сохраняя жизнеспособность своих спящих почек, способных взрывообразно пробуждаться при осветлении.

*Ranunculus repens* до 1967 г. сохранял свое проективное обилие на уровне свыше 10%, но затем ускорено снижал его и в 1970 г. имел лишь 0,2%.

В отличие от этого, нитратофильная и теневыносливая *Glechoma hederacea* по 1969 г. включительно имела обилие свыше 5% и только в 1970 г. снизила его до 1%.

В отличие от видов так или иначе доживших до тотального затенения 1970 г., *Agrostis stolonifera*, *Stellaria palustris* и *Lysimachia nummularia* с 1966 г. начали катастрофически изреживаться и в 1968 г. полностью исчезли.

## **Динамика видов синэдификаторной синузий верховых экотопически актуальных злаков**

Данная синузия именуется синэдификаторной, поскольку каждый из трех включенных в нее видов по своим потенциям не является виолентом, но в данной антропогенно трансформированной ситуации они сокупно играют роль коллективного эдификатора, конкурентно исключаящего синузию эксплерентов.

Ведущим в верховозлаковой синузии является *Elytrigia repens* (пырей ползучий) - нитратофильный длиннокорневищный злак. Факторы, стимулирующие рост его зеленых побегов и плагиотропных корневищ различны: для роста первых требуется много азота нитратов, а для вторых - азот практически не требуется. Зеленые транспирирующие побеги обеспечиваются влагой из корнеобитаемого слоя почвы. Плагиотропные корневища влагу практически не расходуют, но для их укоренения необходимо обилие влаги на глубине размещения корневищ. С другой стороны, рост зеленых побегов и корневищ взаимообуславливают динамику друг друга: зеленые побеги обеспечивают рост корневищ, поставляя им безазотистые продукты фотосинтеза, а корневища, в свою очередь, образуя все новые узлы кущения создают основу для нарастания числа зеленых побегов.

В исходном фитоценозе до осушения *Elytrigia repens* отсутствовал и потому в первый год после осушения он имел минимальное обилие.

До 1965 г. проективное обилие *Elytrigia repens* постепенно нарастало, при этом весьма медленными темпами. Но в 1965 г. произошло скачкообразно резкое его повышение: с 6% в 1964 г. до 25% в 1965 г. Поскольку в 1964 г. азот не вносился, а его послеукосный период был обилен осадками, есть все основания полагать, что именно в этот период произошло интенсивное нарастание корневищ, обеспечившее резкое повышение обилия *Elytrigia* в 1965 г.

Все последующие 4 года (1966, 1967, 1968 и 1969 гг.) характеризовались засушливыми послеукосными периодами. Поэтому *Elytrigia* «вынужден» был вести рост корневищ в первую половину лета, совмещая его с ростом зеленых побегов.

Поскольку он в 1965 г. израсходовал много спящих почек, в 1966 г. его проективное обилие снизилось до 22%, но за счет ежегодного прироста корневищ оно возросло в 1967 г. до 27%, а в 1968 г. аж до 36%. Но за этим естественно последовало в 1969 г. снижение до 32%.

В 1970 г. проективное обилие *Elytrigia* возросло до 43%. Это максимальное обилие было обусловлено не максимальной продолжительностью паводка, а обильным наилком, наглядно подтвердившим аллювиофильность *Elytrigia*.

*Poa palustris* (мятлик болотный) в 1960 г. имел больше 1% проективного обилия. Нарастание проективного обилия по годам в отличие от *Elytrigia* шло равномерно. К 1969 г. они пришли с практически равным проективным обилием (31 и 32%). Это показывает, что *Poa palustris* столь же

отзывчив на ежегодные подкормки азотом, а также то, что в данной ситуации *Elytrigia* и *Poa* не конкурируют друг с другом, а параллельно и совместно наращивают затенение эксплерентной синузии. Но в 1970 г. *Poa* в противоположность *Elytrigia* снизил свое проективное обилие с 31% до 24%, что отражает его отрицательную реакцию на обильный наилок.

Для того чтобы понять своеобразную динамику проективного обилия *Beckmannia eruciformis* (бекманния обыкновенная), необходимо учесть три ее биоэкологические особенности. Первая — необычайно высокая устойчивость к длительному паводковому затоплению. При этом остаточная поемность, которая для других видов является критическим периодом, *Beckmannia* используется для развития плавающих листьев и получения, таким образом, конкурентного преимущества во времени (Куркин, Крылова, 1978; Куркин и др., 1986). Вторая особенность *Beckmannia* состоит в ее весьма высокой отзывчивости на улучшение режима азотного питания, что позволяет относить ее к нитрофилам. Об этом свидетельствуют наши опыты по омоложению лугов с участием *Beckmannia* (Куркин, 1963; и др.): мощность ее особей, угнетенных в целинном травостое, при омоложении лугов фрезерованием возрастала в 30—50 раз! И наконец, третья особенность *Beckmannia* заключается в том, что после 1-го укоса она, как правило, переходит в состояние покоя. Именно это позволяет ей «уходить» от послеукосного иссушения почвы, что и объясняет ее обилие в степных лиманах и подах, сильно иссушаемых во второй половине лета. Имеющиеся в нашем распоряжении данные показывают, что провокационными для *Beckmannia* факторами, нарушающими ее послеукосный покой, являются осадки июля (сразу после скашивания). Если же июль засушливый, а осадки выпадают лишь в августе, то послеукосный покой *Beckmannia* существенно не нарушается.

В исходном фитоценозе (до осушения) *Beckmannia* была обильна. В 1960 г. (первый год после осушения) ее проективное обилие составляло 6,3 %, но в 1961 г. оно снизилось до 1,5%. Это понижение было связано с провокационным для *Beckmannia* двухтактным паводком.

*Beckmannia* «преждевременно» развила плавающие на мелкой воде листья, которые были затоплены новой (апрельской) волной паводка.

Засушливые условия лета того же 1961 г. и нормальный паводок в 1962 г. способствовали частичному восстановлению обилия *Beckmannia* до 4%. На этом уровне оно держалось в 1963 и 1964 гг. Однако обилие осадков в послеукосный период 1964 г. нарушило послеукосный покой *Beckmannia*, что в совокупности с отсутствием в 1965 г. паводка снизило в этом году обилие *Beckmannia* до 2%. Осадки в послеукосный период этого года вновь нарушили послеукосный покой *Beckmannia*.

Последующие 3 года (1966, 1967 и 1968гг.) характеризовались засушливыми периодами и мае-июне, и в послеукосный период. Дефицит осадков мая-июня держал в эти годы проективное обилие *Beckmannia* на низком уровне (3 - 4%), а дефицит осадков в послеукосные периоды благоприятствовал ее послеукосному покою. Но если нарушение этого покоя *Beckmannia* явно снижает ее последующее обилие, то не нарушенный покой не вызывает повышение ее обилия, а

ведет к образованию в узлах кущения *Beckmannia* спящих почек. Накопившаяся за эти годы масса спящих почек «проснулась», вызвав взрывообразное повышение проективного обилия *Beckmannia* до 17,4% в 1969 г. и до 26,5% в 1970 г. Снижение в 1971 г. ее обилия до 14,1% связано с обилием осадков в послеукосный период 1970 г.

### Динамика прочих видов («ассектаторов»)

Эта категория включает высокорослые виды с расположением листового аппарата на уровне такового синэдификаторной синузии или даже возвышаясь над ним (*Phalaroides arundinacea*). Однако ассектаторы в отличие от синэдификаторов по ходу сукцессии не прогрессировали, поскольку создавшиеся экотопические условия им не благоприятствовали. Виды, включенные в эту категорию, экологически разнородны, что отражается на их динамике и позволяет разделить их на три группы: инвазионную, флуктуирующую и исчезающую.

Инвазионная группа включает виды, которых не было в исходном (до осушения) ценозе. Это *Phleum pratense* (тимофеевка луговая), *Alopecurus pratensis* (лисохвост луговой) и *Cirsium arvense* (бодяк полевой). Они появились в ценозе лишь в 1963 г. и далее флуктуировали. Следует отметить, что затяжной и притом искусственно удлиненный паводок 1970 г. выявил различную реакцию на него у видов группы. Так *Phleum pratense* имея в 1969 г. 2,1% проективного обилия, снизила его до 0,6% в 1970 г., а *Alopecurus pratensis*, имея в 1969 г. всего лишь 0,5%, в 1970 г. увеличил его до 3,8%.

Флуктуирующая группа включает виды, которые имелись в исходном фитоценозе и, флуктуировав, сохранились до конца периода мониторинга. Это *Vicia cracca* (мышинный горошек), *Phalaroides arundinacea* (канареечник тростниковидный), *Carex vulpina* (осока лисья) и *Achillea cartilaginea* (тысячелистник хрящеватый).

*Phalaroides arundinacea* в 1960 г. (первый год после осушения) был представлен рассеянными, малопобеговыми особями и имел лишь 0,6% проективного обилия.

Однако условия переувлажнения 1962 г., видимо, способствовали его вегетативному возобновлению и превращению в 1963 г. малопобеговых особей в округлые куртины вегетативного происхождения. За счет этого, проективное обилие *Phalaroides arundinacea* возросло в 1963 г. до 5%. На уровне 4-5% оно держалось по 1967 г. включительно, а затем начало снижаться. В прогнозе *Phalaroides* должен полностью исчезнуть ввиду того, что срок жизни его вегетативных куртин - порядка 10 лет, а условия для семенного возобновления отсутствуют. Следует отметить, что под изреживающимся пологом канареечниковых куртин «нашла себе убежище» *Glechoma hederacea* - от нарастающего затенения синэдификаторной синузией.

*Carex vulpina*: на старте - 1% , на финише - 0,2%.

*Achillea cartilaginea*: на старте - 0,9%, в годы мониторинга - 2-3%, на финише – единично.

Исчезающая группа включает экологически реликтовые виды, которые имелись в исходном ценозе и полностью выпали из его состава до окончания мониторинга. Это *Carex acuta* (осока острая) и *Symphytum officinale* (окопник лекарственный).

### СУКЦЕССИОННАЯ ДИНАМИКА ФАЦИИ УМЕРЕННО ДОЛГОПОЕМНОГО ЛУГА

Как было показано выше (табл. 1), ложбинным способом осушения для особо долгопоемного луга и умеренно долгопоемного луга был создан не только равноценный режим поемности, но и практически одинаковый режим послепагодкового увлажнения. Однако динамика их антропогенной сукцессии оказалась существенно различной.

Фитоценоз особо долгопоемного луга (приречнохвощово-манниковый) до осушения имел фитоиндекс увлажнения ("У) равный 102. На второй год после осушения доминанты исходного фитоценоза полностью погибли, а на их месте возник фитоценоз ценофобных эксплерентов, фитоиндекс которого равен 85.

Фитоценоз умеренно долгопоемного луга (канареечниковый с осоками) перед осушением имел фитоиндекс увлажнения - 90, и на второй год после осушения он не изменился - остался равным 90 (табл. 6).

Таблица 6

Динамика фитоиндексов увлажнения осушенных лугов

| Год         | Фитоиндекс увлажнения (степень) |                       |                         |
|-------------|---------------------------------|-----------------------|-------------------------|
|             | особо долгопоемный              | умеренно долгопоемный | удлиненно среднепоемный |
| До осушения | 102                             | 90                    | 79                      |
| 1961        | 85                              | 90                    | 78                      |
| 1962        | 85                              | 83                    | 69                      |
| 1963        | 84                              | 86                    | 76                      |
| 1964        | 83                              | 84                    | 74                      |
| 1965        | 81,5                            | 82                    | н. д.                   |
| 1966        | 81                              | 78                    | 73                      |
| 1967        | 81                              | 74,5                  | 73                      |
| 1968        | 79                              | 72                    | н. д.                   |

|      |    |      |       |
|------|----|------|-------|
| 1969 | 80 | 74   | то же |
| 1970 | 80 | 77,5 | »     |
| 1971 | 78 | 73   | »     |

Такая устойчивость фитоиндекса увлажнения умеренно долгопоемного луга связана с тем, что эдификатор его фитоценоза (*Phalaroides arundinacea*) и его спутники после осушения не погибли, а лишь перешли в угнетенное состояние, сохранив ценотическую замкнутость, и тем самым, препятствуя инвазии эксплерентов.

Динамика *Phalaroides arundinacea* (канареечника тростникового). В исходном фитоценозе (до осушения) *Phalaroides arundinacea* имел полное преобладание (70—80% проективного обилия). В первый после осушения и притом засушливый год (1960) проективное обилие его снизилось до 65%, а в следующий также засушливый год (1961) — почти до 30%. В 1962 г. проективное обилие несколько возросло и удержалось на этом уровне в 1963 г. (табл. 7). В 1964 оно снизилось до 24%, а в 1965 г., когда паводка не было, — до 11%. На этом уровне проективное обилие *Phalaroides arundinacea* держалось в течение последующих четырех лет. Однако в 1970 г., после аномально длительного паводка, проективное обилие *Phalaroides* возросло до 23%, но уже в следующем 1971, характеризовавшемся малым паводком и засушливостью, катастрофически резко снизилось до 5%.

Таблица 7

Динамика проективного обилия (%) компонентов растительности бывшего умеренно долгопоемного луга в 1961—1971 гг.

| Вид                             | Год  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|---------------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|                                 | 1961 | 1962 | 1963 | 1964 | 1965 | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 | 1970 | 1971 |
| <i>Phalaroides arundinacea</i>  | 31   | 38   | 35   | 24   | 11   | 10   | 14   | 11   | 13   | 22,5 | 5    |
| <i>Poa palustris</i>            | 1,5  | 2    | 8    | 10   | 20   | 26   | 41   | 54   | 61   | 41   | 57   |
| Итого эдификаторов              | 32,5 | 40   | 43   | 34   | 31   | 36   | 55   | 65   | 74   | 63,5 | 62   |
| Приземные эксплеренты           |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Agrostis stolonifera</i>     | 12   | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    | —    |
| <i>Stellaria palustris</i>      | 2    | 10   | 15   | 9,5  | 10   | 5    | 1    | —    | —    | —    | —    |
| <i>Lysimachia nummularia</i>    | —    | 5    | 34   | 29   | 29   | 10,5 | rr   | —    | —    | —    | —    |
| <i>Glechoma hederacea</i>       | —    | 3    | 5    | 14   | 12,5 | 4,5  | 6    | 7,5  | 10   | 1,3  | 5,5  |
| <i>Taraxacum officinale</i>     | —    | 0,1  | —    | —    | —    | 0,7  | 1,3  | 1    | 0,8  | 5    | 4    |
| Итого эксплерентов              | 14   | 18,1 | 54   | 52,5 | 51,5 | 20,7 | 8,3  | 8,5  | 10,8 | 6,3  | 9,5  |
| Эдификаторы+<br>эксплеренты     | 46,5 | 58,1 | 97   | 86,5 | 82,5 | 56,7 | 63,3 | 73,5 | 84,8 | 69,8 | 71,5 |
| Группа инвазионных ассектаторов |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |



|                                   |     |     |      |      |     |      |      |      |        |      |      |
|-----------------------------------|-----|-----|------|------|-----|------|------|------|--------|------|------|
| <i>Elytrigia repens</i>           | —   | —   | —    | —    | —   | —    | rr   | 1    | 5,1    | 8,8  | 3,8  |
| <i>Alopecurus pratensis</i>       | —   | —   | —    | —    | —   | —    | 0,1  | 0,2  | 0,4    | 3    | 1,7  |
| <i>Rumex thyrsiflorus</i>         | —   | —   | —    | —    | —   | —    | 0,8  | 0,8  | 0,6    | 1,9  | 4    |
| <i>Festuca pratensis</i>          | —   | —   | —    | —    | —   | sol  | 0,9  | 0,9  | 0,3    | rr   | 2,3  |
| <i>Rumex pseudonatronatus</i>     | —   | —   | —    | —    | —   | 0,3  | 1    | 0,9  | 2,7    | 7    | 7,2  |
| <i>Phleum pratense</i>            | —   | —   | —    | —    | 0,3 | 2,4  | 3,3  | 3,3  | 2      | 1,7  | 4,3  |
| <i>Cirsium arvense</i>            | —   | 0,5 | 1,5  | 3,8  | 6   | 11   | 10,3 | 12,5 | 6,8    | 5,3  | 7,3  |
| Итого инвазионных                 | —   | 0,5 | 1,5  | 3,8  | 6,3 | 13,7 | 16,4 | 19,6 | 17,9   | 27,7 | 30,6 |
| Группа флуктуирующих ассектаторов |     |     |      |      |     |      |      |      |        |      |      |
| <i>Symphytum officinale</i>       | 1   | 3   | 2    | 0,5  | 0,3 | 1,3  | 0,6  | 0,3  | 0,5    | 1,5  | 0,8  |
| <i>Achillea cartilaginea</i>      | 5   | 8   | 10,5 | 12,5 | 13  | 6    | 8,8  | 3    | 2      | 2,3  | 0,9  |
| Группа исчезающих ассектаторов    |     |     |      |      |     |      |      |      |        |      |      |
| <i>Carex acuta</i>                | 8   | 4   | 9    | 1    | 0,5 | 0,3  | 0,2  | sp   | —      | —    | rr   |
| <i>C. vulpine</i>                 | 0,3 | 0,5 | 1,8  | 0,6  | 0,7 | 0,4  | 0,6  | sol  | sol-sp | sol  | sol  |

Примечание. Представлены средние значения

На первый взгляд динамика *Phalaroides arundinacea* определяется динамикой увлажнения-поемности. Однако хотя это важный для *Phalaroides* фактор, но далеко не единственный. Для *Phalaroides* не менее важен фактор аллювиальности. Направление антропогенной сукцессии, в целом, определяется не только осушением, но и поверхностными внесениями, прежде всего, азотных удобрений. А реакция *Phalaroides* на эти факторы определяется его биоморфологическими особенностями. Анализировать реакции *Phalaroides* следует не «пофакторно», а в рамках складывающихся экологических ситуаций.

Ведущим экологическим фактором является аллювиальность. *Phalaroides arundinacea* - облигатный аллювиафил. При деятельной аллювиальности он в прирусловой части поймы обилен и на песчаных аллювиях и на тяжелосуглинистых, а в центральной, и в притеррасной, и приматериковой частях поймы произрастает на особо долгопоемных фациях. Он весьма «аллювиавынослив»: отрастает и обильно плодоносит там, где откладываются катастрофически мощные тяжелосуглинистые наилки. Семенное возобновление *Phalaroides* возможно лишь в случае «заделки» его семян очередным наилком.

Осушение: сбрасывая по ложбинам остаточное полые воды в магистральный канал, уменьшает не только степень поемности, но и особенно степень аллювиальности, поскольку основная масса наилок откладывается в остаточной поемности.

Поэтому резкое снижение проективного обилия *Phalaroides arundinacea* в первые годы после осушения связано не столько с уменьшением поемности-увлажнения, сколько с уменьшением аллювиальности. Ведущая роль аллювиальности для *Phalaroides* особенно ярко проявилось в 1965 г., когда паводка не было, и когда отсутствие поемности компенсировалось обилием весенне-летних осадков, а проективное обилие *Phalaroides* снизилось с 24% в 1964 году до 11% в 1965 году.

Еще более убедительным примером ведущей роли фактора аллювиальности для *Phalaroides* является 1970 г., в котором проективное обилие канареечника возросло до 22,5% (с 13% в 1969 г.). При этом 1970 г. отличался не только аномально высоким и продолжительным паводком, но и аномально высокой мутностью полых вод, отложивших 290 ц/га ила (против 5 ц/га в 1969 г.).

Однако в следующем 1971 г. проективное обилие *Phalaroides arundinacea* катастрофически резко снизилось до 5%. Видимо, обильные илы были для него провокационными - они ускорили отмирание его вегетативных куртин, срок жизни которых не превышает 10-15 лет. А перспектив на семенное возобновление у него нет, поскольку он после осушения пребывал в угнетенном (лишь вегетирующем) состоянии.

Динамика *Poa palustris* (мятлика болотного). Как показывают данные (табл. 7), динамика проективного обилия *Poa palustris* была диаметрально противоположной таковой *Phalaroides arundinacea*. Если *Phalaroides* в исходном фитоценозе имел полное преобладание, то обилие в нем *Poa palustris* было минимальным. Но к концу периода мониторинга, когда проективное обилие *Phalaroides* снизилось до 5%, у *Poa palustris* оно составило 57%. При этом динамика изменений проективного обилия последнего как бы «копировала с обратным знаком» динамику изменений обилия *Phalaroides*: в 1960 — 1964 гг., когда проективное обилие *Phalaroides* сохранялось на достаточно высоком уровне, нарастание такового *Poa palustris* шло медленно; в 1965—1969 гг., когда проективное обилие *Phalaroides* снизилось до уровня 10—14%, *Poa palustris* оно нарастало ускоренно и увеличилось в 6 раз (с 10 до 61%), в 1970 г. на значительное увеличение проективного обилия канареечника мятлик болотный «реагировал» резким снижением своего обилия, в 1971 г. на резкое снижение проективного обилия канареечника мятлик болотный реагировал столь же резким увеличением своего обилия.

Однако было бы ошибкой рассматривать противоположность динамики канареечника и мятлика болотного как проявление конкурентно-ценотических отношений между ними. Совершенно очевидно, что канареечник обладает гораздо большей конкурентной мощностью. Но почему же тогда канареечник изреживается, а мятлик разрастается? Противоположность их динамики необходимо искать в различиях их реакции на динамику экологических факторов произрастания. В отношении фактора увлажнения они, судя по экологическим таблицам Л.Г. Раменского, близки друг другу. А в отношении фактора аллювиальности они противоположны друг другу.

Сумма проективных обилий *Phalaroides* и *Poa palustris* может служить ориентировочным показателем степени ценотической замкнутости данного фитоценоза. С 1961 по 1966 гг. она варьировала в пределах 30-40%. С 1967 г. она нарастала, достигнув максимума в 1969 г. – 74%. Сумма проективных обилий приземных эксплерентов по годам изменялась так: в 1961 и 1962 гг. соответственно - 14 и 18%, в 1963-1965 гг. – 54 и 52%, в 1966 году – 21%, в 1967-1969 гг. - 8-10% и минимум – 6% в 1970 г.

Приземные эксплеренты включают следующие виды: *Agrostis stolonifera* (полевица побегообразующая), *Stellaria palustris* (звездчатка болотная), *Lysimachia nummularia* (луговой чай), *Glechoma hederacea* (будра плющевидная) и *Taraxacum officinale* (одуванчик лекарственный).

Динамика приземных эксплерентов была весьма различной. Наиболее гидрофильная из них — *Agrostis stolonifera*, экологический диапазон доминирования которой по фактору увлажнения очень узок (88—90), она уже к 1962 г. полностью исчезла (под воздействием осушения и засухи 1959—1961 гг.). Умеренно гидрофильные *Stellaria palustris* и *Lysimachia nummularia*, экологические диапазоны доминирования которых составляют соответственно 77—94 и 70—80, в период обильного увлажнения сильно разрослись (особенно *Lysimachia nummularia*). Однако с наступлением периода засушливых лет они уже в 1966—1967 гг. сильно изредились, а в 1968-м полностью исчезли (табл. 7).

В отличие от предыдущих эксплерентов *Glechoma hederacea* и *Taraxacum officinale* характеризуются нитратофильностью и теневыносливостью. Благодаря этому, они пережили период 1966 — 1968 гг. и сохранились до конца мониторинга.

*Glechoma hederacea* появилась в 1962 г. и динамика ее проективного обилия имела флуктуирующий характер: в 1962 и 1963 гг. — 3 и 5%, в 1964 и 1965 гг. — 14 и 12%, 1966 - 1968гг. — 4-7%, 1969 г. — 10%, 1970 г. — 1% и 1971г. — 5%.

Динамика проективного обилия *Taraxacum officinale* имела инвазионный характер. Его семенная инвазия произошла лишь в 1966 г. (0,7%). Однако последующее развитие всходов *Taraxacum officinale* в 1967 и 1968 гг. было крайне медленным, а в 1969 г. подавлялось интенсивно разраставшимся *Poa palustris*. Но в 1970 г. «воспользовавшись» временным ослаблением *Poa palustris*, особи *Taraxacum officinale*, наконец, перешли во взрослое состояние, а его проективное обилие возросло до 5% (табл.7).

Эдификаторы (*Phalaroides arundinacea* и *Poa palustris*) затенением в той или иной мере подавляют все виды, листовой аппарат которых располагается ниже, а эксплеренты - всходы всех видов. Поэтому сумма проективных обилий эдификаторов и приземных эксплерентов может служить интегральным показателем степени подавления семенного возобновления. В годы мониторинга она изменялась так: 1961 г. — 46%, 1962 г. — 58%, 1963 г. — 97%, 1964 г. — 86%, 1965 г. — 82%, 1966 г. — 57%, 1967 г. — 67%, 1968 г. — 73%, 1969 г. — 85%, 1970 г — 70%, 1971 г. - 71%.(табл. 7).

Таким образом, на рубеже между 1965 и 1966 гг. произошло резкое уменьшение затенения поверхности почвы. Именно к этому рубежу приурочено семенное возобновление инвазионных видов (табл. 7).

Прочие компоненты фитоценоза, именуемые ассектаторами, по их динамике в годы мониторинга разделены на три группы: инвазионную, флуктуационную и исчезающую.

Инвазионная группа включает 7 видов: *Cirsium arvense* (бодяк полевой), *Elytrigia repens* (пырей ползучий), *Festuca pratensis* (овсяница луговая), *Phleum pratense* (тимофеевка луговая), *Alopecurus*

*pratensis* (лисохвост луговой), *Rumex pseudonatronatus* (щавель ложносолончаковый), *Rumex thyrsoflorus* (щавель пирамидальный).

До осушения все эти виды в фитоценозе отсутствовали. После осушения первым в 1962 г. появился *Cirsium arvense*. В последующие годы он по типу вегетативной инвазии наращивал проективное обилие и достиг максимума (12%) в 1968 году. *Phleum pratense* появилась в 1965 г. В 1966 г. в связи с резким уменьшением затенения проективное обилие возросло до 2%. Но в последующие годы нарастание ее проективного обилия было весьма замедленным.

*Festuca pratensis* появилась в 1966 г. В последующие два года ее проективное обилие составляло 0,9%.

*Alopecurus pratensis* и *Elytrigia repens* появились лишь в 1967 г. При этом лисохвост в последующие два года имел лишь 0,2 и 0,4%, но в 1970 году его проективное обилие возросло до 3%.

*Elytrigia repens* за счет вегетативной инвазии наращивал проективное обилие, достигнув максимума (8%) в 1970 г. (табл. 7).

В перспективе при продолжении ежегодного внесения повышенных доз азотных удобрений *Elytrigia repens*, *Alopecurus pratensis* и *Cirsium arvense* совместно с *Poa palustris* образуют синэдификаторную синузию.

К флюктуирующей группе ассектаторов относятся два вида: *Symphytum officinale* (окопник лекарственный) и *Achillea cartilaginea* (тысячелистник хрящеватый). Оба вида были ассектаторами исходного фитоценоза, но сохранились, флюктуируя, и после осушения до конца мониторинга. Согласно своей гидрофильности они увеличивали проективное обилие в годы обильного увлажнения и уменьшали — в периоды засушливых лет (табл. 7).

К исчезающей группе ассектаторов относятся два вида крупных осок: *Carex acuta* (осока острая) и *C. vulpina* (осока лисья). В исходном фитоценозе (до осушения) они были субдоминантами. Их поведение было экологически последовательным: обилие осадков летом 1962 г. привело к увеличению их проективного обилия в 1963-м. Но затем они сильно изредились, а в засушливые 1966—1968 гг. практически выпали из фитоценоза (табл. 7).

### **ДИНАМИКА УМЕРЕННО КРАТКОПОЕМНОГО ЛУГА (НА ГРИВЕ)**

Умеренно короткопоемный луг (на гриве) имеет высотные отметки, лишь на 85—90 см превышающие таковые смежных межгривных понижений (и лощин).

После осушения продолжительность весенних паводков в среднем за 10 лет мониторинга составила на гриве 12 дней, а в межгривных понижениях — 24 дня (табл. 8).

Таблица 8

Продолжительность весенних паводков (в днях) на гриве и в межгривных понижениях

| Год                 | Элемент рельефа |                      |
|---------------------|-----------------|----------------------|
|                     | грива           | межгривное понижение |
| 1961                | 0               | 6+20=26              |
| 1962                | 20              | 26                   |
| 1963                | 20              | 27                   |
| 1964                | 15              | 23                   |
| 1965                | 0               | 0                    |
| 1966                | 20              | 31                   |
| 1967                | 18              | 27                   |
| 1968                | 8               | 17                   |
| 1969                | 9               | 22                   |
| 1970                | 25              | 37                   |
| Среднее многолетнее | 12,4            | 23,6                 |

Данные табл. 8 отражают различия лишь основной поемности. Но в межгривных понижениях после схода паводка поверхность почвы в течение нескольких дней оставалась покрытой тонким слоем остаточных полых вод. Между тем, каждый день такой «остаточной поемности» для трав экологически равноценен 7—10 дням основной поемности (Куркин и др., 1986). Кроме того, в межгривных понижениях после освобождения поверхности от остаточных полых вод снижение уровня почвенно-грунтовых вод идет медленно. В противоположность этому на гриве остаточная поемность отсутствует, а уровень грунтовых вод после паводка быстро падает ниже 100 см (табл. 9).

Таблица 9

Динамика уровня почвенно-грунтовых вод (см от поверхности) на умеренно краткопоемной гриве

| Год  | Месяц              |      |      |        |          |
|------|--------------------|------|------|--------|----------|
|      | май (2-я половина) | июнь | июль | август | сентябрь |
| 1960 | 150                | 164  | 210  | 240    | н.о.     |
| 1961 | 140                | 185  | 183  | 180    | н.о.     |
| 1962 | 122                | 147  | 145  | 113    | 142      |
| 1963 | 102                | 145  | 175  | 217    | 224      |

|      |     |     |     |     |      |
|------|-----|-----|-----|-----|------|
| 1964 | 124 | 148 | 180 | 160 | 194  |
| 1965 | 135 | 180 | 180 | 210 | н.о. |
| 1966 | 105 | 140 | 160 | 170 | 200  |
| 1967 | 130 | 184 | 230 | 250 | 270  |

Далее следует учесть, что для полного оттаивания почв и полной их паводковой влагозарядки в Окской пойме требуется в среднем 20-дневный паводок (Куркин, 1972). Поэтому в отличие от межгривных понижений, на гриве паводковые влагозарядки были в той или иной мере неполными.

Поскольку динамика растительности на гриве определялась взаимодействием паводков, осадков и подкормок минеральными удобрениями, ниже дается краткая характеристика этих взаимодействий по годам мониторинга.

1959, 1960 и 1961 гг. были засушливыми. Особенно неблагоприятные условия увлажнения на гриве создались в 1961 г., когда полное отсутствие паводковой влагозарядки сочеталось с резким дефицитом осадков в мае и июне (при высоких температурах воздуха). Поэтому, несмотря на подкормку ( $N_{33}K_{60}$ ), урожайность травостоя была весьма низкой (19,5 ц/га воздушно-сухой массы). Слабые осадки в июле, августе и сентябре увлажняли лишь дернину. Поэтому отава практически не отрастала и условия для летне-осеннего кушения трав были крайне неблагоприятными.

В 1962 г. подкормка минеральными удобрениями отсутствовала. Несмотря на 20-дневный паводок и аномальное обилие осадков, урожайность трав была низкой (24 ц/га).

В 1963 г. условия для формирования 1-го укоса были оптимальными: 1) обильное увлажнение почвы в период летне-осеннего кушения в предшествующем году; 2) 20-дневная паводковая влагозарядка; 3) весенняя подкормка минеральными удобрениями ( $N_{50}P_{20}K_{60}$ ); 4) теплый май и обильные осадки в июне. В соответствии с этим урожай 1-го укоса был самым высоким за годы мониторинга (52 ц/га). Засуха в послеукосный период. Отава практически не отрастала.

В 1964 г. факторами, лимитировавшими урожай 1-го укоса, были: 1) дефицит влаги в период летне-осеннего кушения трав в предшествующем году; 2) неполная паводковая влагозарядка (18 дней); 3) отсутствие подкормки азотом; 4) дефицит осадков в июне. Урожай трав 1-го укоса - 33 ц/га. Несмотря на обилие осадков в послеукосный период, урожай отавы составил лишь 5 ц/га.

В 1965 г. условия для роста трав были более благоприятными: 1) обильное увлажнение в период летне-осеннего кушения предшествующего года; 2) весенняя подкормка, включавшая азот ( $N_{50}P_{20}K_{60}$ ); 3) обилие осадков, компенсировавшее отсутствие паводка. Урожай 1-го укоса 45 ц/га. Подкормка азотом под отаву ( $N_{33}$ ). Обилие осадков в послеукосный период. Урожай отавы 10 ц/га.

В 1966 г. — 20-дневный паводок. Весенняя подкормка с повышенной дозой азота ( $N_{66}P_{20}K_{60}$ ). Обилие осадков в конце мая и июне. Урожай 1-го укоса 45 ц/га. Послеукосная подкормка азотом ( $N_{33}$ ). Умеренный дефицит осадков в июле и августе. Урожай отавы 11 ц/га.

В 1967 г. — 18-дневный паводок. Весенняя подкормка с повышенной дозой азота ( $N_{66}P_{20}K_{60}$ ). Май и начало июня засушливые. Осадки во второй половине июня. Урожай 1-го укоса 44 ц/га. Послеукосная подкормка азотом ( $N_{33}$ ). Дефицит осадков в июле, августе и сентябре. Урожай отавы менее 6 ц/га. В связи с засухой и низким урожаем отавы азот подкормок оказался недоиспользованным.

В 1968 г. лишь 8-дневный паводок. В связи с этим недоиспользованная часть нитратного азота подкормок предыдущего года была не промыта в грунтовые воды, а лишь переместилась из верхней части корнеобитаемого слоя в нижнюю. Весенняя подкормка с повышенной дозой азота ( $N_{66}P_{20}K_{60}$ ). Осадки в начале мая. Дефицит осадков во второй половине мая и большей части июня. Урожай 1-го укоса 43 ц/га. Послеукосная подкормка азотом ( $N_{33}$ ). Частые, но слабые осадки в июле. Дефицит осадков в августе. Урожай отавы 5 ц/га. Осадки в сентябре создали благоприятные условия для осеннего кущения трав.

В 1969 г. лишь 9-дневный паводок и связанное с этим дальнейшее обогащение нижней части корнеобитаемого слоя азотом за счет подкормок, недоиспользованных отавой в 1967 и 1968 гг. Весенняя подкормка с повышенной дозой азота ( $N_{66}P_{20}K_{60}$ ). Май и июнь прохладные, с дефицитом осадков. Урожай 1-го укоса 50 ц/га. Послеукосная подкормка азотом ( $N_{33}$ ). Умеренный дефицит осадков в июле и обилие их в августе. Урожай отавы 22 ц/га.

В 1970 г. — самый продолжительный (25-дневный) паводок. Связанная с этим полная паводковая влагозарядка и промывка в грунтовые воды запаса нитратного азота, аккумулированного почвой в предшествующие годы. Дефицит осадков в мае и июне. Обилие их в августе.

В итоге рассматриваемый временной отрезок можно разделить на три периода, различные по условиям произрастания трав: 1-й (1959—1961 гг.) — засушливый и в основном без подкормок азотом; 2-й (1962—1965 гг.) — с обилием осадков и не ежегодными подкормками азотом невысокими дозами; 3-й (1966—1969 гг.) — неполных паводковых влагозарядок, дефицита осадков и внесения повышенных доз азота, недоиспользованная часть которого из года в год аккумулировалась в нижней части корнеобитаемого слоя. Первый период предшествовал началу мониторинга.

В фитоценозе умеренно краткострельного луга нами выделяются две эдификаторные синузии: 1-я — низовых дернообразующих злаков, определяющая корневую замкнутость фитоценоза; 2-я — полуверховых злаков и среднерослых двудольных, создающая замкнутость затенения. Последняя синузия по динамическому критерию разделяется на три группы видов (подсинузии). Виды, которые следовало бы отнести к эксплерентной и ценопативной синузиям, имеют небольшое проективное обилие и потому отнесены к категории ассектаторов.

## Синузия низовых дернообразующих злаков и её динамика

Синузия включает *Poa angustifolia* (мятлик узколистный) и *Festuca rubra* (овсяница красная). К ней можно отнести также *Carex praecox* (осока ранняя), но ее обилие незначительно. Общее проективное обилие побегов данной синузии невелико — в среднем около 15%. Однако контактность между особями синузии проявляется не в надземной, а в подземной сфере, где их чрезвычайно разветвленные корневые системы сконцентрированы в самом верхнем слое почвы (0—5 см), который превращен ими в дернину.

Как показывают данные табл. 10, изменения проективного обилия *Poa angustifolia* и *Festuca rubra* по годам не только различны, но даже противоположны друг другу. *Poa angustifolia* в период обилия осадков и не ежегодного внесения азота невысокими дозами (1962—1965 гг.) имел более низкое проективное обилие, чем в последующий период дефицита осадков и ежегодных подкормок с повышенными дозами азота (1966—1969 гг.). *Festuca rubra*, напротив, в период обилия осадков и дефицита азота имела относительно высокое проективное обилие, а в период дефицита влаги и обилия азота явно изреживалась. Такое поведение *Poa* и *Festuca* соответствует их экологическим особенностям: *Festuca rubra* более влаголюбива и менее отзывчива на внесение азотных удобрений. Различия в засухоустойчивости этих видов особенно резко проявляются в условиях Барабинской лесостепи, где в периоды многолетних засух *Festuca rubra* погибает, а *Poa angustifolia* лишь переходит в состояние летнего покоя, быстро восстанавливая свое исходное обилие в последующие годы (Куркин, 1957, 1968в). В менее засушливых условиях Окской поймы различия в засухоустойчивости наглядно проявились в засушливом 1967 г., когда средняя высота вегетативных побегов у *Poa angustifolia* составляла 27 см, а у *Festuca rubra* — лишь 15 см, тогда как в обычные годы высота вегетативных побегов у них примерно одинакова. В следующем (после засухи 1967 г.) 1968 году проективное обилие *Poa angustifolia* возросло, тогда как овсяницы красной уменьшилось в 2 раза (табл. 10).

Таблица 10

Динамика компонентов и синузий фитоценоза умеренно краткочернового луга в 1962—1971 гг. (% проективного обилия)

| Вид   | Год  |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|---|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
|   | 1962 | 1963 | 1964 | 1965 | 1966 | 1967 | 1968 | 1969 | 1970 | 1971 |
| <b>СИНУЗИЯ НИЗОВЫХ ДЕРНООБРАЗУЮЩИХ ЗЛАКОВ</b> |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
| <i>Poa angustifolia</i>                       | 11   | 9,5  | 6    | 7    | 8    | 9    | 10,0 | 14   | 11   | 8    |
| <i>Festuca rubra</i>                          | 2    | 8,0  | 7    | 8    | 5    | 3    | 1,5  | 4    | 4    | 7    |
| Всего по синузии                              | 13   | 17,5 | 13   | 15   | 13   | 12   | 11,5 | 18   | 15   | 15   |



## СИНУЗИЯ ПОЛУВЕРХОВЫХ ЗЛАКОВ И СРЕДНЕРОСЛЫХ ДВУДОЛЬНЫХ

Группа видов, явно изреживающихся в период дефицита влаги и обилия азота

|                           |      |      |      |      |      |      |     |     |     |      |
|---------------------------|------|------|------|------|------|------|-----|-----|-----|------|
| <i>Geranium pratense</i>  | 4,5  | 3    | 4    | 5    | 5    | 2    | 0,4 | 2   | 5   | 4    |
| <i>Centaurea jacea</i>    | 13   | 12,5 | 1,5  | 2,5  | 3    | 5    | 3   | 0,5 | 0,5 | 1    |
| <i>Phleum pratense</i>    | 2    | 3    | 5    | 3    | 8    | 3    | 2   | 2   | 5   | 7,5  |
| <i>Trifolium pratense</i> | rr   | 5    | 0,2  | 0,7  | 2    | 0,5  | —   | —   | 0,5 | 0,7  |
| <i>Agrostis gigantea</i>  | 0,2  | 3    | 1,5  | 7    | 5    | 3    | sol | —   | sol | rr   |
| <i>Poa palustris</i>      | 0,5  | 2,5  | 0,7  | 0,5  | 0,5  | 0,2  | 0,1 | sol | —   | un   |
| Итого по группе           | 20,2 | 26,3 | 12,9 | 18,7 | 23,5 | 13,7 | 9,1 | 4,5 | 11  | 13,2 |

Группа видов, слабо реагирующих на дефицит влаги и обилие азота

|                            |     |    |      |      |      |      |     |    |      |    |
|----------------------------|-----|----|------|------|------|------|-----|----|------|----|
| <i>Trifolium montanum</i>  | 5   | 5  | 4    | 5    | 5    | 5    | 3,5 | 3  | 6    | 4  |
| <i>Festuca pratensis</i>   | 0,5 | 3  | 3    | 3    | 2    | 2,5  | 2   | 1  | 1    | 2  |
| <i>Vicia cracca</i>        | rr  | 2  | 3    | 3    | 4    | 4,5  | 2   | 2  | 3,5  | 5  |
| <i>Medicago falcata</i>    | 0,1 | 1  | 1    | 1    | 1    | 2,5  | 2,5 | 2  | 2    | 2  |
| <i>Campanula glomerata</i> | 1   | 1  | 0,9  | 0,7  | 0,8  | 0,8  | 2   | 3  | 4    | 4  |
| Итого по группе            | 6,6 | 12 | 11,9 | 12,9 | 11,8 | 15,3 | 12  | 11 | 16,5 | 17 |

Группа видов, явно разрастающихся в период дефицита влаги и обилия азота

|                             |      |      |      |      |      |      |      |      |      |      |
|-----------------------------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|------|
| <i>Dianthus fischeri</i>    | 1    | 0,5  | 0,7  | 0,7  | 1    | 1,5  | 11   | 12   | 10   | 7    |
| <i>Galium verum</i>         | 2,5  | 6    | 11,5 | 7    | 9    | 11   | 22   | 15   | 14   | 10   |
| <i>Achillea millefolium</i> | 13   | 8,5  | 3,5  | 2    | 3    | 5    | 8,5  | 10   | 11   | 12   |
| <i>Elytrigia repens</i>     | 1    | 1    | 6    | 5    | 5    | 7    | 11   | 11   | 12   | 7    |
| Итого по группе             | 17,5 | 16   | 21,7 | 14,7 | 18   | 24,5 | 52,5 | 48   | 47   | 36   |
| Всего по синузии            | 34,3 | 54,3 | 46,5 | 46,3 | 53,3 | 53,5 | 73,6 | 63,5 | 74,5 | 66,2 |

### АССЕКТАТОРЫ

|                              |    |    |    |    |    |     |   |     |      |      |
|------------------------------|----|----|----|----|----|-----|---|-----|------|------|
| <i>Fragaria viridis</i>      | 11 | 5  | 12 | 17 | 6  | 6   | 4 | 7   | 10,5 | 12,5 |
| <i>Glechoma hederacea</i>    | 5  | 5  | 3  | 2  | 2  | 2   | 1 | 0,6 | —    | 1    |
| <i>Lysimachia nummularia</i> | 9  | 5  | 9  | 3  | 2  | 0,2 | — | —   | —    | —    |
| Итого ассектаторов           | 25 | 15 | 24 | 22 | 10 | 8,2 | 5 | 7,6 | 10,5 | 13,5 |

Данные за 1962 г. — лишь по одной повторности и потому не сопоставимы с данными последующих лет.

Есть основания предполагать, что различия (противоположность) динамики *Poa* и *Festuca* не связаны с конкуренцией. В надземной сфере проективное обилие их невелико и для них существенно не взаимозатенение, а затенение полуверховыми злаками и среднерослыми двудольными. На первый взгляд можно ожидать наличия между ними жесткой корневой конкуренции в слое дернины. Однако,

как показали наши исследования, корневая масса дернины на 90—95% состоит из мертвых корневых остатков, а живые поглощающие корни составляют лишь 5—10% (Куркин, 1987). Поэтому перехватывают влагу и элементы питания (при их дефиците) у нижележащих горизонтов почвы не столько живые поглощающие корни дернообразующих злаков, сколько дернина как целое. Живые корни дернообразующих злаков не столько конкурируют, сколько помогают друг другу в перехвате влаги и элементов питания у более глубокоукореняющихся видов затеняющей их синузии.

Таким образом, взаимоотношения между видами дернообразующей синузии, видимо, имеют характер не конкуренции, а своего рода взаимопомощи.

### **Синузия полуверховых злаков и среднерослых двудольных**

Синузия многовидовая и включает все компоненты фитоценоза, уровень расположения листового аппарата которых превышает уровень расположения вегетативных побегов низовых дернообразующих злаков.

Поскольку виды этой синузии в надземной сфере имеют примерно равную высоту, они не столько конкурируют друг с другом, сколько совокупно кооперируются в затенении более низкорослых компонентов (низовых злаков и приземных ассектаторов). Интегральная затеняющая способность этой синузии может быть оценена суммой проективных обилий входящих в нее видов. По годам мониторинга она изменялась так: 1962 г. – 37%, 1963 г. – 54%, 1964 г. – 46%, 1965 г. – 46%, 1966 г. – 53%, 1967 г. – 53%, 1968 г. – 74%, 1969 г. – 63%, 1970 г. – 74%, 1971 г. – 66%.

Если по высоте надземных побегов эта затеняющая синузия является одноярусной, то в подземной сфере она включает и неглубокоукореняющиеся и глубокоукореняющиеся виды. По отношению к режиму увлажнения она включает, наряду с типичными мезофитами, также гидромезофиты и ксеромезофиты, а по отношению к обилию азота - от нитрофилов до нитрофобов. Такое экологическое разнообразие видов, входящих в синузию, предопределяет разнообразие их реакции на ситуации, складывающиеся по годам мониторинга. По реакции на период ежегодного внесения повышенных доз азота на фоне дефицита влаги (1966 – 1969 гг.), они явно разделяются на три группы: явно изреживающихся, слабо реагирующих и явно разрастающихся.

#### *Динамика группы видов, явно изреживающихся в период обилия азота и дефицита влаги*

Общее проективное обилие данной группы видов в период обилия осадков и не ежегодного внесения азота варьировало по годам в пределах 13-24%, а за три года дефицита влаги и обилия азота снизилось до 4,5%, т.е. в три раза. Если учесть, что все входящие в эту группу злаки (*Phleum pratense*, *Agrostis gigantea*, *Poa palustris*) при благоприятных условиях увлажнения в луговых фитоценозах характеризуются положительной реакцией на подкормки азотом, то их изреживание в

период дефицита влаги и обилия азота следует связать исключительно с дефицитом влаги. В пользу этого свидетельствует соответствие степени изреживания - степени их влаголюбия: мезофильная *Phleum pratense* изредилась незначительно, а более гидрофильные *Agrostis gigantea* и *Poa palustris* практически исчезли из травостоя (табл. 10).

Кроме вышеупомянутых злаков эта группа включает три вида: *Geranium pratense* (герань луговая), *Centaurea jacea* (василек луговой) и *Trifolium pratense* (клевер луговой).

Неглубоко укореняющаяся *Geranium pratense* в первой половине мониторинга (1962 - 1966 гг.) и последние два года (1970 и 1971 гг.) имела 4-5% проективного обилия, при минимуме в 1968 г. (0,4%).

*Centaurea jacea* — глубокоукореняющийся индикатор небогатых азотом почв. Максимальное проективное обилие он имел в 1962 и 1963 гг. (13 и 12%), а минимальное — в 1969 и 1970 гг. (0,5%).

Таким образом, минимум *Geranium pratense* приурочен к дефициту влаги, а минимум *Centaurea jacea* — к перемещению нитратов в его корнеобитаемый слой почвы.

*Trifolium pratense* — неглубоко укореняющийся, не долголетний нитратофоб. Его динамика определяется динамикой его семенного возобновления, которое стимулируется обилием осадков. Так в обильном осадками 1962 г. произошло его семенное возобновление, и увеличение его обилия в 1963 г. В годы аккумуляции азота подкормок (1968 и 1969 гг.) он полностью отсутствовал (табл. 10)

#### *Динамика группы видов, слабо реагирующих на дефицит влаги и обилие азота*

Общее проективное обилие видов данной группы в период «дефицита азота — обилия влаги» и в период «обилия азота — дефицита влаги» было примерно равным (соответственно 11 —13 и 11 — 15%).

Основу данной группы составляют три вида бобовых с более или менее глубоким укоренением. В их числе — *Medicago falcata* (люцерна серповидная), явно глубокоукореняющаяся и требовательная к аэрации своего корнеобитаемого слоя, имела минимум обилия в 1962 г., характеризовавшегося аномальным обилием осадков, а в годы дефицита влаги (1967 – 1968 гг.) - имела слабо выраженный максимум.

*Vicia cracca* (мышинный горошек) — также глубокоукореняющийся, в 1962 г. встречался единично, но в отличие от люцерны в 1968 и 1969 гг. заметно снизил свое обилие.

Менее глубокоукореняющийся *Trifolium montanum* (клевер горный) в 1962 г. имел 5% проективного обилия, как и в последующие годы, но подобно *Vicia cracca* заметно снизил обилие в 1968 и 1969 гг.

Кроме бобовых в эту группу входили еще два вида.

*Campanula glomerata* (колокольчик сборный) — умеренно глубокоукореняющийся, до 1968 г. имел небольшое обилие (1% и менее), но с 1968 г. и до конца мониторинга его обилие постепенно нарастало (до 4%).

И наконец, среднеукореняющаяся *Festuca pratensis* (овсяница луговая) в 1962 г. имела проективное обилие 0,5% (минимум), с 1963 по 1965 гг. — 3%, а в период дефицита влаги и обилия азота постепенно снизила свое обилие до 1% (табл. 10).

#### *Динамика группы видов, явно разрастающихся в период дефицита влаги и обилия азота*

Общее проективное обилие этой группы видов в период «обилия влаги — дефицита азота» варьировало в пределах 15—22%, а в период «дефицита влаги — обилия азота» возросло до 50%, т.е. в 2—3 раза!

В эту группу входят *Dianthus fischeri* (гвоздика Фишера), *Galium verum* (подмаренник настоящий), *Achillea millefolium* (тысячелистник обыкновенный) и *Elytrigia repens* (пырей ползучий).

Проективное обилие *Dianthus fischeri* с 1962 по 1968 гг. варьировало в пределах 1%, но в 1968, 1969 и 1970 гг. скачкообразно возросло до 11 и 12%, снизившись до 7% в 1971 г.

Проективное обилие *Galium verum* с 1963 по 1967 гг. варьировало в пределах от 6 до 11%, а 1968 г. оно также скачкообразно возросло до 22%, и постепенно снижалось до 10% в 1971 г.

Проективное обилие *Achillea millefolium* с 13% в 1962 г. постепенно снижалось до минимума (2%) в 1965 г. и затем постепенно повышалось до 12% в 1971 г.

Проективное обилие *Elytrigia repens* в 1962 и 1963 гг. было минимальным (1%), в 1964 — 1967 гг. — на уровне 5-7%, в 1968- 1970 гг. — 11-12% и в 1971 г. — 7% (табл. 10).

В связи с тем, что все виды данной группы являются более или менее глубокоукореняющимися и нитрофильными, и все они разрастались в период обилия азота и дефицита влаги, — есть все основания полагать, что вносимый под осушенную дернину азот дернообразующими низовыми злаками практически не использовался, а малыми паводками в эти годы перемещался в корнеобитаемый слой глубокоукореняющихся нитрофилов.

В пользу этого свидетельствует тот факт, что после аномально длительного паводка 1970 г., который промыл запасы нитратного азота в грунтовые воды, проективное обилие этих видов заметно снизилось (табл. 10). Таким образом, данная группа видов не только не конкурирует за азот с другими группами, но выполняет полезную для всей синузии (и фитоценоза в целом) функцию — утилизирует ту часть азота подкормок, которая иначе была бы промыта в грунтовые воды и таким образом потеряна для экосистемы.

#### **Взаимоотношения между эдификаторными синузиями**

Как показывают данные табл. 10, увеличение проективного обилия синузии полуверховых злаков и среднерослых двудольных с 50% (в период обилия влаги и дефицита азота) до 70% (в период дефицита влаги и обилия азота) не сопровождалось соответствующим снижением проективного обилия синузии низовых дернообразующих злаков. Однако было бы ошибкой на основе этого делать вывод, что данные эдификаторные синузии занимают изолированные друг от друга экологические ниши и потому не конкурируют друг с другом. В действительности конкуренция между ними существует: синузия полуверховых злаков и среднерослых двудольных перехватывает у синузии низовых дернообразующих злаков свет, а последняя перехватывает у первой влагу осадков и вносимые с подкормками элементы питания.

Однако оба вида дернообразующей синузии являются теневыносливыми и 70% затенения не являются для них лимитирующими. Кроме того, вносимый с подкормками калий адсорбируется в дернине и повышает устойчивость дернообразующих видов к затенению. Устойчивый перехват влаги осадков и вносимого азота дернообразующей синузией обеспечивается сменой доминантности по годам *Poa angustifolia* и *Festuca rubra*. Конкурентную устойчивость дернообразующей синузии придает то, что оба ее вида разрастаются вегетативно и могут обходиться без семенного возобновления.

Устойчивость дернообразующей синузии к затенению определяется, кроме всего прочего также и тем, что она подвергается затенению лишь в предукосную фазу, а после первого укоса затенение исчезает. После уборки отавы осеннее кущение протекает практически при полном освещении.

В отличие от видов дернообразующей синузии, в затеняющей синузии много видов, нуждающихся в семенном возобновлении. Таковы рыхлокустовые злаки и стержнекорневые двудольные, а также виды с ограниченным сроком жизни вегетативных клонов. Между тем, в условиях ежегодных подкормок азотом семенное возобновление всех видов практически невозможно. Во-первых, это связано с тем, что при этом возрастает общее проективное покрытие затеняющей синузии. Появляющиеся всходы подавляются не только затеняющей синузией, но также дернообразующей синузией и ползучими ассектаторами. Во-вторых, всходы практически полностью лишенные света поглощают азот нитратов, вносимый при подкормках, но не могут его утилизировать и гибнут от самоотравления нитратами (Куркин, 2010).

### **Ползучие ассектаторы и их динамика**

К ассектаторам отнесены три вегетативно-подвижных вида: *Fragaria viridis* (земляника зеленая), *Glechoma hederacea* (будра плющевидная) и *Lysimachia nummularia* (луговой чай). Высота размещения листового аппарата: если у *Lysimachia nummularia* она составляет 3-5 см, у *Glechoma hederacea* 5-7 см, то у *Fragaria viridis* 15 см.

Но все они занимают в наземной сфере самую нижнюю ступень в лестнице затенения. Поэтому следует рассмотреть их суммарное проективное обилие. В условиях обилия влаги эта сумма была максимальной — 25%, но в 1963 г. снизилась до 15%. В 1964 и 1965 гг. была выше 20%. А в 1966 г. снизилась до 10%, достигла минимума в 1968 г. (5%), постепенно повысилась до 13% в 1971 году. При этом стабильно доминировала *Fragaria viridis*. В 1962 г. она имела 11%, в 1963 г. — 5%, в 1964 г. — 12%, в 1965 г. — 17%, в 1966 г. и 1967 гг. — 6%, в 1968 г. — 4% , в 1969, 1970 и 1971 гг. — соответственно 7,10 и 12%.

Динамика *Fragaria viridis* отражает ее биоэкологические и морфологические особенности. При обилии осадков она интенсивно разрастается посредством усов, а в годы усиления затенения и дефицита влаги переживает в форме изолированных парциальных кустов.

*Glechoma hederacea* в 1962 и 1963 гг. имела 5% проективного обилия, в 1965 - 1967 гг. — 2%, 1968 - 1971 гг. — 1% и менее.

*Lysimachia nummularia* в 1962 г. имел 9% проективного обилия, в 1963 г. - 5% , в 1964 г. — 9%. В последующие три года его проективное обилие снизилось до 0,2% и с 1968 г. он полностью выпал из травостоя (табл. 10).

Поскольку *Glechoma hederacea* и *Lysimachia nummularia* являются теневыносливыми, но мелкоукореняющимися, их изреживание следует связывать с иссушением дернины. Несколько большая устойчивость *Glechoma hederacea* видимо связана с ее нитратофильностью.

### **Оценка устойчивости луговых фитоценозов к осушению**

В итоге мониторинг обнаружил совершенно различную устойчивость исходных фитоценозов разных фаций к осушению. Необходимо эти различия оценить количественно. Как нами было показано, устойчивость луговых фитоценозов определяется с одной стороны устойчивостью его флористического состава, а с другой - устойчивостью его ценотической замкнутости (Куркин, 1994).

#### *Оценка устойчивости флористического состава фитоценозов*

Л.Г. Раменский убедительно показал, что устойчивость не только видов, но и травяных фитоценозов необходимо оценивать не абстрактно, а конкретно (экологически). Поскольку нам необходимо оценить устойчивость флористического состава не вообще, а к осушению, то целесообразно использовать для этого шкалу увлажнения Раменского, имеющую 120 ступеней. Степень устойчивости будет обратно пропорциональна величине сдвига фитоиндекса увлажнения «У».

Как показывают данные табл. 11 фитоиндекс бывшего особо долгопоемного луга снизился на 24 ступени по сравнению с исходным (до осушения), причем в первые же после осушения годы он

«упал» сразу на 17 ступеней, что было связано с гибелью исходного фитоценоза. Фитоиндекс бывшего умеренно долгопоемного луга после осушения за годы мониторинга снизился на 17 ступеней, причем в первые после осушения годы он оставался на исходном уровне, что отражало инерционную устойчивость исходного фитоценоза с преобладанием канареечника. Наконец, фитоиндекс умеренно краткопоемного луга (на гриве) практически не изменился, что свидетельствует о стабильности эколого-флористического состава фитоценоза. Динамика фитоиндексов экологически различных луговых фаций адекватно отражает динамику эколого-флористического состава фитоценозов.

Таблица 11

Динамика фитоиндексов увлажнения (“У”) фаций гривисто-лощинного заболоченного комплекса после осушения

| Год         | Фация (экологический тип луга) |                       |                        |
|-------------|--------------------------------|-----------------------|------------------------|
|             | особо долгопоемная             | умеренно долгопоемная | умеренно краткопоемная |
| До осушения | 102                            | 90                    | 64                     |
| 1961        | 85                             | 90                    | 63                     |
| 1962        | 85                             | 83                    | 64                     |
| 1963        | 84                             | 86                    | 63,5                   |
| 1964        | 83                             | 84                    | 64,5                   |
| 1965        | 81,5                           | 82                    | 63                     |
| 1966        | 81                             | 78                    | 63                     |
| 1967        | 81                             | 74,5                  | 63                     |
| 1968        | 79                             | 72                    | 64                     |
| 1969        | 80                             | 74                    | 63                     |
| 1970        | 80                             | 77,5                  | 63                     |
| 1971        | 78                             | 73                    | 61                     |
| “Сдвиг”     | 24                             | 17                    | 1—3                    |

*Оценка степени замкнутости фитоценозов*

Нарушение замкнутости вследствие деформации неустойчивого фитоценоза проявляется прежде всего в том, что изреживание его эдификаторной основы делает его «открытым» для разрастания эксплерентов, до этого находившихся в незначительном обилии. Это позволяет по динамике

проективного обилия эксплерентов судить о динамике ценотической замкнутости фитоценозов, поскольку при восстановлении замкнутости исходного или сменившего его фитоценоза эксплеренты столь же быстро изреживаются (Куркин, 1993).

Как показывают данные табл. 12, на месте бывшего особо долгопоемного луга в первые же после осушения годы эксплеренты получили полное преобладание (70—80%), и лишь к концу мониторинга их проективное обилие снизилось до 1—7%. Такая динамика эксплерентов является отражением резкого и длительного нарушения ценотической замкнутости вследствие гибели исходного фитоценоза и последующего медленного формирования нового.

Таблица 12

Динамика проективного обилия эксплерентов (%) в фитоценозах различных фаций гривисто-лощинного заболоченного комплекса после его осушения

| Год  | Фация (исходный экологический тип луга) |                       |                        |
|------|---|-----------------------|------------------------|
|      | особо долгопоемный                      | умеренно долгопоемный | умеренно краткопоемный |
| 1961 | 36                                      | 14                    | н.о.                   |
| 1962 | 70                                      | 18                    | 14                     |
| 1963 | 71                                      | 54                    | 10                     |
| 1964 | 82                                      | 52                    | 12                     |
| 1965 | 62                                      | 51                    | 5                      |
| 1966 | 34                                      | 21                    | 4                      |
| 1967 | 36                                      | 8                     | 2                      |
| 1968 | 13                                      | 8                     | 1                      |
| 1969 | 7                                       | 11                    | 0,6                    |
| 1970 | 1                                       | 6                     | 0                      |
| 1971 | 2                                       | 9                     | 1                      |

Примечание. н.о. — не определяли

На месте бывшего (до осушения) умеренно долгопоемного луга в первые после осушения годы проективное обилие эксплерентов было невысоким (14-18%). Оно возросло до 50-55% на четвертый - шестой годы после осушения, а затем снизилось до 6-11%. Это соответствовало инерционной устойчивости («консервативности») исходного фитоценоза, его постепенной деформации и формированию нового фитоценоза.



Наконец, для умеренно короткопоясного луга (на гриве), характерно невысокое проективное обилие эксплерентов в первые после осушения годы (10-14%) и почти полное их исчезновение в дальнейшем (табл. 12). Это свидетельствует о достаточной степени замкнутости и устойчивости исходного фитоценоза.

Таким образом, каждый из двух критериев устойчивости луговых фитоценозов не дублирует, а уточняет и дополняет друг друга, позволяя поставить анализ устойчивости на количественную основу.

### **Заключение**

При ложбинном способе осушения фитоценоз особо долгопоясного луга, расположенного в днище лощины, оказался совершенно неустойчивым к осушению: флористический индекс увлажнения в первые годы после осушения снизился на 17 ступеней, а ценотическая замкнутость полностью исчезла.

В противоположность этому фитоценоз умеренно короткопоясного луга на гриве оказался к осушению вполне устойчивым: флористический индекс увлажнения остался практически неизменным, также как и его ценотическая замкнутость.

В плане экстраполяции это позволяет использовать луговые фитоценозы в качестве индикаторов при планировании и проведения работ по осушению заболоченных луговых массивов.

### **Литература**

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

Куркин К.А. Основные закономерности процесса трансформации лугов под воздействием неглубокой обработки дернины и почвы // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 68, вып. 2.

Куркин К. А. Норма осушения лугов // Луга и пастбища. 1967. № 4.

Куркин К. А. Требования многолетних трав к водному режиму осушенных земель и пути их удовлетворения. Ч. 1. Норма осушения лугов // Новости с.-х. науки и практики (экспресс-информация). 1968 а. № 3.

Куркин К.А. Требования многолетних трав к водному режиму осушенных земель и пути их удовлетворения. Ч. 2. Влияние почвенно-климатических условий на норму осушения лугов // Там же. 1968 б. № 4.

Куркин К.А. Эдификаторы и ассектаторы настоящих лугов Барабинской лесостепи // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968 в. Т. 73, вып. 1.

Куркин К.А. Мелиоративная типизация земель Приокской поймы, пути их первичного освоения и с.-х. использования // Осушение и освоение земель. М., 1972.

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

Куркин К.А. Методика структурно-функционального анализа корневой массы луговых фитоценозов // Бот. журн. 1987. Т. 72, № 6.

Куркин К.А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Анализ динамики видов и синузий фитоценозов долгопоемного луга в ходе антропогенной сукцессии // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1993. Т. 98, вып. 4.

Куркин К.А. Критерии, факторы, типы и механизмы устойчивости фитоценозов // Бот. журн. 1994. Т. 79, № 1.

Куркин К.А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Зависимость динамики антропогенных изменений растительности от устойчивости исходных эдификаторных синузий // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1996. Т. 101, вып. 1.

Куркин К.А. Опыт мониторинга пойменных лугов. Динамики устойчивости фитоценозов // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1997. Т. 102, вып. 3.

Куркин К. А. Анализ прямого и опосредованного действия азотных удобрений на растительность лугов Окской поймы // Бюл. МОИП, Отд. биол., 2010. Т.115. вып. 5.

Куркин К. А., Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В. Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация степени поемности по растительности // Бот. журн. 1986. Т. 71, № 8.

Куркин К. А., Крылова Н. П. Приемы улучшения и использования сенокосов и пастбищ в поймах рек. М., 1978.

Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков С.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М., 1956.