БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И АГРОХИМИИ СО РАН

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

2-е издание, исправленное и дополненное

Ответственный редактор
доктор биологических наук Г.П. Гамзиков

Новосибирск - 2018

УДК 577.4

Авторы: Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Шмакова Е.И., Снытко В.А., Дубынина С.С., Магомедова Л.Н., Нефедьева Л.Г., Семенюк Н. В., Тишков А.А., Ти Тран, Хакимзянова Ф.И., Шатохина Н.Г., Кыргыс Ч.О., Самбуу А.Д.

Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А. и др. 2-е издание, исправленное и дополненное – Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018. 110 с.

ISBN 978-5-600-02350-5

DOI: https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5

В монографии обобщены данные о продуктивности травяных экосистем. Первичная продукция экосистем является её важнейшей характеристикой, оценкой свободной энергии, которая обеспечивает протекание биологического круговорота. Знание этой величины необходимо как для понимания функционирования экосистем, так и для оценки продукционного потенциала сенокосов и пастбищ. Оценки первичной продукции травяных экосистем варьируют чрезвычайно широко, так как они получены различными методами. Впервые приведены параметры биологической продуктивности, полученные одним методом, авторами, работавшими от северной до южной границы степной зоны со всеми типами травяных экосистем. Выявлены новые географические структуры растительного вещества и первичной продукции травяных экосистем.

Книга представляет интерес для экологов, ботаников, почвоведов и специалистов по сенокосам и пастбищам.

©Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 2018

©Авторы, 2018

ISBN 978-5-600-02350-5

9 785600 023505

UDK 577.4

Authors: Titlyanova A.A., Bazilevich N.I., Shmakova E.I., Snytko V.A., Dubynina S.S., Magomedova L.N., Nefedyeva L.G., Semenyuk N.V. , Tishkov A.A., Ti Tran, Khakimzyanova F.I., Shatokhina N.G., Kyrgys Ch.O., Sambuu A.D.

Biological productivity of grasslands. Geographical regularities and ecological features / Titlyanova A.A., Bazilevich N.I., Snytko V.A. et al. 2nd edition, corrected and amended – Novosibirsk: ISSA SB RAS, 2018, 110 p.

ISBN 978-5-600-02350-5

DOI: https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5

The book summarized the data about the plant productivity in grasslands. The primary production of any ecosystem is its most important characteristic, providing the estimate of free energy for biological turnover processes. Primary production estimates are needed to understand ecosystem functioning and to evaluate productivity of haylands and pastures. Primary production estimates vary extremely widely as they were often obtained by different methods. The book presents for the first time parameters of biological productivity obtained by the authors by using one and the same method for investigating all types of grasslands in the area ranging from the northern to the southern border of the steppe zone. As a result new geographical structures of plant material and its primary production were revealed.

The book is of interest for ecologists, botanists, soil scientists, environmentalists and specialists on haylands and pastures.

©Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, 2018

©Authors, 2018

ISBN 978-5-600-02350-5

9 785600 023505

ОГЛАВЛЕНИЕ

ПРЕДИСЛОВИЕ **5**

МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОДУКЦИОННО-ДЕСТРУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ. **6**

А. А. Титлянова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ **14**

(по материалам авторов). А. А. Титлянова

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ВЕЩЕСТВА И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Подзона луговых степей

Травяные экосистемы Русской равнины, Курская область **17**

Н. И. Базилевич, Е. И. Шмакова, А. А. Тишков, Тран Ти

Травяные экосистемы Русской равнины при хозяйственном использовании, Курская область. Н. В. Семенюк, Н. И. Базилевич, А. А. Тишков **21**

Остепненные луга и луговые степи Западной Сибири, Новосибирская область **30**

Н. Г. Шатохина

Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край **38**

В. А. Снытко, Л. Г. Нефедьева, С. С. Дубынина

Подзона настоящих степей

Настоящая степь Казахстана, Целиноградская область. Н. Г. Шатохина **46**

Настоящая степь Хакасии – сукцессия восстановления. Ф. И. Хакимзянова **55**

Настоящие степи Забайкалья, Читинская область. В. А. Снытко, Л. Г. Нефедьева **62**

Подзоны сухих и опустыненных степей

Сухая степь Казахстана, Целиноградская область. А. А. Титлянова **70**

Сухие и опустыненные степи Тувы. Ч.О. Кыргыс, А.Д. Самбуу, А.А. Титлянова **77**

Сухая опустыненная степь Дагестана. Л. Н. Магомедова **87**

ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ (Заключение) **96**

А. А. Титлянова

ЛИТЕРАТУРА **108**

ПРЕДИСЛОВИЕ

Оценка продуктивности любого фитоценоза обязательно должна включать величину чистой первичной продукции подземных органов. Для лесов это очень трудная задача, поскольку основную подземную продукцию дают мелкие корни, которые полностью или частично отмирают и нарастают два-три раза в сезон при сохранении основной корневой системы.

Несколько легче эта задача решается в травяных экосистемах, поскольку здесь можно выкопать корни до любой глубины и определить их запас. Но запас – это не продукция, которая (обычное условие исследований) определяется за год. Для оценки подземной продукции (*BNP*) использовалось несколько методов, которые давали некоторую условную величину, различную у разных авторов.

Методы оценки ANP (надземная продукция) и BNP (подземная продукция) были предложены А.А. Титляновой в 1971 г. Метод основан на изучении динамики запасов живых и мертвых надземных и подземных органов растений в течение сезона и вычислении величин продукции по балансовым уравнениям. Титляновой также разработан метод минимальной оценки продукции. Предложенные методы были использованы на Карачинском стационаре и показали свою эффективность [Структура, функционирование и эволюция…, 1976]. Группа ученых из Москвы, Новосибирска, Иркутска и Кызыла (Тува) договорились об изучении чистой первичной продукции различных степей единым методом, подробно описанным Титляновой А.А. [Титлянова, 1977].

Работы проводились в разное время на всех типах степей. Результаты были обработаны единообразно.

Для того, чтобы оценить *ANP* и *BNP* на одном полигоне требовалось не менее двух-трех лет с отбором проб три-пять раз в сезон. Что это означает на практике? На выбранной площади закладывается случайным методом 10 площадок (0,25 м^2) с которых срезается зеленая фитомасса и ветошь, собирается подстилка. Затем с помощью специального пробоотборника или из стенок почвенных разрезов отбирается 8-10 монолитов размером 1 дм^3 до глубины 40 см (иногда в сухих степях до 20 см). Сумма монолитов одного отбора – от 20 до 40 штук. Далее следует отмыть корневую массу от почвы и разделить эту массу на живые и мертвые подземные органы. За сезон число монолитов в зависимости от частоты отбора достигает 60-200. Если же для сравнения берется несколько вариантов (разные степные ассоциации, разная пастбищная нагрузка), то число монолитов, которое необходимо взять из почвы достигает 250-400 штук. Из всех монолитов необходимо отмыть корни от почвы, затем разобрать полученную массу на крупные корни и корневища, характерные для определенных видов растений, средние

и мелкие корни. В крупной и мелкой фракциях определяется количество живых подземных органов и мертвых корневых остатков. Отбор монолитов, их размывка, выделение из отмытой массы живых корней и мертвых корневых остатков – это тяжелая непрерывная работа в поле с мая по октябрь и методически трудная, утомительная работа в течение всего зимнего сезона. Немногие берутся за такую работу. Но команды исследователей в Курской области, в Барабинской низменности, в Назаровской котловине, в Забайкальских степях, в Казахстане и Туве взялись за эту грандиозную работу и выполнили ее. Исследования шли в разное время и в целом охватили период с 1966 по 2010 гг., т.е. 45 лет.

Результаты исследований вошли в небольшую книжку «Биологическая продуктивность травяных экосистем» [1988]. Схема написания текстов была по решению авторов единообразной.

Данная книга является переизданием вышедшей в 1988 году под редакцией В.Б. Ильина коллективной монографии. В настоящее издание не входят болота Приамурья и включены степи Тувы. Полностью изменен раздел «Обсуждение материалов». Надеюсь, что новое издание этой небольшой книги окажется полезным для молодой генерации экологов, занимающихся биотическим круговоротом.

МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОДУКЦИОННО-ДЕСТРУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Круговорот углерода представляет собой совокупность продукционных, деструкционных процессов и процессов ресинтеза органических соединений. Под продукционным процессом понимается сочетание процессов, приводящих к созиданию растительного органического вещества. Деструкционные процессы включают в себя процессы отмирания растений или их отдельных частей, образования мортмассы и распада последней до простых минеральных веществ. Процесс ресинтеза — это совокупность процессов, приводящих к образованию новых органических соединений из продуктов переработки растительного вещества. К ним относятся соединения, строящие ткани гетеротрофов, и органическое вещество почвы.

Первым методологическим принципом изучения является создание полной системы наших качественных представлений о совокупности продукционно-деструкционных процессов.
В продукционном звене создается чистая первичная продукция системы как результат фотосинтеза и процессов дыхания: $NPP = Ph - Resp$, где NPP — чистая первичная продукция, Ph — интенсивность фотосинтеза, $Resp$ — интенсивность дыхания. Продукция, т. е. количество вещества, созданного фитоценозом за единицу времени, является важнейшей характеристикой системы, входом свободной энергии, которая обеспечивает протекание биологического круговорота. Продукция расходуется в экосистеме по нескольким

направлениям. В общем виде за определенный промежуток времени $NPP = \Delta B + \Delta M + C + S$, где ΔB — увеличение массы живых органов, ΔM — та часть NPP, которая, пройдя через стадию живой фитомассы, превратилась за этот же отрезок времени в мортмассу, C — доля NPP, потребленная фитофагами, S — доля NPP, представленная корневыми выделениями и продуктами вымывания осадками из надземной фитомассы.

Процессы деструкции, начинающиеся с отмирания фитомассы, т. е. с образования мортмассы, и продолжающиеся процессами разложения последней, неразрывно связаны с ресинтезом (рис. 1).

Исследования, посвященные продукционно-деструкционным процессам, могут касаться любого звена круговорота углерода. Первый методологический принцип требует точного представления о месте этого звена в общей схеме и знаний об источниках углерода и энергии для осуществления изучаемых процессов.

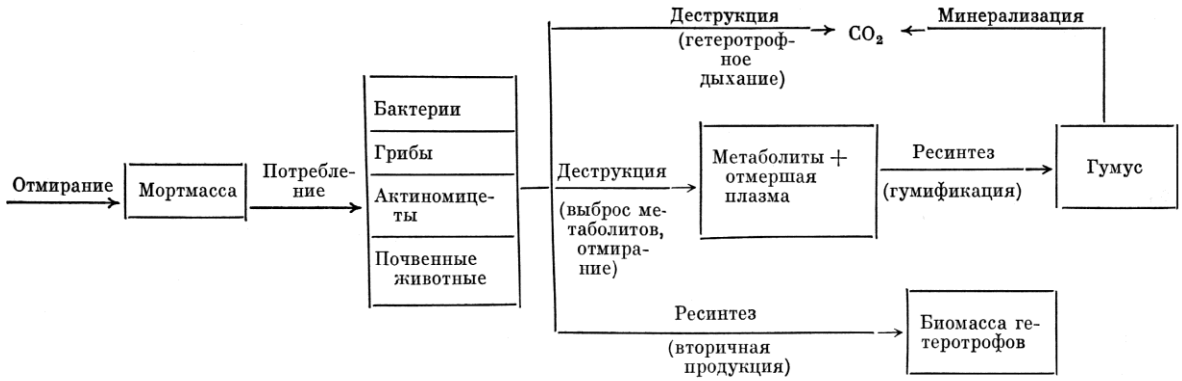

Рис.1. Гетеротрофное звено круговорота углерода

Вторым методологическим принципом является выделение и точное употребление тех количественных характеристик, которыми описывается круговорот. Таких характеристик всего четыре — две основные и две производные.

1. Запас вещества Q (фитомасса, мортмасса, зоомасса, гумус и т. д.) измеряется в единицах массы на единицу площади, предпочтительнее в г/м^2.

2. Интенсивность процесса I (фотосинтез, дыхание, продукция, минерализация гумуса и т. д.) измеряется в единицах массы на единицу площади за единицу времени, предпочтительнее в г/(м^2 · год). Продукция есть интенсивность процесса, поэтому она не может измеряться ни в г, ни в г/м^2, а только в г/м^2 за единицу времени — сутки, месяц, год (в зависимости от целей исследования).

3. Удельная скорость процесса $f = I/Q$ показывает, как быстро работает (фотосинтез, дыхание) или превращается (минерализация, гумификация) 1 г вещества; измеряется в единицах, обратных времени — год$^{-1}$.

4. Время оборота вещества $\tau = Q/I$ показывает, как долго происходит оборот углерода (или азота, фосфора и т. д.) в выделенном компоненте (фитомасса, мортмасса, гумус и т. д.); измеряется в единицах времени.

Чрезвычайно важно каждый раз писать, какие объекты и характеристики рассматриваются, и приводить размерность. К сожалению, некоторые статьи приходится разгадывать, как головоломки, ибо термины не объясняются и размерности отсутствуют.

Третьим методологическим принципом является установление режима круговорота. Режим может быть стационарным, периодическим и переходным. Характеризуется он равенством или неравенством *NPP* и *Resp*, а также I_{in} и I_{out} (I_{in} — вход вещества в экосистему, I_{out} — выход из нее).

Стационарный режим характеризуется постоянством интенсивностей потоков и запасов веществ в блоках. При стационарном режиме, осуществляемом фактически только в закрытых искусственных экосистемах, $NPP = Resp$ для любого отрезка времени.

Периодический режим отличается тем, что изменение внешних параметров происходит периодически и, подчиняясь заданному ритму, изменяются и характеристики биологического круговорота. В многолетнем разрезе величины Q и I остаются постоянными и выполняются равенства $NPP = Resp$ и $I_{in} = I_{out}$. Благодаря этим равенствам периодический режим часто рассматривается как стационарный.

Переходный режим устанавливается в тех случаях, когда экосистема переходит от одного режима функционирования к другому. При этом величины I и NPP направленно изменяются, $NPP \neq Resp$, $I_{in} \neq I_{out}$. В образующихся экосистемах (зарастание скал, песков, техногенных отвалов) $NPP > Resp$, $I_{in} > I_{out}$, избыток веществ закрепляется в формирующихся блоках. В деградирующих экосистемах $NPP < Resp$, $I_{in} < I_{out}$, накопленные вещества теряются из блоков. Знание режима необходимо для правильной трактовки полученных результатов.

Четвертым методологическим принципом является правильное установление положения, занимаемого экосистемой в широтном ряду зональности и на катене. Грубо говоря, зональная позиция определяет количество солнечной энергии, получаемое экосистемой, катенная — количество влаги, от чего зависят, в свою очередь, интенсивности продукционно-деструкционных процессов [Мордкович и др., 1985]. В связи с этим сравнительный анализ их

может проводиться либо для катен разных зон, либо для разных экосистем одной катены, либо для экосистем разных катен, но занимающих на катене аналогичные позиции.

Выполнение этих четырех методологических принципов гарантирует сравнимость материалов, полученных различными исследователями, создает базу для понимания между учеными разного профиля, ликвидирует неясности и разночтения, связанные с путаницей в терминологии или с неадекватным применением терминов и понятий.

Терминология и обозначения

В монографии мы будем пользоваться единой терминологией и системой обозначений, которые сейчас уже широко приняты.

Термин	Символ
Запас, г/м^2	
Зеленая фитомасса	G
максимальный запас	G_{max}
средний запас за сезон	G_{av}
Многолетние живые надземные органы	Pr
Надземная фитомасса	$G + Pr$
Живые подземные органы	B
Фитомасса — живые органы	$G + Pr + B$
Ветошь — пожелтевшие листья и побеги, стоящие на корню	D
Подстилка — опавшие мертвые растения и их органы	L
Надземная мортмасса	$D + L$
Мертвые подземные органы, подземная мортмасса	V
Мортмасса	$D + L + V$
Растительное вещество	$G + Pr + D + L + B+V$
Интенсивность процесса, г/(м^2 год)	
Надземная первичная продукция	ANP
Подземная первичная »	BNP
Первичная »	$NPP = ANP + BNP$
Разложение подстилки	AM
» подземных растительных остатков	BM

Структура растительного вещества — распределение запасов растительного вещества по компонентам.

Продуктивность — сложное понятие, отражающее биологический потенциал экосистемы; характеризуется двумя параметрами: запасом фитомассы и продукцией.

Дополнительные параметры, рассчитываемые по исходным:

<u>Удельная скорость процесса</u> – $f = I/Q$ –измеряется в единицах, обратных времени.

Время обороты вещества – $\tau = Q/I$ – измеряется в единицах времени. Так запас B = 1000 г/м^2 создается за 2 года при = 500 г/м^2·год.

Методы исследования первичной продукции

Величина *NPP* зависит от видового состава сообщества, климата, гидротермических условий данного и предыдущих сезонов, от свойств почвы. Конкретные же значения величины *NPP*, полученные в наблюдениях различных авторов, зависят, прежде всего, от метода ее оценки. Величина *NPP*, определенная разными методами в одной и той же экосистеме в один и тот же сезон, может отличаться в 2—3 раза. Понятно, что метод оценки продукции — вопрос первостепенной важности, заслуживающий особого внимания.

Общая первичная продукция травяных экосистем складывается, как указано выше, из продукции надземных и подземных органов растений. Наиболее простым и старым способом определения величины *ANP* является оценка по величине запаса зеленой фитомассы в момент ее максимального развития — G_{max}. Такая оценка далека от действительности. Многими работами [Борисова-Гуленкова, 1960; Семенова-Тян-Шанская, 1966; Макаревич, 1968] показано, что большинство растений лугов и степей дает две генерации листьев — весеннюю, отмирающую в середине лета, и позднелетнюю, отмирающую осенью или следующей весной. Для злаковых прерий Канады продолжительность жизни зеленых листьев *Agropyron dasystachyum* весьма коротка и колеблется от нескольких дней до четырех недель [Coupland, Abouguendia, 1974]. Ясно, что в любой момент вегетационного сезона некоторая часть зеленой фитомассы уже отмерла (перешла в ветошь и частично в подстилку), а некоторая еще будет образована в связи с появлением новых листьев и побегов. Таким образом, величина G_{max} не равняется величине *ANP* и принципиально не может быть приравнена к ней.

Более совершенные методы определения *ANP* основываются на двух подходах.

Первый подход условно назовем ботаническим. Он заключается в суммировании запасов зеленой фитомассы доминантных видов, учтенных в момент максимального развития каждого [Родин и др., 1968; Хоанг Тьюнг, 1974; Методы изучения..., 1978; Grassland ecosystems..., 1979]. Величина *ANP*, определенная этим методом, превышает величину G_{max} в 1,1—1,7 раза (табл. 1). Метод суммирования пиков зеленой фитомассы отдельных видов был принят американскими учеными для оценки чистой первичной продукции надземной фитомассы при сравнении различных травяных экосистем [Sims, Goupland, 1979].

Таблица 1

Сравнение величины продукции, полученный "ботаническим" методом, и G_{max}

Экосистема	G_{max}, г/м^2	*ANP*, г/(м^2·год)	Автор
Луговая степь, Русская равнина	401	470	Хоанг Тьюнг, 1974; Кашкарова и др., 1983
Луговая степь, Западная Сибирь	280	390	Вагина, Шатохина, 1971
Засушливая степь, Забайкалье	154	212	Сочава и др., 1962
Высокотравная прерия, Оклахома, США	287	346	Sims, Coupland, 1979
Смешанная прерия, Саскачеван, Канада	131	143	Те же
Низкотравная прерия, Колорадо, США	101	172	»

Второй подход — балансовый — позволяет учесть переходы растительного вещества из одного компонента в другой. Он основан на изучении динамики веса основных компонентов растительного вещества. Для травяных экосистем в основные компоненты надземного растительного вещества входят: зеленая фитомасса, ветошь и подстилка. Рассматривается цепочка превращений $G \rightarrow D \rightarrow L$ и для каждого компонента записывается балансовое уравнение. Система уравнений выглядит следующим образом:

$$\Delta G = G_2 - G_1 + \Delta D,$$

$$\Delta D = D_2 - D_1 + \Delta L,$$

$$\Delta L = L_2 - L_1 + \Delta M,$$

где G_1 и G_2, D_1 и D_2, L_1 и L_2 — запасы зеленой фитомассы, ветоши и подстилки в первый и второй срок учета, а ΔG, ΔD, ΔL, ΔM — соответственно продукция, интенсивность отмирания зеленой фитомассы, интенсивность перехода ветоши в подстилку и интенсивность разложения подстилки от первого до второго срока.

Для расчета величины *ANP* по балансовым уравнениям требуется знать запасы всех компонентов для всех сроков учета и одну из величин — ΔD, ΔL или ΔM — для всех периодов между сроками учета. Величина *ANP* равняется сумме ΔG за весь вегетационный сезон. Если же известна только динамика запасов отдельных компонентов, то для приближенного определения величины *ANP* может быть использован метод минимальной оценки, когда одно из приращений полагается равным нулю [Титлянова, 1977; Методы изучения..., 1978].

При сравнении методов оценки *ANP* (табл. 2) видно, что величина ANP_{real} превышает в 1,6—2 раза, а величина ANP_{min} — в 1,2—1,4 раза величину G_{max}.

Анализируя имеющиеся данные, мы пришли к выводу, что методы «суммирования пиков» и минимальной оценки дают близкие величины, но заниженные по отношению к величине, измеренной балансовым методом, в 1,5—3 раза [Титлянова, 1977; Grassland ecosystems..., 1979].

Таблица 2

Надземная продукция в экосистеме вейникового луга (Бараба), определенная разными методами, г/(м^2·год)

Метод	Показатель *ANP*	1970 г.	1972 г.
Максимальный запас	G_{max}	181	295
Минимальная оценка	ANP_{min}	213	403
Балансовый	ANP_{real}	387	477

Рассмотрим методы определения продукции подземных органов. Прежде всего необходимо отметить, что в травяных экосистемах доля *BNP* равна 50—90% *NPP*. При таком соотношении *ANP/BNP* функционирование экосистемы в основном определяется подземной продукцией и с экологической точки зрения определение *BNP* представляется более важной задачей, чем определение *ANP*, однако данных о *BNP* намного меньше, чем об *ANP*. В чем причина столь большого несоответствия в количестве информации о величинах надземной и подземной продукции? Определение величины *BNP* является гораздо более трудной задачей, чем определение *ANP*, как в методическом аспекте, так и в плане затрат рабочего времени и физических усилий.

В настоящее время для определения величины *BNP*, так же как и величины *ANP*, используются два подхода — ботанический и балансовый. **При ботаническом подходе** в динамике исследуются корневые системы растений-доминантов, запасы живых и мертвых подземных органов, их соотношение. Общая величина *BNP* оценивается как сумма максимальных приращений корневых масс отдельных видов растений с пересчетом на единицу площади [Хоанг Тьюнг, 1975; Кашкарова и др., 1983].

При балансовом подходе выделяют соответствующие компоненты, например, *B* — живые, *V* — мертвые подземные органы, и записывают балансовые уравнения:

$$\Delta B = B_2 - B_1 + \Delta V,$$

$$\Delta V = V_2 - V_1 + \Delta W,$$

где B_1, V_1, B_2 и V_2 — запасы живых и мертвых подземных органов (в определенном слое почвы) в первый и второй сроки учета; ΔB — продукция, ΔV — интенсивность отмирания, ΔW — интенсивность разложения подземной фитомассы за период от первого до второго срока. Если же подземная фитомасса не разделена на живую и мертвую, то балансовое уравнение выглядит следующим образом:

$$\Delta B = (B + V)_2 - (B + V)_1 + \Delta W.$$

При полных балансовых опытах определяют динамику запасов *B, V* и интенсивность разложения мертвых подземных органов ΔW. Если величину ΔW не определяют, но разделяют

подземную фитомассу на *B* и *V*, то пользуются методом минимальной оценки, исходя из данных о динамике запасов *B, V* и принимая равным нулю *ΔB, ΔV* или *ΔW*. Соответствующие методики подробно описаны ранее [Титлянова, 1977; Методы изучения..., 1978]. Сумма *ΔB* за год представляет собой величину *BNP*.

Если разборка на *B* и *V* не производится, но известна динамика запасов (*B* + *V*), то при оценке величины *BNP* пользуются одним из двух методов: 1) определяют сумму положительных приращений запасов (*B*+ *V*); 2) вычисляют разницу между $(B + V)_{max}$ и $(B + V)_{min}$. Первым методом оценена величина *BNP* для прерий Северной Америки, причем отдельно для узлов кущения, располагающихся в почве, и отдельно для корней в каждом почвенном слое. Величина *BNP* принята равной сумме существенных положительных приращений массы всех выделенных фракций [Grassland ecosystems..., 1979]. Вторым методом оценена подземная продукция в луговых фитоценозах Карелии [Продуктивность луговых сообществ, 1978]. Естественно, что оба метода приводят к заниженной оценке величины *BNP*, так как не учитывается величина *ΔW*.

Теперь сравним различные методы определения величины *BNP*, используя данные о динамике запасов подземных органов в одной и той же экосистеме (табл. 3).

Таблица 3

Подземная продукция в экосистеме вейникового луга (Бараба), определенная различными методами, г/(м^2·год), в слое 0-40 см

Метод	Показатель	*BNP*
С учетом интенсивности разложения мертвых корней	BNP_{real}	1910
Минимальная оценка	BNP_{min}	915
Суммирование положительных приращений	$\sum\Delta(B+V)$	806
Определение разницы максимальных и минимальных запасов	$(B+V)_{max} — (B+V)_{max}$	544

Как видно из приведенных данных, методы «минимальной оценки» и «суммирования положительных приращений» дают близкие величины *BNP*, но в два с лишним раза меньшие, чем реальная величина (1910 г/(м^2 · год)), а метод «разницы максимальных и минимальных запасов» занижает оценку *BNP* почти в 4 раза.

Для расчета баланса растительного вещества и определения величины чистой первичной продукции хотя бы по минимальной оценке в травяных экосистемах необходимы исследования по динамике запасов надземных и подземных органов. В исследованиях, описанных ниже, применялся метод минимальной оценки.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ
(по материалам авторов)

Исследования продуктивности травяных экосистем проводились в лесостепной и степной зонах Европы и Азии. Они охватывали все основные типы травяных экосистем лесостепной и степной зон. Наиболее западная часть – луговая степь Курской обл., далее следуют остепненные луга и луговые степи Барабы (Западная Сибирь), луга и луговые степи Назаровской впадины в Красноярском крае, настоящие степи Казахстана, сухие степи Казахстана и Тувы, сухие и опустыненные степи Дагестана, опустыненные степи Тувы (табл. 4). Местоположение стационаров показано на картосхеме (рис. 2). Характеристики исследованных экосистем и климатических условий регионов, составленные на основании данных авторов соответствующих разделов монографии, приведены в табл. 4, 5 и на рис. 3. Исследования основывались на стационарных многолетних наблюдениях.

Таблица 4

Характеристика исследованных экосистем

Характеристика	Лесостепная зона			
	Луговые степи			
Географическое положение	Русская равнина	Приобское плато, Западная Сибирь	Барабинская низменность, Западная Сибирь	Назаровская впадина, Центральная Сибирь
Геоморфологическое положение	Плакор	Средняя часть склона увала	Вершина и верхняя часть склона гривы	Выровненная поверхность
Растительное сообщество	Разнотравно-мятликовая безостокостровая степь	Бобово-разнотравно-злаковая степь	Разнотравно-злаковая степь	Тимофеевко-богаторазнотравная степь
Доминанты	*Bromopsis riparia, Filipendula vulgaris, Galium verum, Poa angustifolia*	*Poa angustifolia, Stipa pennata, Medicago falcata, Peucedanum morisonii*	*Poa angustifolia, Phleum phleoides, Calamagrostis epigeios, Stipa pennata, Artemisia glauca*	*Pulsatilla flavescens, Galium verum, Bupleurum multinerve, Onobrychis sibirica*
Почва	Чернозем типичный мощный тучный	Чернозем выщелоченный	Чернозем обыкновенный	Чернозем обыкновенный луговатый
Слой, см	0—50 0—100	Не опр.	0—50 0—100	0—100
Запас, т/га:				
C гумуса	232 345	»	102 135	250
$N_{общ}$	19 29	»	12 16	40

Характеристика	Степная зона					
	Настоящие степи			Сухие стеи		
Географическое положение	Атбасарская провинция Казахского мелкосопочника	Южная часть Южно-Минусинской котловины	Онон-Аргунский округ Монгольской степной провинции	Терско-Сулакская низменность Дагестана	Тенгизская озерно-аккумулятивная равнина Казахского мелкосопочника	Тува, Убсунурская котловина
Геоморфологическое положение	Склон пологого повышения	Южный склон куэсты	Катены северного и южного склонов низких сопок	Слегка наклонная вершина горы	Верхняя часть склона пологого увала	Террасы рек и склоны предгорий
Растительное сообщество	Настоящая разнотравно-ковылково-красноковыльная степь	Настоящая мелкодерновинно-злаково-тырсовая степь	Криоксерофильный вариант настоящих степей	Сухая опустыненная разнотравно-полынно-злаковая степь	Сухая типчаково-ковылковая степь	Сухие ковыльно-мелкодерновинно-ранотравные
Доминанты	*Stipa lessingiana, S. zalesskii, Galium ruthenicum, Seseli ledebourii, Peucedanum alsaticum*	*Stipa krylovii, Festuca valesiaca, Cleistogenes squarrosa, Koeleria cristata*	*Stipa baicalensis, Tanacetum vulgare, Festuca lenensis, Leymus chinensis*	*Stipa capillata, Koeleria cristata, Poa bulbosa, Artemisia taurica, Salvia tomentosa*	*Stipa lessingiana, Festuca valesiaca, Seseli ledebourii, Artemisia frigida*	*Stipa krylovii, Cleistogenes squarrosa, Koeleria cristata, Agropyron cristatum*
Почва	Чернозем южный карбонатный	Чернозем южный маломощный	Чернозем мучнисто-карбонатный	Каштановая	Каштановая	Каштановая маломощная
Слой, см	0—60 0—90	0—90	0—100	0—60	0—90	0—40
Запас, т/га:						
C гумуса	162 188	196	71—104	75	133	72
$N_{общ}$	13 не опр.	16	4—11	16	не опр.	не опр.

Рис. 2.Схема размещения стационаров.

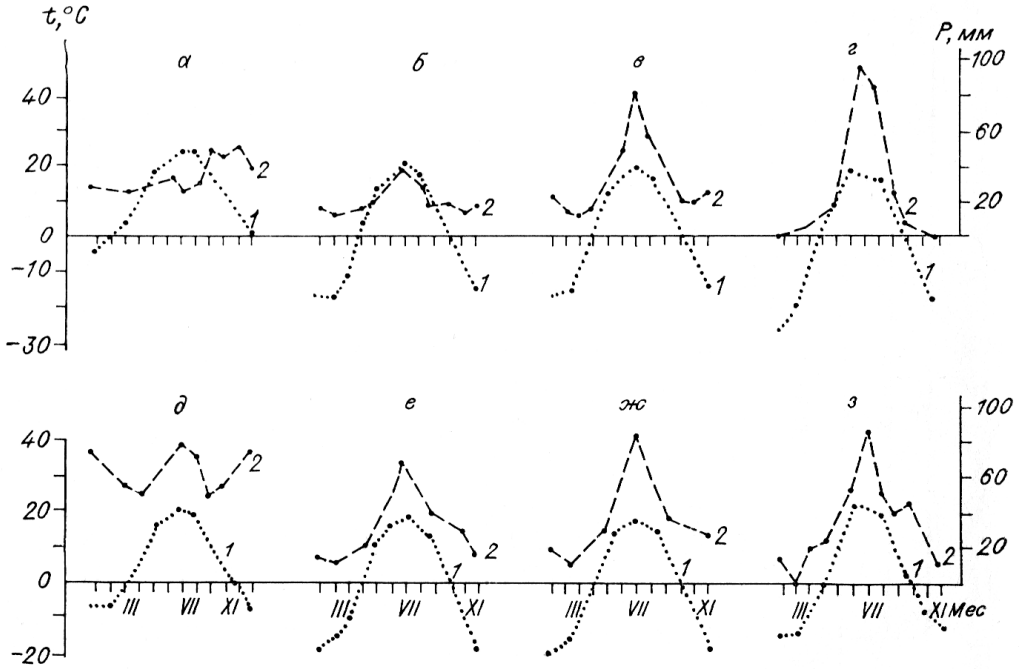

Рис. 3. Климатограммы степей (по среднемноголетним данным).
а — сухая опустыненная степь, Дагестан; б — сухая степь, Казахстан; в — настоящая степь, Казахстан; г — настоящая степь, Забайкалье; д — луговая степь, Курская обл.; е — луговая степь, Бараба; ж — луговая степь, Новосибирское Приобье; з — луговая степь, Назаровская впадина, Красноярский край; 1 — среднемесячная температура, 2 — осадки.

Таблица 5

Климатическая характеристика исследованных регионов

Показатель	Лесостепная зона				Степная зона					
	Луговые степи				Настоящие степи				Сухие степи	
	Курская обл.	Приобье	Бараба	Назаровская впадина	Казахстан	Хакасия	Тува	Забайкалье	Дагестан	Казахстан
Осадки за год, мм	540-580	400-450	350-400	450-520	300-350	350-400	259	300-340	340-360	200-270
Средняя температура, °*C*:										
за год	5,6	-0,3	-0,5	-1,0	0,7	0,9	-4,0	-2,7	11,2	1,3
за январь	-7,0	-19,4	-20,5	-18,0	-18,1	-19,0	-30,0	-28,0	-4,0	-18,0
за июль	20,0	18,4	18,7	22,0	19,3	19,0	19,0	19,0	24,5	20,4
Радиационный баланс, ккал/($см^2$·год)	37,0	24,0	25,0	35,0	29,9	42,0	28,0	45,8	92,8	31,4
Безморозный период, сут	140	120	118	110	110	110	175	110	220	120
Длительность вегетационного сезона, сут	190	160	160	156	168	Нет данных	190	160	Нет данных	150

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ВЕЩЕСТВА И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Подзона луговых степей Европы

Травяные экосистемы Русской равнины, Курская область

Исследования проводились в Центральночерноземном биосферном заповеднике с 1980 по 1983 г. Климат здесь умеренно континентальный. Индекс сухости по Будыко около 1; среднегодовая температура воздуха 5,3°С, январская –9,1, июльская +19°С; годовое количество осадков 565 мм, 70% из них выпадает за теплое полугодие.

Метеорологические условия 1980 г. были близки к среднемноголетним; в 1981 г. сумма осадков составила 600 мм, средняя температура июля достигала 23°С; 1982 г. был экстремально влажным с суммой осадков около 700 мм; в 1983 г., хотя и выпало всего 489 мм осадков, более 70% их пришлось на теплое полугодие. Продукционно-деструкционные процессы в луговой степи на плакоре (разнотравно-мятликово-безостокостровая ассоциация) отражали погодные условия этих лет.

Для получения представления о динамике живой и мертвой растительной массы использовались результаты, полученные А. М. Семеновой-Тян-Шанской [1966] за семь лет исследований и В. Д. Утехиным [1977] за один год, а для надземной и подземной массы — материалы В. Д. Утехина и Хоанг Тьюнга [1975] за два года. Эти данные были обработаны ранее по методу минимальной оценки [Титлянова, 1977]. В совокупности с результатами нашей работы были получены среднемноголетние значения показателей продукционно-деструкционного процесса.

Рассмотрим динамику запасов растительного вещества в сухой 1972 г., умеренно влажный 1981 г. и влажные 1982—1983 гг. В связи с ранней весной продукция зеленой массы в апреле 1983 г. была выше, чем в 1982 г., и уже в июне наблюдался максимум развития травостоя (табл. 32). Нарастание зеленой массы в мае и июне протекало активно во все годы, особенно в 1982 г. Максимум надземной массы в 1982 г. приходился на июль, что совпадало со среднемноголетней оценкой, в 1981 г.— на август. В июле 1981 и 1983 гг., в период отсутствия дождей, нарастание зеленой массы прекращалось, и наступала характерная для степного типа продуцирования летняя пауза. В 1981 г. было две паузы. В 1982 г. в связи с частым и обильным выпадением осадков пауза отсутствовала, ритмика продуцирования носила характер, присущий луговому типу.

Все три года максимум запаса *B* формировался после максимума запаса *G* (табл. 6). Это связано с тем, что после цветения и плодоношения ассимиляты более активно поступали в подземные органы. Во время вторичной вегетации прирост подземных органов снижался. Особенно четко эти закономерности прослеживались в динамике запасов и продукции корневищ. Формирование максимальных запасов подземной массы в нижнем почвенном горизонте (20—40 см) запаздывало по сравнению с верхним (0—20 см).

Динамика запасов ветоши и подстилки характеризовалась двумя максимумами — в начале и конце вегетации; второй максимум был обусловлен ослаблением микробиологического разложения в холодное время года. Разложение подстилки активизировалось в начале лета и особенно осенью, несколько замедлялось оно в период летней паузы. Накопление мертвых подземных органов происходило параллельно нарастанию живых, но с некоторым запаздыванием. Свыше 85% подземной мортмассы разлагалось за теплое полугодие и около 15% — за холодное.

В среднемноголетнем цикле величины продукции, накопления растительных остатков и их разложения в надземной и подземной частях близки, что свидетельствует о замкнутости биологического круговорота и стационарности режима функционирования луговой заповедной степи. Период исследований с 1981 по 1983 г. характеризуется более высокими

показателями продукционного процесса сравнительно со среднемноголетними, особенно 1982 г. (табл. 7). Максимальный запас зеленой массы в этот год превышал среднемноголетний более чем в 2 раза, а ее продукция — в 1,5 раза. В то же время отмирание отставало от продуцирования G, поэтому для этого года характерна наименьшая величина $(D + L)/G_{max}$. Величина ANP/G_{max} в среднемноголетнем цикле была близка к 2, но варьировала по годам.

Средний запас живых подземных органов во все годы был значительным, а в 1982 г. превысил среднемноголетний на 300 г/м^2 (в слое почвы 0—40 см). Запасы живых и мертвых подземных органов в слое 0—20 см были примерно равны. Однако в слое 0—40 см подземная мортмасса превышала массу живых подземных органов, так как разложение происходило активнее в верхнем горизонте. Во влажном 1982 г. оно было настолько интенсивно, что величины отношений средних запасов V/B, а также $(D + L + V)/(G_{max} + B)$ были меньше единицы.

Приращение подземных органов в слое 0—20 см было особенно высоким во влажные 1982 и 1983 гг. Это связано с активизацией роста корневищ и с увеличением развития мелких сосущих корней в поверхностном слое почвы. Как запасы, так и продукция подземных органов превышали таковые в надземной сфере. Это характерная черта степных формаций [Базилевич, Титлянова, 1978].

Таблица 6
Динамика запасов растительного вещества в луговых степях Русской равнины, г/м^2

Дата учета	Надземная масса			Подземная масса					
	G	*D*	*L*	*B* в слое почвы, см			*V* в слое почвы, см		
				0-20	20-40	0-40	0-20	20-40	0-40
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1981 г.									
22.V	164	549	234	805	31	836	1116	165	1281
18.VI	264	13	618	462	56	518	1002	225	1227
10.VII	393	30	575	645	40	685	600	192	792
28.VII	414	48	404	697	50	747	576	215	791
17.VIII	424	68	632	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.
4.IX	254	139	365	1050	74	1124	696	446	1142
7.X	211	266	363	854	128	982	856	726	1582
6.XI	90	470	363	992	Не опр.	Не опр.	706	Не опр.	Не опр.
1982 г.									
16.IV	14	387	84	529	42	571	556	250	806
19.V	150	182	138	900	72	972	547	246	793
16.VI	632	65	370	1116	89	1205	922	415	1337
18.VII	770	183	371	1131	287	1418	404	447	851
18.VIII	754	323	320	1427	521	1948	846	539	1385
15.IX	473	244	346	620	80	700	636	421	1057
15.X	60	599	208	724	87	811	661	441	1102

Продолжение табл.6

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
1983 г.									
16.IV	90	325	193	414	Не опр.	Не опр.	471	Не опр.	Не опр.
19.V	178	261	269	753	Не опр.	Не опр.	621	Не опр.	Не опр.
18.VI	615	97	509	809	Не опр.	Не опр.	1364	Не опр.	Не опр.
21.VII	503	129	545	856	Не опр.	Не опр.	493	Не опр.	Не опр.
13.VIII	446	314	613	562	Не опр.	Не опр.	684	Не опр.	Не опр.
15.IX	176	384	184	528	Не опр.	Не опр.	750	Не опр.	Не опр.
15.X	73	528	315	1338	Не опр.	Не опр.	1000	Не опр.	Не опр.
1972 г.									
15.V	110	120	280	623	Не опр.	Не опр.	1085	Не опр.	Не опр.
15.VI	290	70	230	970	Не опр.	Не опр.	942	Не опр.	Не опр.
15.VII	360	120	210	913	Не опр.	Не опр.	937	Не опр.	Не опр.
15.VIII	300	90	290	913	Не опр.	Не опр.	1204	Не опр.	Не опр.
15.IX	150	250	280	826	Не опр.	Не опр.	1471	Не опр.	Не опр.
15.X	90	200	300	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.
15.XI	30	160	310	663	Не опр.	Не опр.	1557	Не опр.	Не опр.

Таблица 7

Характеристика продукционного процесса луговых степей Русской равнины

Показатель	1981	1982	1983	1972	Среднее*
1	2	3	4	5	6
Средний запас, г/м^2					
Надземная масса					
G_{max}	424	770	615	360	362
G_{av}	277	407	298	190	177
$D+L$	643	509	666	421	768
Подземная масса *B* в слое почвы, см					
0-20	760	921	751	820	772
0-40	820	1165	Не опр.	Не опр.	868
V в слое почвы, см					
0-20	800	665	769	1200	801
0-40	1150	1127	Не опр.	Не опр.	1206
Фитомасса (G_{av} $+B$)	1097	1572	1238	1121	1045
Соотношение запасов					
$(D+L)/ G_{av}$	2,3	1,3	2,2	2,2	4,3
B/ G_{av}	3,0	2,9	3,2	3,7	4,9
V/B	1,4	1,0	1,0	1,5	1,4
$(D+L+V)/(G_{av}+B)$	1,6	0,9	1,6	2,0	1,6
Продукция, г/(м^2·год)					
ANP	874	1128	1066	420	774
BNP в слое почвы					
0-20	845	1844	2304	794	1539
0-40	1570	2644	Не опр.	1129	1700
NPP	2444	3772	3370	1550	2474
BNP/ANP	1,8	2,3	2,2	2,7	2,2

Продолжение табл.7

1	2	3	4	5	6
Соотношение продукции и запасов, год$^{-1}$					
ANP/G_{max}	2,1	1,5	1,7	1,2	2,1
BNP/$B_{ср.}$	2,3	2,3	3,0	1,0	2,0
Среднесуточная скорость продуцирования, г/(м^2·сут)	12	21	17	6	11

* Для надземной массы и продукции за 13 лет, для подземной — за 5 лет

Величина *NPP* в 1982 г. превышала среднемноголетнюю в 1,5 раза. В 1958—1960 гг., также благоприятных по метеорологическим условиям, *ANP* была сравнима по величине с продукцией в 1981—1983 гг. и составляла в среднем 900 г/(м^2·год). В экстремально засушливом 1972 г. величина *ANP* составила всего 420 г/(м^2·год), а *NPP* — 1550 г/(м^2·год) (с ориентировочным учетом корней в слое почвы 20—40 см), что меньше среднемноголетней.

Для луговой степи характерна мозаичность. Продукция растительных микрогруппировок, занимающих наибольшие площади, — узколистномятликово-безостокостровой и узколистномятликово-пырейной — близка. Так, в первой из них величины *ANP* и *BNP* составили соответственно 866 и 1430 г/(м^2·год), во второй — 951 и 1350 г/(м^2·год).

Установлено, что среднесуточные скорости продукционного процесса достигают высоких значений в интервале среднесуточных температур воздуха 11—18°*C* при суммарных влагозапасах почвы от 130 до 200 мм. Поскольку такие условия могут складываться как в первую, так и во вторую половину вегетационного периода, то и сроки формирования максимальных запасов фитомассы варьируют по годам. Летние паузы в продукционном процессе надземной массы большей частью прослеживались в интервале среднесуточных температур воздуха 18—25°*C* при суммарных влагозапасах почвы от 120 до 170 мм. Следовательно, они обусловлены не только погодой, но и индивидуальной ритмикой развития растений. Оптимальные условия для интенсивного прироста подземных органов лежат в интервале более низких температур (температура почвы 7—14°*C*), чем для надземной массы при таких же влагозапасах.

Травяные экосистемы Русской равнины при хозяйственном использовании, Курская область

Для оценки роли домашних животных в функционировании степных экосистем важно выявление оптимальной величины пастбищной нагрузки, при которой сохраняется относительно равновесное состояние биоты. Для этих целей наиболее подходящими следует признать характеристики продуктивности, что подтверждает большой опыт исследований

[Горшкова, 1954; Герцык, 1955; Казанская, 1965; Снегирева, 1979; Базилевич, Семенюк, 1982—1984; Титлянова и др., 1983].

Нами в многолетней динамике изучались выпасаемые луговые степи на плакорах со слабой, умеренной и усиленной пастбищной нагрузкой, а также сильновыпасаемый лог (балка). Пастбище со слабой нагрузкой (0,5 головы крупного рогатого скота на гектар) по видовому составу растительного покрова незначительно отличается от заповедной степи. Здесь наиболее широко представлена ковыльно-разнотравно-прямокостровая ассоциация. Для пастбища с умеренным выпасом (1 голова на гектар) характерно увеличение мозаичности растительного покрова. Усиливаются позиции злаков и в целом степных эвриксерофитов. Преобладает прямокострово-мятликово-разнотравная ассоциация. Пастбище с усиленным выпасом (3 головы на гектар) резко отличается от других пастбищ на плакорах. Травостой здесь низкий, изреженный. Разнотравье угнетено, у многих видов подавлена жизненность, осоки выпали. Господствующими являются прямокострово-мятликовая и типчаково-мятликовая ассоциации с участием бобовых и разнотравья. Растительный покров имеет еще более ксерофитный, «степной», облик.

Юго-восточный склон выпасаемого лога (5 голов на гектар с продолжительностью выпаса 4 ч в сутки) характеризуется преимущественным распространением разнотравно-спорышевой ассоциации. Северо-западному склону лога при такой же пастбищной нагрузке присущ более богатый травостой. Здесь распространена разнотравно-полевицево-луговоовсяницевая ассоциация. Для днища лога типична разнотравно-пырейно-луговоовсяницевая ассоциация.

В начале вегетационного периода (апрель) запасы зеленой фитомассы на всех типах плакорных пастбищ были примерно равны и составляли 20—30 г/м^2 (табл. 8). Это в основном перезимовавшие побеги злаков и некоторых видов разнотравья. В этот срок и осенью запасы, как ветоши, так и подстилки были близки к максимальным. Наибольшие запасы ветоши отмечены на пастбище со слабым выпасом (около 400 г/м^2), что на 100 г/м^2 меньше по сравнению с заповедной степью. Запасы ветоши по мере возрастания интенсивности выпаса сокращались, составляя к середине апреля на пастбище с умеренным выпасом около 200 г/м^2, а с усиленным выпасом — всего лишь 40 г/м^2, т. е. в 10 раз меньше, чем при слабом выпасе. Запасы подстилки по мере возрастания пастбищных нагрузок падали в 3—8 раз. Суммарные запасы ветоши и подстилки на пастбище со слабым выпасом в начале вегетационного сезона составляли до 800 г/м^2, что в 5—8 раз больше, чем на пастбище с усиленным выпасом.

Таблица 8

Динамика запасов растительного вещества в экосистемах с разной пастбищной нагрузкой, г/м^2

Дата учета	*G*	*D*	*L*	*B* в слое почвы, см		*V* в слое почвы, см	
				0-20	20-40	0-20	20-40
1980 г., слабый выпас							
8.V	67	402	450	470	235	808	235
10.VI	220	203	640	544	45	1243	376
6.VII	290	309	387	829	82	1019	414
5.VIII	269	382	458	802	114	1376	229
4.IX	208	544	403	742	195	1645	373
25.IX	140	501	462	878	99	1357	485
1980 г., умеренный выпас							
8.V	67	277	384	437	155	1060	277
10.VI	240	158	498	500	31	1427	311
6.VII	269	352	307	705	72	1168	438
5.VIII	266	307	385	792	124	1398	242
4.IX	183	398	320	677	144	1536	346
25.IX	146	384	362	756	104	1446	376
	1980 г., усиленный выпас						
8.V	90	56	52	440	Не опр.	1418	Не опр.
10.VI	150	69	112	350	»	1128	»
6.VII	142	70	77	460	»	1310	»
5.VIII	140	160	120	543	»	1210	»
4.IX	121	43	89	610	»	1430	»
25.IX	93	71	131	670	»	1580	»
1982 г., слабый выпас							
22.IV	21	375	370	905	»	1482	»
20.V	164	267	400	851	»	1307	»
15.VI	313	183	450	Не опр.	»	Не опр.	»
16.VII	377	105	530	»	»	»	»
18.VIII	350	204	280	»	»	»	»
10.IX	250	300	450	1018	»	1982	»
10.X	160	380	530	Не опр.	»	Не опр.	»
	1982 г., умеренный выпас						
22.IV	24	144	350	980	»	1330	»
20.V	187	103	380	600	»	1590	»
15.VI	323	97	300	630	»	1790	»
16.VII	378	72	140	650	»	1330	»
18.VIII	180	190	200	Не опр.	»	Не опр.	»
10.IX	150	260	330	914	»	1630	»
10.X	120	300	350	1048	»	1753	»
1982 г., сильный выпас							
22.IV	22	38	60	610	»	1600	»
20.V	80	157	68	90	»	600	»
15.VI	167	13	51	630	»	1680	»
16.VII	160	35	91	650	»	1130	»
18.VIII	130	28	100	798	»	1430	»
10.IX	100	42	150	890	»	1300	»
10.X	90	80	100	905	»	1603	»

Весьма большими в начале вегетационного периода оказались запасы подземных органов растений, особенно мертвых (см. табл. 8). Так, весной запасы *B* на пастбище со слабым выпасом составляли около 900 г/м^2, а *V* — 1900—2000 г/м^2. При усилении пастбищной нагрузки запасы *B* снижались, но не сильно. Весенние же запасы *V* в разные годы колебались на пастбище с умеренной нагрузкой от 1000 до 1500 г/м^2, с усиленной нагрузкой — от 1300 до 1600 г/м^2.

Сравнивая весенний запас подземных органов (в слое 0—20 см) с осенним, можно заключить, что за холодный период в экосистеме с умеренной пастбищной нагрузкой разлагается 15—20% осеннего запаса подземных органов, а при увеличении нагрузки до усиленной — около 10%.

С конца апреля при быстром прогревании почвы в луговой степи (особенно на участках с усиленным выпасом) начинался бурный рост растений, и к середине мая запасы зеленой фитомассы возрастали в 6—10 раз. К этому времени на пастбищах со слабым и умеренным выпасом создавалось до 45% G_{max}, с усиленным выпасом — свыше 90% G_{max}. Одновременно происходил переход прошлогодней ветоши в подстилку; запасы *D* уменьшались, а *L* возрастали.

В этот же период благодаря активизации деятельности сапротрофных животных (главным образом дождевых червей) и микроорганизмов ускоренно шел процесс деструкции подстилки. С середины апреля до середины мая на пастбище со слабым выпасом разложилось 80—200 г/м^2 *L*, с умеренным выпасом — 50—120 г/м^2 и при усиленной нагрузке — 10—20 г/м^2.

В начале вегетации процессы отмирания подземных органов превалировали над их образованием и, как результат, запасы B уменьшались. Приращение V было значительным и варьировало в широком интервале в зависимости от нагрузки. Процессы разложения подземной мортмассы в апреле — мае наименее активно происходили на пастбище со слабым выпасом. С увеличением пастбищной нагрузки до усиленной разложение мортмассы активизировалось.

Вторая половина мая и первая половина июня характеризовались дальнейшим увеличением запасов *G*, однако скорость ее продуцирования несколько падала, особенно при усиленном выпасе. В таких условиях интервал колебаний прироста *G* в разные годы в данный период максимален: 60—170 г/м^2. Это указывает на то, что при усилении пастбищной нагрузки влияние метеорологических условий на ход продуцирования нарастает. В то же время начинает усиливаться процесс образования ветоши за счет отмирания видов весеннего и раннелетнего циклов развития. Более высокие пастбищные нагрузки активизируют этот процесс.

В мае — июне заканчивался переход прошлогодней ветоши в подстилку. На пастбище с усиленным выпасом процесс образования ветоши текущего года и особенно ее дальнейший переход в подстилку осуществлялся быстрее, чем на других пастбищах.

По мере замедления прироста надземных органов растений и оттоком из них ассимилятов активизировались ростовые процессы в подземной сфере. Наибольший прирост корневой массы отмечен в варианте со слабой пастбищной нагрузкой в 1980 г. (540 г/м^2). При возрастании нагрузки до усиленной прирост *B* за период май — июнь снизился в 5 раз.
На всех пастбищах параллельно нарастанию шел процесс отмирания подземных органов, в среднем за период май — июнь приращение *V* составило 200—400 г/м^2, в более холодные и влажные годы оно было выше. Разложение же подземной мортмассы в этот период происходило активнее при более высоких пастбищных нагрузках.

С середины июня до середины июля на пастбище со слабым выпасом прирост зеленой массы был активен и практически равен приросту за предыдущий период, запас достиг максимума. На других пастбищах после создания G_{max} скорость нарастания уменьшалась, особенно при усиленном выпасе.

К моменту завершения цветения многих видов растений активизировался рост их подземных органов. За июнь — июль в годы с менее благоприятными для роста надземных органов растений метеоусловиями создавалось 290—460 г/м^2 подземных органов. В годы с более активным ростом зеленой массы в условиях теплой и достаточно влажной погоды скорость образования подземной массы была значительно ниже или практически равна нулю, т. е. отмечалась раннелетняя пауза. Если средний запас *B* в период июнь — июль на пастбище с усиленным выпасом был в 2 раза меньше, чем со слабым, то продукция — меньше лишь на 25%.

Во вторую половину лета, когда основные запасы почвенной влаги были израсходованы, скорость продуцирования *G* падала вследствие резкого снижения физиологической активности растений и масса *G* уменьшалась (в меньшей степени во влажный и холодный 1980 г.). При увеличении пастбищной нагрузки эти процессы были выражены резче. В этот же период возрастала скорость отмирания растений, увеличивались запасы ветоши. Образование и разложение подстилки наиболее активно происходили на пастбищах со слабым и умеренным выпасом.

Запасы *B* с середины июля до середины августа продолжали заметно повышаться, в наибольшей степени — на пастбище со слабым выпасом. Одновременно шел процесс отмирания старых подземных органов и соответственно запасы подземной мортмассы увеличивались.

В конце лета — начале осени прослеживалась осенняя вегетация растений. На пастбище со слабым выпасом прирост зеленой массы составил более 100 г/м^2, что в 2 раза

выше, чем при усиленном выпасе. Однако превалировали процессы отмирания зеленой массы, поэтому запасы *G* продолжали снижаться, запасы *D* и отчасти *L* (особенно на пастбище с усиленным выпасом) — активно пополняться.

В осенний период весьма интенсивно шел рост подземных органов растений, и на пастбищах успевало образоваться около 50% и более их годовой продукции. Скорости приращения мертвых подземных органов также были велики. Запасы как *B*, так и *V* увеличивались.

Таким образом, анализ динамики запасов растительного органического вещества, процессов его продуцирования, отмирания и деструкции по сезонам и годам позволил выявить ряд особенностей, присущих пастбищным экосистемам на плакорах.

Кривая сезонной динамики зеленой фитомассы имеет одновершинный вид, максимум запаса на пастбище со слабым выпасом, как и в заповедной степи, приходится на июль, при более высоких нагрузках — чаще на июнь. В холодные по метеорологическим условиям годы динамика запасов зеленой массы имеет более плавный характер.

После достижения максимальных за вегетационный период запасов зеленой массы на всех типах пастбищ (как и в заповедной степи) отмечается пауза в ее нарастании, в августе — сентябре скорость ее продуцирования вновь увеличивается. При усилении пастбищной нагрузки степная ритмика выражена резче, так как продолжительность паузы удлиняется.

В динамике запасов живых и мертвых подземных органов отмечается два максимума: весенне-раннелетний и позднелетне-осенний, следующие за максимумами прироста зеленой массы. Процесс прироста подземных органов в нижних горизонтах почвы несколько запаздывает по сравнению с верхними.

Наибольшая величина запаса G_{max} — на пастбище со слабым выпасом, практически такая же, как в заповедной степи. С усилением пастбищной нагрузки она падает (табл. 9).

Таблица 9
Характеристика продукционного процесса в экосистемах пастбищ и сенокоса, средние данные за 1980—1983 гг.

Показатель	Пастбище с выпасом			Сенокос
	слабым	умеренным	усиленным	
1	2	3	4	5
Запас, г/м^2				
Надземная масса				
G_{max}	350	268	117	306
G_{av}	217	169	125	167
D	265	207	54	60
L	428	324	106	119
$G_{av}+D+L$	910	700	285	346

Продолжение табл.9

1	2	3	4	5
Подземная масса				
B	903	879	668	1026
V	1593	1576	1384	1090
B+*V*	2496	2455	2052	2116
B/G_{av}	4,2	5,2	5,3	6,1
Продукция, г/(м^2·год)				
ANP (с учетом стравленного скотом)	695	647	528	554
BNP	1901	1368	1046	1496
NPP	2596	2015	1574	2050
Соотношение продукции и запасов				
ANP/G_{max}	2,0	2,4	2,9	1,8
BNP/B	2,1	1,6	1,6	1,5
$NPP/(G_{av}+B)$	2,3	1,9	2,0	1,7

Доля участия злаков и осок в сложении фитомассы на пастбищах значительно ниже (в 1,3—2,5 раза), чем в заповедной степи, она падает с усилением пастбищной нагрузки. Характерной чертой пастбищных ценозов является значительное видовое разнообразие. Так, в фазу максимального запаса *G* в 1981 г. в укосах на пастбище с усиленным выпасом был зафиксирован 31 вид на 1 м^2, со слабым выпасом — 55, что в 2—3 раза больше, чем на заповедном участке.

Запасы надземной мортмассы наиболее высоки при слабой пастбищной нагрузке и равны таковым в заповедной степи. При умеренной нагрузке они уменьшаются всего лишь на 25%, при усиленной — сокращаются более чем в 3 раза. Подстилка составляет большую часть надземной мортмассы во всех угодьях.

Запасы (*B* + *V*) на пастбищах со слабой и умеренной нагрузкой практически равны и составляют около 2400 г/м^2. Эта величина всего на 400 г/м^2 больше, чем в абсолютно заповедной степи, с одной стороны, и на пастбище с сильной нагрузкой — с другой. На пастбище происходят уменьшение глубины массового распространения подземных органов и концентрация их в верхних почвенных горизонтах.

На фоне небольших различий в запасах (*B* + *V*) при усилении пастбищных нагрузок от слабой до умеренной количество *B* уменьшается, а *V* не меняется. При дальнейшем повышении интенсивности выпаса запас *B* уменьшается незначительно, в то время как запас *V* сокращается более резко. Доля *B* в общем запасе (*B* + *V*) на пастбищах составляет в среднем 32—36%, что на 10% ниже, чем в заповедной степи.

Годовая надземная продукция (с учетом стравливаемой скотом массы) на пастбищах с нагрузками от слабой до умеренной достаточно высока — около 700 г/м^2 и заметно понижается при усиленном выпасе скота — 500 г/м^2 (см. табл. 9).

Годовая продукция подземной массы значительно выше, чем надземной. В засушливые годы, а по нашим данным и во влажные, но более холодные (1980) *BNP* возрастает. Наиболее высокая величина *BNP* на пастбище со слабым выпасом (1900 г/(м^2·год)), она понижается по мере увеличения интенсивности выпаса. Продукция подземных органов превышает запас *B* в 2 раза, это отношение уменьшается по мере усиления выпаса. Таким образом, при пастбищном использовании экосистемы вначале происходит активизация ростовых процессов в подземной сфере, а при усилении пастбищной нагрузки и активном отчуждении фотосинтезирующей массы — их подавление.

Суммарная продукция *NPP* на пастбище с малой нагрузкой выше, чем в заповедной степи. Это свидетельствует о том, что условия слабого выпаса наиболее благоприятны для протекания продукционного процесса. При умеренной и несколько повышенной пастбищной нагрузке продукция заметно понижается, при усиленной — резко падает.

Анализ литературных данных свидетельствует о том, что суммарная продукция высокотравной прерии Северной Америки при умеренном выпасе (без учета отчуждения скотом) выше, чем на заповедных ее участках, на 21%. По мере ксерофитизации растительного покрова в средне- и низкотравных прериях продукция на участке с выпасом может быть как выше, так и ниже, чем на участках без выпаса [Sims, Coupland, 1979].

В заключение рассмотрим продукционный процесс в сенокосной экосистеме.

Растительный покров ежегодно косимой степи характеризуется значительной видовой насыщенностью — до 115 видов на 1 м^2. Наибольшее распространение имеют типчаково-прямокострово-разнотравная и кострово-типчаково-разнотравная ассоциации.

За весенний период прирост зеленой массы колебался от 160 г/м^2 в 1981 г. (табл. 10), что близко к среднемноголетнему, до 260 г/м^2 в 1983 г., что является максимальным за весь десятилетний цикл наблюдений. Запасы живых и мертвых подземных органов в начале вегетационного периода в разные по метеоусловиям годы колебались в широком интервале — от 900 до 1990 г/м^2 (в слое почвы 0—40 см).

К середине июня запасы G достигали 260—370 г/м^2. Одновременно шел активный прирост подземных органов, особенно в 1983 г., когда за раннелетний период образовалось 36% *BNP*.

В июле травостой достиг максимального развития. К этому времени образовалось 70—85% *ANP*.

Таблица 10
Динамика запасов растительного вещества в экосистеме ежегодно косимой степи, г/м^2

Дата учета	*G*	*D*	*L*	*B*	*V*
1981 г., до сенокошения					
22.V	160	44	163	635	1063
18.VI	260	90	237	633	946
30.VI	298	97	345	Не опр.	Не опр.
10.VII	298	138	323	896	1058
1981 г., после сенокошения					
11.VII	47	27	323	Не опр.	Не опр.
28.VII	48	43	353	981	1383
17.VIII	68	29	275	Не опр.	Не опр.
4.IX	100	48	269	985	871
10.X	85	102	148	877	1104
6.XI	74	153	81	726	524
1982 г., до сенокошения					
22.IV	24	140	58	578	384
19.V	159	159	124	864	518
19.VI	366	89	255	925	690
15.VII	456	142	158	1328	1025
1982 г., после сенокошения					
16.VII	83	109	210	Не опр.	Не опр.
13.VIII	100	197	99	1072	1293
14.IX	128	65	198	1087	1013
15.X	119	158	257	1216	1149

Примечание. Запасы *B* и *V* определены для слоя почвы 0—40 см, за исключением периода до сенокошения в 1982 г. (0—20 см.)

Средняя величина ежегодно скашиваемой зеленой массы в луговой степи составляет 210 г/м^2 [Семенова-Тан-Шанская, 1966]. В годы наших исследований эта величина была выше и колебалась от 240 до 370 г/м^2. Со скашиваемой травой отчуждалось также 40—50 г/м^2 ветоши. После покоса на корню оставалось в среднем 80 г/м^2 *G*, или 15—20% от ее запасов в период максимального развития травостоя. Затем зеленая масса вновь увеличилась; в середине августа ее величина составила в среднем 46% G_{max}. В сентябре запасы *G* еще увеличивались, и наблюдался второй, осенний, максимум фотосинтезирующей массы. Затем запасы зеленой массы постепенно уменьшались, и к концу вегетационного периода они стабилизировались в среднем на уровне 80 г/м^2.

Во время отрастания отавы шел довольно активный прирост подземных органов растений. В 1983 г. максимальный запас *B* был приурочен к середине августа. Параллельно нарастанию подземных органов в осенний период происходило их отмирание.

Таким образом, до момента покоса успевает сформироваться около 85% *ANP*. В экосистеме ежегодно косимой степи за год прирастает в среднем 560 г/м^2 зеленой массы, что

на 150 г/м^2 меньше, чем в экосистеме заповедной степи (см. табл. 9). Суммарный запас ($B + V$) здесь несколько выше, чем в заповедной степи, и больше доля R (около 50%). Величина *BNP* для косимых участков степи варьирует от 1000 до 2000 г/(м^2·год).

Итак, в условиях лесостепи слабые пастбищные нагрузки приводят к стимуляции продукционной активности фитоценозов луговой степи. Умеренные пастбищные нагрузки, как и сенокошение, вызывают заметное сокращение продукции. Усиленные же пастбищные нагрузки и особенно перевыпас вызывают резкое сокращение продукционной способности, как в надземной, так и в подземной сфере фитоценоза.

Остепненные луга и луговые степи Западной Сибири, Новосибирская область

Динамика растительного вещества и продукционно-деструкционные процессы в степных экосистемах Западной Сибири изучались в двух регионах: Барабе (луговая степь, средняя лесостепь, стационар Карачи) и остепненный луг Новосибирского Приобья (северная лесостепь). Структура фитоценозов, динамика растительного вещества и продукционный процесс в степях Барабы обсуждались ранее [Вагина, Шатохина, 1971; Ресурсы биосферы, 1975; Структура..., 1976; Шатохина, 1980]. Классификация растительности, видовой состав, структура и хозяйственная продуктивность фитоценозов Приобья приведены в работе «Растительность степной и лесостепной зон...» [1963]. Материалы по динамике растительного вещества рассматриваются впервые.

Продукционный процесс в степях Барабы. В ранее опубликованных работах интенсивности продукционно-деструкционных процессов даны по «реальной» оценке. В настоящем сообщении с целью сравнения степей Барабы с другими экосистемами приводятся «минимальные» оценки интенсивностей. Отметим, что при расчетах разными методами тип ритмики продукционного процесса сохраняется, интенсивности же существенно отличаются. Так, для луговой степи в среднем за 4 года «минимальная» оценка *ANP* оказалась на 10% ниже «реальной», *BNP* — на 80%, *NPP* — на 60%.

Зональная растительность в Барабе приурочена к высоким гривам (высота около 10 м); атмосферное увлажнение недостаточное, кроме того, до 30% годовой суммы осадков [Базилевич, 1976] скатывается по склону вниз (табл. 11). Вследствие перераспределения осадков по рельефу в верхней трети гривы формируются три степные ассоциации: на вершине гривы — разнотравно-бобово-злаковая (т. 12а) с доминантами *Poa angustifolia, Phleum phleoides, Festuca pseudovina, Medicago sativa, Vicia cracca, Galium verum, Fragaria viridis,* чуть ниже по склону — злаково-бобово-разнотравная (т. 12б) с доминантами *Artemisia glauca,*

A. commutata, Seseli krylovii, Medicago falcata, Oxytropis pilosa, Poa angustifolia и *Phleum phleoides* и еще ниже — разнотравно-злаковая (т. 32) с доминантами *Calamagrostis epigeios, Stipa pennata, Peucedanum morissonii, Seseli krylovii, Phlomis tuberosa, Filipendula vulgaris* и др. Все три ассоциации (первые две — луговые степи, третья — остепненный луг) мы рассматриваем как гликофитные варианты зональных луговых степей. Травостой на всех участках ежегодно (до 1968 г.) выкашивался, в годы исследований был заповедный режим. Наблюдения на т. 12а проводили с IX 1967 г. по V 1970 г., на т. 12б — с IX 1970 г. по X 1972 г. На т. 32 динамика запасов в надземной сфере изучалась с IX 1967 г. по V 1970 г., в подземной — с IX 1967 г. по IX 1968 г.; в 1971 и 1972 гг. проводились одноразовые наблюдения в период максимального развития травостоя.

Таблица 11
Эколого-биологическая характеристика степных сообществ

Показатель	Бараба			Приобье
	т. 12а	т. 12б	т. 32	
Общее количество видов	87	98	72	70
Экологический спектр, %				
ксерофиты	15	11	13	15
мезоксерофиты	47	46	45	45
мезофиты	38	43	42	40
Морфологический спектр, %				
стержнекорневые	46	44	47	46
кистепучковые	32	33	28	32
длиннокорневищные	22	23	25	22
Фенологический спектр, %				
весенние	14	12	11	15
раннелетние	20	20	22	19
летние	53	56	53	44
позднелетние	13	12	14	22
Ярусность травостоя	3	3-4	3-4	3-4
Высота первого яруса, см	50-60	90-100	80-100	80-90
Проективное покрытие, %	60-70	80-100	100	100
Состав G_{max}, %				
злаки	44	27	40	40
бобовые	30	27	9	27
разнотравье	26	46	49	32
осоки степные	< 1	< 1	2	1

Эколого-биологические спектры выделенных сообществ почти одинаковы, однако структура травостоя отличается (см.табл. 11). При увеличении увлажнения жизненность растений улучшается, соответственно усложняется структура травостоя — увеличиваются его

ярусность, проективное покрытие, возрастает роль более высокорослых и продуктивных летних и позднелетних видов; в результате увеличивается масса растительного вещества.

Годы наблюдений (1968—1972) были переходными от засушливых к влажным (табл. 12) и в целом приближались к среднемноголетним. Только 1972 г. отличался малым количеством осадков и низкими температурами $\Sigma t° > 10°C$ соответствовала подзоне южной тайги).

Таблица 12
Гидротермическая характеристика экосистем Барабы [Структура..., 1976]

Показатель	1968	1969	1970	1971	1972	Средне-многолетнее
Осадки, мм						
Апрель	46	26	27	36	5	22
Май	9	36	20	90	9	31
Июнь	42	25	78	16	65	66
Июль	89	74	125	22	40	83
Август	22	92	71	64	32	61
Сентябрь	41	5	6	1	38	37
За год	396	397	509	362	317	438
$\sum t°_{В} > 10\ C°$						
Май	372	218	214	100	80	205
Июнь	391	465	471	486	453	495
Июль	583	714	487	603	513	578
Август	464	393	464	471	501	490
Сентябрь	0	162	325	245	70	182
За год	1813	1952	1961	1905	1617	1950
Период, ограниченный среднесуточными $t°_{В} > 5\ C°$						
даты перехода	9.IV-30.IX	15.V-18.IX	13.V-1.X	16.IV-7.X	12.IV-15.IX	18.IV-4.X
длительность, сут	176	126	141	174	148	159

Наблюдения проводились четыре раза в сезон. Максимум зеленой фитомассы (*G*) достигался всегда в июле (табл. 13). Максимальный запас живых корней не связан во времени с динамикой *G*. B_{max} приходился на август в 1968 г., на май в 1969 и на сентябрь в 1971 г. Видимо масса *B* накапливалась к осени и иногда сохранялась весной. Максимум мертвых подземных органов дважды совпадал по времени с максимумом живой подземной фитомассы, но однажды пришелся на май, когда запас *B* был минимальным. Сходной динамки *B* и *V* не следовало ожидать, так как *B* и *V* регулируются разными процессами: *B* – приростом и отмиранием подземных органов, *V* – отмиранием *B* и минерализацией *V* [Вагина, Шатохина, 1976].

Таблица 13
Динамика запасов зеленой фитомассы (*G*), мертвых надземных органов (*D+L*), живых (*B*) и мертвых (*V*) подземных органов в луговой степи, Барабинская низменность, г/м^2, слой почвы 0-50 см

Компонент фитомассы	1967	1968				1970				1971				
	IX	VI	VII	VIII	IX	V	VII	IX	X	V	VI	VII	IX	X
G	35	119	166	127	56	73	121	60	31	41	222	285	171	29
D+L	96	273	155	109	365	310	206	325	300	211	320	188	260	430
B	800	930	960	1010	950	1610	1350	1370	1210	1190	1300	1670	1740	1460
V	1370	1230	870	1480	1440	1260	810	1140	1000	1300	830	620	930	1050

По: [Вагина, Шатохина, 1976].

Продукционный процесс в остепненным лугу Приобья. Объект исследования представлял собой целинный участок степи в средней части увала площадью около 1 га. До 1982 г. травостой выкашивался; с 1983 г. сенокосная нагрузка была снята и установился переходный режим. Доминирующие виды: из злаков — *Poa angustifolia, Stipa pennata*; из бобовых — *Medicago falcata, Lathyrus pisiformis, L. tuberosus*; из разнотравья — *Peucedanum morissonii, Seseli libanotis, Phlomis tuberosa, Artemisia glauca, Fragaria viridis* и др. В развитии фитоценоза выделяется два аспекта: раннелетний разнотравно-злаковый и летне-позднелетний бобово-разнотравный. Данное сообщество соответствует остепненным лугам, которые А. В. Куминова [1963] рассматривает как зональный тип травянистой растительности Приобья. Поскольку остепненные луга мы относим к мезофитным вариантам луговых степей, в дальнейшем данное сообщество будем называть луговой степью.

Эколого-биологические спектры сообществ Приобья (см. табл. 11) почти такие же, как зональных сообществ Барабы. По сложности структуры травостоя, преобладанию высокорослого разнотравья, в том числе зонтичных, данное сообщество сходно с фитоценозом остепненного луга (т. 32). Большая доля позднелетних видов свидетельствует об активном функционировании сообщества в позднелетний период.

Таблица 14.
Гидротермическая характеристика луговой степи Приобья (метеостанция г. Искитим)

Показатель	1982	1983	1984	Среднемноголетнее
1	2	3	4	5
Осадки, мм				
Апрель	23	21	27	19
Май	11	34	68	30
Июнь	22	22	68	50
Июль	74	55	89	69
Август	96	31	27	53

Сентябрь	19	59	37	38
За год	484	362	452	390

Продолжение табл.14

1	2	3	4	5
$\sum t°_{В} > 10\ C°$				
Май	416	0	60	130
Июнь	573	557	505	490
Июль	601	591	545	570
Август	485	498	504	490
Сентябрь	303	106	253	210
За год	2380	1750	1870	1890
Период, ограниченный среднесуточными $t°_{В} > 5\ C°$				
даты перехода	15.IV-1.X	1.V-20.X	1.V-1.X	28.IV-4.X
длительность, сут	170	173	154	158

Климат Приобья по сравнению с климатом Барабы отличается меньшей амплитутой суточных, сезонных и разногодичных температур и меньшим количеством часов солнечного сияния. Погодные условия в 1983—1984 гг. в целом приближались к среднемноголетним, 1982 г. отличался ранним и жарким летом — $\sum t° > 10°C$ соответствовала подзоне засушливых степей (табл. 14).

Динамика запасов растительного вещества и продукционный процесс по периодам между учетами приведены в табл. 15, 16. Изучаемое сообщество характеризуется высокими запасами всех фракций растительного вещества, но в первую очередь подземной мортмассы. По этому показателю оно резко отличается от зональных степных экосистем Западной Сибири, Казахстана [Шатохина, 1986] и европейской части СССР [Базилевич и др., 1986].

Ритм продукционного процесса в каждый год был специфичным и определялся состоянием растений и погодными условиями вегетационного сезона. Однако ответная реакция фитоценоза на сочетание разных лет — сухих и жарких, влажных и прохладных — в степях Приобья была такой же, как в степях Барабы и луговых степях Европы [Базилевич, Семенюк, 1982; Базилевич, Шмакова, 1984; и др.]. Рассмотрим теперь ход продукционного процесса по годам.

Таблица 15
Динамика растительного вещества в остепененном лугу Приобья в 1982—1984 гг., г/м^2

Компонент	1982					1983					1984				
	20.V	16.VI	15.VII	20.VIII	27.IX	27.V	20.VI	20.VII	22.VIII	19.IX	17.V	20.VI	18.VII	28.VIII	26.IX
Надземная масса															
G	137	177	57	112	63	90	341	352	321	57	15	251	346	303	203
В том числе:															
злаки	48	71	26	61	38	39	135	133	100	53	12	117	143	143	134
бобвые	31	39	5	7	2	0	72	100	102	0	0	55	112	43	33

разнотравье	58	65	26	43	22	50	133	117	115	3	3	76	88	113	28
D	42	56	88	94	206	77	46	160	153	406	192	182	152	276	392
L	200	324	404	397	407	472	342	403	337	375	228	177	183	236	412
G+D+L	379	557	549	603	676	639	729	915	811	838	435	610	681	815	1007
Подземная масса в слое 0-60 см															
B	1078	1308	1961	1555	2068	1384	1500	1877	1786	1396	2031	1966	1696	2450	2510
V	2087	2169	2102	2588	2874	3200	2680	3200	2738	2645	3010	2176	1967	2270	2880
B+V	3165	3477	4063	4143	4942	4584	4180	5077	4524	4041	5041	4142	3663	4720	5390
B/(B+V), %	34	38	48	37	42	30	36	37	39	35	40	47	46	52	47
Фитомасса (*G+B*)	1215	1485	2018	1667	2131	1474	1841	2229	2107	1453	2046	2217	2042	2753	2713
Мортмасса (*D+L+V*)	2320	2549	2594	3079	3487	3749	3068	3763	3228	3426	3430	2535	2302	2782	3684
Вся растительная масса (*G+D+L+B+V*)	3544	4034	4612	4746	5618	5223	4909	5992	5335	4879	5476	4752	4344	5535	6397

Примечание. Травостой выкошен 10.VII; перед выкашиванием G_{max} = 210 г/м^2; вывезено 50 г/м^2

Таблица 16

Продукционный процесс по периодам учета в остепненном лугу Приобья, г/м^2 за период

Год	Период	*ANP*	*BNP*	*NPP*
1982	До 27.V	137	Не опр.	Не опр.
	28.V-16.VI	178	310	488
	17.VI-15.VII	40	650	690
	16.VII-15.VIII	55	80	135
	16.VIII-конец вегетации	70	800	870
	За год	480	1840	2320
1983	До27.V	90	0	90
	28.V-20.VI	251	120	371
	21.VI-20.VII	185	840	1025
	21.VII-22.VIII	0	0	0
	23.VIII- конец вегетации	30	1000	1030
	За год	556	1960	2516
1984	До 17.V	15	0	15
	18.V-20.VI	236	0	236
	21.VI-18.VII	95	0	95
	19.VII-28.VIII	134	1050	1184
	29.VIII- конец вегетации	191	670	861
	За год	671	1720	2391

В 1982 г. весна была ранней, первая половина лета сухой и очень жаркой, вторая — влажной и теплой. Наибольший прирост зеленой массы отмечался в весенне-раннелетний период, за это время образовалось около 73% *ANP*. Истощение растений при формировании репродуктивных органов, глубокое повреждение почвенной и воздушной засухой, травмирование при выкашивании — причины низкой продуктивности во вторую половину летнего сезона. Растения восстанавливали силы, активно кустились. В подземной сфере в этот год отмечалось два максимума прироста. Первый из них наблюдался в среднелетний период после формирования фотосинтезирующих органов и приостановки ростовых процессов в

надземной сфере, второй — в летне-осенний период во время кущения и отрастания растений после выкашивания.

В 1983 г. благодаря хорошей осенней подготовке в предыдущем сезоне и благоприятным погодным условиям в первой половине текущего сезона абсолютное большинство особей растений находилось в генеративной фазе, образовало высокую семенную продукцию. Аспект степи в раннелетний период был злаково-мятликово-ковыльным, в средне-позднелетний период — разнотравным. В фитоценозе отмечался «взрыв» развития видов высокорослого разнотравья — *Peucedanum morissonii, Seseli libanotis, Phlomis tuberosa* и др. Высота их генеративных побегов достигала 100—120 см. Аналогичный «взрыв» мы наблюдали в степях Казахстана после снятия пастбищной нагрузки и при подобном сочетании погодных условий.

Продукционный процесс в 1983 г. характеризовался одним максимумом прироста в надземной сфере и двумя максимумами в подземной. Основная доля *ANP* (около 90%) образовалась в первой половине вегетационного сезона, до 15 июля. Причиной низкого прироста *ANP* во второй половине сезона были в основном внутренние факторы. Летне-позднелетние виды завершали очень энергоемкие фазы плодоношения. Вторичная вегетация раннелетних злаков и вообще растений нижнего яруса подавлялась высокорослым разнотравьем, создававшим недостаток освещения. Например, у типчака и тонконога розеточные листья были малочисленными, очень тонкими, вытянутыми вверх, беловато-зелеными; ковыль и мятлик не кустились.

В подземной сфере первый максимум *BNP* отмечался в среднелетний период после образования основной фотосинтезирующей массы. Во время фаз плодоношения прироста корней не прослеживалось. Второй максимум *BNP* отмечался в позднеосенний период (в октябре), который в этом году был на редкость теплым. Растения продолжали вегетировать, но, как и в 1982 г., надземная продукция во время осеннего кущения была незначительной, подземная — очень высокой — 1000 г/м^2. В результате годичная продукция *BNP* в 1983 г. составила 1960 г/м^2.

В 1984 г. высокорослое разнотравье после бурного развития в предыдущем году выпало из травостоя и встречалось лишь в нижнем ярусе в виде отдельных розеток. Преобладали злаки и низкорослое разнотравье — *Plantago stepposa, Galium uerum, Potentilla argentea* и др. Среди бобовых увеличилось обилие видов *Lathyrus*, обилие *Medicago falcata* несколько снизилось. Травостой был более низким и плотным, чем в 1983 г., в результате величина G_{max} почти не изменилась.

Благодаря перестройке фитоценоза и благоприятным погодным условиям в 1984 г. продукционный процесс в надземной сфере прослеживался в течение всего вегетационного сезона и имел два максимума — раннелетний и позднелетне-осенний, в значительной степени

обусловленные злаками. Величина *ANP* оказалась наибольшей за годы наблюдений. Интенсивный прирост корней прослеживался во второй половине лета и осенью, т. е. после формирования G_{max} и во время осеннего кущения.

Таким образом, годичная продукция фитоценоза остепненного луга Приобья в разные по погодным условиям годы и при разных режимах использования оставалась довольно стабильной: 2300—2500 г/(м^2·год). Недостаточное увлажнение и выкашивание травостоя снижали в большей степени надземную продукцию, чем подземную. Максимум интенсивности продукционного процесса в луговых степях Приобья по сравнению с засушливыми степями Казахстана сдвинут на более поздний период: основная доля продукции формируется здесь в среднелетне-осенний период.

Динамика запаса *G* характеризовалась довольно быстрым подъемом в весенне-раннелетний период, относительно высоким и постоянным запасом летом и постепенным спадом осенью. Запас *B* изменялся волнообразно, с тенденцией повышения от 1982 к 1984 г. Каждый год сезонная динамика запаса *B* имела свои особенности, которые определялись соотношением и развитием разных по биологии групп растений. В целом при завершении малого жизненного цикла у растений отмирали мелкие и часть крупных корней и запас *B* в конце вегетации снижался.

Таблица 17
Основные характеристики продукционного процесса в луговых степях

Показатель	Приобье			Бараба, т.32*	Курская обл.**
	1983	1984	Среднее		
1	2	3	4	5	6
Средний запас, г/м^2					
Надземная масса					
G_{max}	352	346	348	328	362
G_{av}	206	215	210	Не опр.	177
D	168	239	203	256	344
L	419	259	339	275	424
$G_{av}+D+L$	793	713	752	985	945
Подземная масса в слое почвы 0-60 см					
B	1590	2130	1860	1680	868
V	2880	2460	2670	880	1206
B+*V*	4470	4590	4530	2560	2074
Фитомасса ($G_{av}+B$)	1795	2345	2070	2008	1045
Мортмасса (*D*+*L*+*V*)	3467	2958	3212	1390	1974
Вся растительная масса ($G_{av}+D+L+B+V$)	5262	5303	5282	3400	3019
Соотношение запасов					
$(D+L)/G_{max}$	1,7	1,4	1,5	1,6	4,3

B/(B+V), %	36	46	41	66	42

Продолжение табл.17

1	2	3	4	5	6
Продукция, г/(м^2·год)					
ANP	556	671	614	430	774
BNP	1960	1720	1840	2030	1700
NPP	2516	2391	2454	2460	2474
Соотношение продукции и запасов					
ANP/G_{max}	1,6	1,9	1,75	2,0	2,1
$BNP/B_{ср.}$	1,2	0,8	1,0	1,2	2,0
ANP/NPP, %	22	28	25	17	31

* Для G_{max}, *D, L* — средние данные за 1971—1972 гг. в период G_{max}; для *B, V* и продукции — за 1968—1969 гг. [Вагина, Шатохина, 1976]. ** [Базилевич, Шмакова, 1984].

Сравним среднегодовые оценки запасов и прироста растительного вещества для степей Приобья и мезофитных вариантов степей других регионов: Барабы и Курской обл. (табл. 17). Продукция одинаковых по типологии фитоценозов в разных регионах близка, однако соотношение надземной и подземной продукции разное. В западно-сибирских, более континентальных, степях абсолютное и относительное количество запаса и прироста зеленой массы ниже, а корней выше. При близкой продукции структура растительного вещества отличается. Так, в сибирских степях (Бараба и Приобье) запас G_{max} ниже, а *B* выше, чем в европейских. Однако при том, что доля и абсолютное количество подземной мортмассы в сибирских степях различны (в Барабе ниже, чем в Приобье), доля мортмассы в Приобье такая же, как в европейских степях. По-видимому, это связано с эдафическими условиями. Таким образом, среди луговых евроазиатских степей наибольший запас растительного вещества, обусловленный высокими запасами подземной мортмассы, наблюдается в степях Приобья.

Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край

Назаровекая впадина расположена на стыке трех крупных регионов Сибири: Западно-Сибирской равнины, Среднесибирского плоскогорья и гор Южной Сибири. Стационарные наблюдения за продуктивностью растительных сообществ осуществляются с 1981 г. на двух ключевых участках в северной и южной частях впадины: Назаровском и Березовском. Период наблюдений можно разделить на два цикла: теплый и сухой (1981—1982 гг.), холодный и влажный (1983—1985 гг.). Количество осадков было ниже среднего многолетнего в 1981—1982 гг., сумма активных температур — в 1983 г. (табл. 18).

Таблица 18
Соотношение тепла и влаги на Березовском участке

Год	Период (мес)						Сумма осадков, мм	
	V	VI	VII	VIII	IX	V-IX	IX-V	I-XII
1980	152,8/41,0	485,5/62,9	508,6/94,6	479,4/27,9	167,7/31,2	1794,0/257,6	93,8	351,4
1981	308,9/23,9	504,3/24,6	488,6/61,6	425,4/73,2	235,3/48,7	1962,5/232,0	123,6	355,6
1982	255,8/52,6	514,0/20,6	516,8/117,0	413,9/30,0	174,6/27,7	1875,1/247,9	130,7	378,6
1983	75,7/43,5	484,0/86,6	511,7/63,6	473,6/70,8	83,4/48,2	1628,4/312,7	144,0	456,7
1984	70,3/47,9	436,6/61,9	501,8/91,7	489,2/44,6	230,3/51,9	1728,2/298,0	208,1	506,1

Примечание. В числителе — сумма активных температур, °*С*; в знаменателе — сумма осадков, мм.

Естественный растительный покров сохранился в виде отдельных массивов на неудобных для распашки элементах рельефа и, как правило, представлен различными стадиями деградации коренного покрова в результате влияния чрезмерного выпаса и рекреации. В близком к коренному состоянии сохранились участки луговых степей на южных склонах гряд, некоторые участки пойменных лугов и болотная растительность в поймах рек и озер.

Луговые степи представлены разнотравными формациями, злаки играют подчиненную роль. Высока видовая насыщенность — 66 видов на 100 м^2. Ведущие виды: прострел (*Pulsatilla flavescens*), подмаренник (*Galium verum*), володушка (*Bupleurum multinerve*), эспарцет (*Onobrychis sibirica*), мятлики (*Poa stepposa* и *P. pratensis*) и др. Встречаются участки с большим участием ковылей (*Stipa pennata, S. zalesskii*). Основу травостоя пойменных лугов составляют злаки (полевица, овсяница, мятлик, пырей, бескильница) и осоки.

Из бобовых наиболее часто встречается клевер (*Trifolium pratense*). На суходольных лугах большое участие в травостое принимают степные злаки (тимофеевка степная — *Phleum phleoides*, мятлик узколистный — *Poa angustifolia*). Из разнотравья распространены тысячелистник — *Achillea millefolium*, кровохлебка — *Sanguisorba officinalis*, порезник промежуточный — *Libanotis intermedia*, полынь широколистная — *Artemisia latifolia* и др.

Для сравнительной характеристики пространственно-временного изменения продуктивности все изученные экосистемы отнесены к двум типам: степные, луговые (табл. 19). Степной тип представлен луговой степью и петрофитно-разнотравной (в дальнейшем — петрофитная). В луговой тип объединены материковые и пойменные луга.

Общий запас растительного вещества в травяных экосистемах Назаровской впадины увеличивается в ряду степь — луг — в 2 раза. Исключение составляет лесной луг (т. 2), для

которого характерен минимальный запас. Для всех травяных экосистем запасы растительного вещества в почве превалируют над надземными запасами (табл. 20).

Таблица 19
Характеристика экосистем Назаровской котловины

Показатель	Степь		Луг			
	Петрофитная, т. 20*	луговая, т. 3	настоящий, т. 6	лесной, т 2	пойменный	
					т. 11	т.19*
Положение в рельефе	Склон террасы р. Чулым	Выровненная поверхность	Блгодцеобразное понижение на выровненной поверхности	Склон грядообразного повышения	Пойма р. Береш	Пойма р. Чулым
Растительная ассоциация	Полынно-овсецово-ковыльная	Тимофеевково-богаторазнотравная	Вейниково-горошково-кровохлебковая	Мятликово-кровохлебково-подорожниковая	Пырейно-осоковая	Мятликово-овсяницевая
Средняя высота травостоя, см	40—60	40-50	80-90	50—60	60-65	50-60
Проективное покрытие, %	50-60	60-70	90—100	50-60	90-100	80—100
Почва	Дерново-карбонатная типичная среднемощная супесчаная на пестроцветных песчаниках	Чернозем обыкновенный луговатый мощный среднесуглинистый на карбонатных покровных суглинках	Лугово-черноземная мощная среднесуглинистая на покровтных суглинках	Темно-серая лесная контактно-луговатая глубоковскипающая тяжелосуглинистая на двучленных отложениях	Дерновая луговая аллювиальная зернисто-глинистая	Лугово-аллювиальная поверхностно-карбонатная мощная среднесуглинистая

* Точки 19, 20 — Назаровский участок.

Таблица 20
Структура растительного вещества в экосистемах Назаровской впадины (средние данные за 1983-1985 гг.)

	Степь		Луг			
	петрофитная, т.20	луговая, т. 3	настоящий, т. 6	лесной, т. 2	пойменный	
					т. 11	т. 19
Средний запас, г/м^2						
Надземная масса						
G_{max}	179	449	672	401	368	268
G_{av}	129	313	388	287	283	191
$D+L$	354	313	289	191	204	265
Подземная масса в слое почвы 0-60 см						
B	1133	797	815	704	1244	1040
V	1104	1211	2267	1165	1569	1485
Фитомасса ($G_{av}+B$)	1262	1110	1203	991	1527	1231

Вся растительная масса (G_{av}+D+L+B+V)	2720	2634	3759	2347	3300	2981
Соотношение запасов						
$(B+V)/(G_{av}+D+L)$	4,6	3,2	4,6	3,9	5,8	5,5
B/G_{av}	8,8	2,5	2,1	2,5	4,4	5,4
$(D+L)/G_{av}$	2,7	1,0	0,7	0,7	0,7	1,4
V/B	1,0	1,5	2,8	1,7	1,3	1,4

Величина G_{max} изменяется от 318 г/м^2 в пойменных лугах до 180 г/м^2 в петрофитной степи. Наиболее стабильная величина — запас фитомассы (G_{av} + $B_{ср.}$), пределы колебаний которого в разных типах экосистем составляют 1000—1500 г/м^2. Запасы R отличаются в 1,8 раза, будучи наибольшими в пойменном лугу и минимальным в лесном. Чем резче меняются экологические условия почвы, тем выше запасы B и их доля в общей фитомассе. Отношение $B_{ср.}/G_{av}$ увеличивается от 5 до 8,8 в ряду луговая степь, настоящий и лесной луга — пойменный луг — петрофитная степь.

Запасы мертвых надземных растительных остатков (D + L) изменяются очень широко как внутри одного типа экосистем, так и между типами. Среднемноголетние запасы их колеблются в ряду луг — степь — болото от 190 до 820 г/м^2. Судя по величине отношения $(D + L)/G_{av}$, разложение надземных растительных остатков интенсивнее всего происходит в лугах; в степях и болоте разложение остатков замедлено приблизительно в 2 раза. Подземная мортмасса в подавляющем большинстве случаев превышает подземную фитомассу. Величина отношения V/B возрастает от петрофитной степи к лугам.

Динамика растительного вещества в травяных экосистемах носит колебательный характер и в целом согласуется с ходом показателей тепло- и влагообеспеченности периода наблюдений (табл. 21, 22). В зависимости от гидротермических условий конкретного года величина G_{max} менялась в степях в 2,4 раза, лугах и травяном болоте — в 2,2 раза, внутри каждого типа экосистем — в 1,2—4,0 раза. Наиболее существенные изменения G_{max} по годам присущи луговой степи и материковым лугам (тт. 2 и 6).

Таблица 21

Динамика запасов растительного вещества в экосистемах Назаровской впадины в сухие годы, г/м^2

Фракция	1981		1982	
	15.VI	15.VII	15.VI	15.VII
Петрофитная степь,т. 20				
G	Не опр.	Не опр.	Не опр.	307
$D+L$	»	»	»	369
$B+V$	»	»	»	4050
Итого	»	»	»	4726
Луговая степь, т. 3				
G	172	217	116	143

D+L	114	215	109	210
B+V	1831	2701	1120	1401
Итого	2117	3133	1345	1757
Настоящий луг, т. 6				
G	214	295	203	285
D+L	31	61	151	246
B+V	3600	4128	3024	2280
Итого	3845	4484	3378	2811
Лесной луг, т. 2				
G	147	190	150	279
D+L	132	134	76	173
B+V	1751	1658	1505	1610
Итого	2020	1982	1731	2062
Злаково-осоковый пойменный луг, т. 11				
G	Не опр.	Не опр.	229	277
D+L	»	»	152	126
B+V	»	»	1156	1640
Итого	»	»	1537	2043

Общая тенденция многолетних изменений G_{max} почти одинакова во всех экосистемах и характеризуется кривой с максимумом в умеренно теплые и влажные годы (1984—1985), которым предшествовал год с очень влажным и холодным вегетационным периодом (сумма осадков 313 мм, $\sum t° > 10°C$ 1628°, ГТК 1, 9), и минимумом в 1982 г., завершающем цикл засушливых лет.

Общие, черты внутрисезонной динамики *G* в большинстве однотипных экосистем совпадают: характерны одновершинные кривые с максимумом в июле или августе. В степных экосистемах запасы *G*, близкие к G_{max}, отмечаются в течение июля и августа, в луговых в этот период наблюдаются подъем и спад величин запасов *G*.

Динамика запасов надземной мортмассы (*D* + *L*) — наиболее изменчивая характеристика при сравнении разных типов травяных экосистем (см. табл. 21, 22). В многолетнем плане высокую варьируемость запасы (*D* + *L*) имеют в луговых экосистемах: величина $(D + L)_{max}/(D + L)_{min}$ в лугах — 4,1, в степях — 3,3.

Изменение общих запасов подземного растительного вещества в луговой степи, пойменных и материковых лугах имеет одинаковую тенденцию: наибольшие запасы (*B* + *V*) отмечены в 1984 г., минимальные — в 1982 г. Сравнение динамики запасов G_{max} и (*B* + *V*) по годам показало ее идентичность в луговой степи и пойменных лугах. Среднегодовые запасы (*B* + *V*) изменялись в период исследований в ряду степь — луг — болото в 1,6—2,9 раза. Отношение запасов отмерших и живых корней колебалось в среднем от 2,1 до 6,1.

Максимальные запасы растительного вещества в степных и большинстве луговых экосистем на 35—60% образованы за счет подземной мортмассы.

Таблица 22

Динамика запасов растительного вещества в экосистемах Назаровской впадины во влажные годы, г/м^2

Фракция	1984							1985				
	25.V	15.VI	1.VII	15.VII	1.VIII	15.VIII	15.IX	15.VI	15.VII	1.VIII	15.VIII	15.IX
Петрофитная степь, т. 20												
G	27	97	Не опр.	135	Не опр.	158	76	Не опр.	199	Не опр.	132	62
D+L	444	482	»	418	»	289	408	»	360	»	241	344
B	Не опр.	1370	»	852	»	1028	Не опр.	»	1464	»	197	1103
V	»	1100	»	1188	»	875	»	»	1248	»	1271	1070
Итого	—	3409	—	2593	—	2350	—	—	3271	—	2551	2579
	Луговая степь, т. 3											
G	Не опр.	115	273	407	350	484	Не опр.	241	237	304	567	Не опр.
D+L	»	572	248	454	264	525	»	462	546	425	549	»
B	»	1354	1205	1328	561	778	»	444	315	523	428	»
V	»	1342	1521	1233	1222	1365	»	1236	1105	1087	1480	»
Итого	—	3383	3247	3422	2337	3152	—	2383	2203	2339	3024	—
Настоящий луг, т. 6												
G	Не опр.	150	320	313	464	937	Не опр.	198	431	377	450	Не опр.
D+L	»	404	482	306	272	486	»	420	329	595	587	»
B	»	508	800	1330	640	712	»	808	1396	1180	698	»
V	»	3444	2691	2900	2682	2787	»	1724	1101	1342	1884	»
Итого	—	4506	4293	4849	4058	4922	—	3150	3257	3494	3619	—
	Лесной луг, т. 2											
G	Не опр.	142	355	380	Не опр.	422	Не опр.	135	362	504	242	Не опр.
D+L	»	66	89	113	»	108	»	304	387	306	521	»
B	»	551	280	1847	»	1324	»	372	409	450	375	»
V	»	1005	1210	1380	»	1600	»	1358	1247	1139	1304	»
Итого	—	1764	1934	3720	—	3454	—	2169	2405	2399	2442	—
Злаково-осоковый пойменный луг, т. 11												
G	Не опр.	243	Не опр.	321	Не опр.	158	Не опр.	Не опр.	Не опр.	315	459	Не опр.
D+L	»	308	»	214	»	214	»	»	»	320	253	»
B	»	1532	»	1961	»	2000	»	»	»	1034	459	»
V	»	1898	»	1717	»	1702	»	»	»	1760	2411	»
Итого	—	3981	—	4213	—	4074	—	—	—	3429	3581	—
Разнотравно-злаковый пойменный луг, т. 19												
G	47	81	Не опр.	259	Не опр.	285	136	75	288	Не опр.	214	113
D+L	423	207	»	540	»	271	445	194	200	»	198	379
B	Не опр.	857	»	1076	»	1190	Не опр.	Не опр.	1152	»	736	1411
V	»	1391	»	1474	»	1749	»	»	1653	»	1013	1871
Итого	—	2536	—	3349	—	3495	—	—	3293	—	2161	3774

Наиболее узкий диапазон изменений B_{max} и B_{min} в многолетнем плане отмечен в пойменных лугах, характеризующихся устойчивым составом доминантов, наиболее широкий — в степях и материковых лугах, в которых происходят резкие погодичные флуктуации видового состава и даже частая смена доминантов.

Кривая сезонной динамики запаса *B* во всех экосистемах имеет один или два максимума и коррелирует с динамикой надземной фитомассы. Запасы *B* повышаются к середине вегетационного периода, и B_{max} отмечается обычно перед G_{max} или одновременно с ним.

Чистая первичная продукция надземных и подземных органов в исследуемых экосистемах определялась в 1983—1985 гг., т. е. в годы с высоким увлажнением и пониженными температурами (табл. 23).

Продукция надземной фитомассы во влажные годы минимальна в петрофитной степи — 240 г/(м^2·год), повышается до 400—500 г/(м^2·год) в пойменных и лесных лугах, до 750—930 г/(м^2·год) — в луговой степи и на настоящем лугу. Изменчивость величины *ANP* по годам очень велика в луговой степи и на настоящем лугу (ANP_{max}/ANP_{min} = 2,2) и минимальна в петрофитной степи (1,1).

Таблица 23
Продукция травяных экосистем Назаровской впадины, г/(м^2·год)

Показатель	1983	1984	1985	Среднее
Петрофитная степь, т. 20				
ANP	244	233	232	236
BNP	1133	497	1005	878
NPP	1377	730	1237	1114
	Луговая степь, т. 3			
ANP	462	1008	774	748
BNP	1170	1504	506	1060
NPP	1632	2512	1280	1808
Настоящий луг, т. 6				
ANP	643	1436	716	932
BNP	669	2211	769	1216
NPP	1312	3647	1485	2148
	Лесной луг, т. 2			
ANP	404	469	587	487
BNP	1088	1737	168	998
NPP	1492	2206	755	1485
Злаково-осоковый пойменный луг, т. 11				
ANP	436	321		378
BNP	1326	1626		1476
NPP	1762	1947		1854
Разнотравно-злаковый пойменный луг, т. 19				
ANP	484	643	374	500

BNP	416	691	1533	880
NPP	900	1334	1907	1380

Примечание. *BNP* дана для слоя почвы 0—20 см.

Продукция надземной массы превосходит максимальный запас зеленой массы в среднем в 1,2—1,9 раза. Флуктуация показателя ANP/G_{max} по годам в каждой экосистеме имеет свой диапазон. Наиболее широк он в луговых экосистемах: 1,2—2,4. В травяном болоте *ANP* превышает G_{max} в 1,3—1,9 раза, в луговой степи — в 1,4—2,1 раза.

Средняя величина подземной продукции меняется в различных экосистемах от 900 до 2300 г/(м^2·год) (в слое почвы 0—20 см). Она минимальна в петрофитной степи и на разнотравно-злаковом пойменном лугу. Величина *BNP* варьирует по годам сильнее, чем *ANP* (см. табл. 23). В одних и тех же экосистемах прирост корней в течение трех лет менялся в 2—10 раз. Наибольшая изменчивость годичной продукции корней, судя по отношению BNP_{max}/BNP_{min}, характерна для лесного луга.

Установлено, что период обновления запаса живых корней колеблется незначительно. Величина отношения *B/BNP* меняется во всех экосистемах, кроме болота, в пределах 1,2—0,7, т. е. период обновления в среднем близок к 1 году. Для одной и той же экосистемы отношение *B/BNP* — величина постоянная.

Ритм продуцирования надземной и подземной массы имеет во всех экосистемах свои особенности. Условно можно выделить два типа ритмики создания продукции: степной и луговой, хотя четкого подразделения между этими типами не обнаружено. Чаще всего отмечался смешанный лугово-степной тип, что связано с полидоминантностью видового состава луговой степи и материковых лугов (настоящих), большим участием в их сложении одинаковых видов.

Анализ прироста зеленой массы в течение трех вегетационных периодов показал, что к середине июня создается от 20 (луга) до 40% (степи) *ANP*. В течение второго месяца вегетации (15.VI—15.VII) в степных экосистемах продуцируется около 40%, а в лугах — половина *ANP*. С середины июля в степных и луговых экосистемах интенсивность продукционных процессов снижается. В течение месяца (15.VII—15.VIII) здесь формируется свыше 40% годичной продукции.

Половина продукции подземных органов создается или в начале вегетации, или во второй ее половине. До середины июня в степных и луговых экосистемах формируется более 50% *BNP*, остальная часть создается в июле — августе. Самая низкая интенсивность прироста (15—20% *BNP*) в экосистемах всех типов приходится на период с середины июня до середины июля.

Различия по годам формы кривой интенсивности прироста в течение вегетационного периода довольно существенны: меняется даже тип ритмики продукционных процессов. Так, в 1985 г. в степных экосистемах формирование надземной продукции протекало по луговому типу.

Деструкционные процессы протекают также ритмично, периоды поступления свежего опада обычно предшествуют периодам интенсивного разложения растительных остатков. Во всех экосистемах основная часть опада подземных и надземных органов образуется с середины августа до середины июня следующего года. Повышение интенсивности процесса отмирания в степных экосистемах происходит в июле, в луговых — в августе.

Во всех экосистемах интенсивность разложения корней и подстилки наибольшая обычно в середине вегетационного периода. За теплый сезон разлагается примерно половина поступившего опада. Четко прослеживаются следующие закономерности: величина убыли вещества ниже поступления в тот же период и постепенно возрастает в следующий; убыль вещества в начале вегетационного периода всегда минимальна.

В целом наиболее продуктивными экосистемами данного региона оказались луговые степи и настоящие луга. Их годичная продукция составила в среднем 1800—3500 г/(м^2·год). Далее следуют пойменные и лесные луга — 1400—1850 г/(м^2·год), минимальной величиной продукции характеризуется петрофитная степь — 1100 г/(м^2·год).

Обновление запаса растительного вещества интенсивнее всего протекает в экосистеме луговой степи. Отношение среднего запаса растительного вещества к ежегодной продукции увеличивается от 1.5 в луговой степи до 2,4 в петрофитной. В луговых и болотных экосистемах период оборота растительного вещества составляет примерно 2 года.

Подзона настоящих степей

Настоящая степь Казахстана, Целиноградская область[1]

Объект исследования — ковылково-красноковыльная степь — расположен вблизи пос. Шортанды, в пределах хорошо дренируемой Приишимской увалисто-равнинной области (абс. высоты 350—400 м) в подзоне засушливых разнотравно-ковыльных степей на южных карбонатных черноземах [Природное районирование..., 1960; Мордкович и др., 1985]. Климат района степной, резко континентальный, с хорошей теплообеспеченностью и недостаточным увлажнением. Разнотравно-ковылково-красноковыльные степи, занимая, как правило, нижнюю треть склонов небольших повышений, получают некоторое дополнительное увлажнение за счет поверхностного и внутрипочвенного боковых стоков и являются

[1] В 1992 г. Целиноградская область была переименована в Акмолинскую область

мезофитным вариантом зональных разнотравно-ковыльных степей [Мордкович и др., 1985]. Режим использования — заповедный после слабого периодического выпаса.

Сезонная динамика растительного вещества наблюдалась в течение пяти лет (1976 — 1980). В табл. 24 приведена динамика за первые три года, а средние запасы и пределы их колебаний взяты из всей совокупности данных. Годы исследования по увлажнению были переходными от засушливых к влажным (табл. 25). По сумме осадков 1976 г. был засушливым, 1979 г. — влажным, 1977 и 1978 гг. были близки к среднемноголетним. По термическому режиму 1976 — 1978 гг. были теплее, а 1979 г. — прохладнее среднего года. По гидротермическим условиям 1979 г. соответствует подзоне луговых степей. Повторяемость подобных лет в районе исследования примерно 5%.

Таблица 24
Динамика запасов растительного вещества в разнотравно-ковылково-красноковыльной степи Казахстана, г/м^2

Компонент	1976						1977						1978				
	20.V	22.VI	13.VII	2.VIII	23.VIII	16.IX	26.IV	31.V	20.VI	20.VII	20.VIII	20.IX	24.IV	6.VI	8.VII	10.VIII	20.IX
Надземная																	
G	71	98	134	121	70	40	5	110	104	80	65	45	12	120	171	115	0
В том числе:																	
злаки	48,0	58,5	56,4	66,0	45,0	18,0	4,7	79,0	61,0	42,0	36,0	11,0	10,0	71,0	112,0	91,0	0,0
осоки	2,0	2,8	2,8	1,6	0,5	0,5	0,1	1,7	1,8	1,6	2,0	0,0	0,5	7,0	5,6	1,2	0,0
бобовые	1,0	1,2	1,4	0,7	0,0	0,0	0,0	0,3	0,2	0,4	0,0	0,0	1,0	0,6	0,4	0,4	0,0
разнотравье	20,0	35,5	73,4	52,7	24,5	21,5	0,2	29,0	41,0	36,0	27,0	34,0	0,5	41,4	53,0	22,4	0,0
D	150	119	105	101	206	119	214	183	145	145	115	133	118	108	150	185	294
L	450	400	398	406	392	352	395	360	440	530	360	485	425	360	370	420	500
(G+D+L)	671	617	637	628	668	511	614	653	689	755	540	663	555	588	691	720	794
Подземная в слое почвы 0 — 40 см																	
B	1210	2090	2060	2660	2223	1620	1263	2512	1980	2000	2196	1988	1070	2080	2152	2370	1943
V	1100	1258	1062	725	953	1192	1261	838	1154	1084	1350	1718	1080	1270	1523	1600	1700
B+V	2310	3348	3122	3385	3176	2812	2524	3350	3134	3084	3546	3706	2150	3350	3675	3970	3643
B/(B+V), %	52	62	66	78	70	58	50	75	63	65	62	54	50	62	59	60	53
Фитомасса (*G+B*)	1281	2188	2194	2781	2293	1660	1268	2622	2084	2080	2261	2033	1082	2200	2323	2485	1943
Мортмасса (*D+L+V*)	1700	1777	1565	1232	1551	1663	1870	1381	1739	1759	1825	2336	1623	1738	2043	2205	2494
Растительная масса (*G+D+L+B+V*)	2981	3965	3759	4013	3844	3323	3138	4003	3823	3839	4086	4369	2705	3938	4366	4690	4437

Таблица 25
Характеристика гидротермического режима в годы наблюдений (Казахстан, метеостанция Шортаядинская)

Показатель	1976	1977	1978	1979	Средне-многолетнее
Осадки, мм					
Апрель	11	5	95	35	19
Май	26	47	65	29	29
Июнь	48	28	67	63	41
Июль	31	64	13	88	66
Август	7	33	12	25	49
Сентябрь	21	25	9	22	24
За год	250	316	380	401	351
$\sum t°_{В} > 10C°$					

Апрель	104	230	0	0	0
Май	428	471	228	360	378
Июнь	582	645	580	474	546
Июль	598	609	556	564	598
Август	512	478	552	443	502
Сентябрь	320	266	591	365	321
За год	2544	2565	2507	2206	2355
Период, ограниченный среднесуточными $t°_{В} > 5C°$					
даты перехода	20.IV — 30.IX	7.IV — 27.IX	16.IV — 27.IX	20.IV — 30.IX	21.IV — 5.IX
длительность, сут	164	174	165	164	168

За годы наблюдений в изучаемом сообществе зафиксировано 62 вида растений, в отдельные периоды вегетационного сезона встречалось до 42 видов, на 1 м^2 — 12—20 видов. Абсолютным доминантом является крупнодерновинный злак *Stipa zalesskyi*, содоминантами — *Helictotrichon desertorum, S. lessingiana*, из разнотравья — *Peucedanum alsaticum, Jurinea multiflora, Salvia stepposa, Artemisia dracunculus, Galium verum*. Эколого-биологические спектры сообщества косвенно отражают условия местообитания [Раменский, 1971; Работнов, 1974; Мордкович и др., 1985]. Присутствие в экологическом спектре изучаемого фитоценоза лугово-степных и луговых мезоксерофитов и мезофитов (30% видового состава), полный фенологический спектр (весенних видов 13%, раннелетних — 40, летних — 32 и позднелетних — 15%), преобладание стержнекорневых и кистепучковых растений при близком их содержании и значительное участие длиннокорневищных (39,48 и 13% соответственно) свидетельствуют о достаточно благоприятных гидротермических условиях в течение всего вегетационного сезона.

Проанализируем продукционный процесс по периодам между учетами (табл. 26). В 1976 г. весенне-раннелетний период был теплый, с относительно хорошим увлажнением.

Таблица 26
Продукционный процесс по периодам учета в разнотравно-ковылково-красноковыльной степи, г/м^2 за период

Год	Показатель	Период					За год
		весенний	раннелетний	среднелетний	позднелетний	осенний	
1976		До 20.V	21.V — 22.VI	23.VI — 2.VIII	3 — 23.VIII	24.VIII — 30.IX	
	ANP	48	50	36	54	98	286
	BNP	Не опр.	1040	600	0	0	1640
	NPP	—	1090	636	54	98	1926
1977		До 31.V	1 — 20.VI	21.VI — 20.VII	21.VII — 20.VIII	21.VIII — 20.IX	
	ANP	110	36	66	0	123	335
	BNP	1250	0	20	470	160	1900
	NPP	1360	36	86	470	283	2235

1978		До 6.VI	7.VI — 8.VII	9.VII — 10.VIII	11.VIII — 20.IX	
	ANP	120	103	69	34	326
	BNP	1200	320	300	0	1820
	NPP	1320	423	369	34	2146
1979		До 26.VI		27.VI — 8.VIII	9.VIII — 5.IX	
	ANP	163		172	60	395
	BNP	713		113	794	1620
	NPP	867		285	854	2015

Примечание. *BNP* дана для слоя почвы 0—40 см.

Вегетация растений была дружной. В мае яркий аспект создавали эфемеры и весенние виды: *Adonis volgensis, Anemone sylvestris, Taraxacum officinale, Potentilla humifusa*, виды астрагала. В первой декаде июня отмечалось массовое цветение раннелетних злаков — *Stipa zalesskii, Koeleria cristata, Festuca valesiaca, S. lessingiana* и разнотравья — *Veronica spicata, Plantago urvillei, Salvia stepposa, Jurinea multiflora* и др. К концу периода (20. VI) весенние растения и эфемеры закончили фазу плодоношения, раннелетние находились в стадии максимального развития — полного цветения или начала плодоношения, летние и позднелетние — выхода в трубку, стеблеобразования. Часть зеленой массы (эфемеры, осенние листья злаков, некоторые розеточные листья разнотравья) отмерла и перешла в ветошь (48 г/м^2). Прирост зеленой массы за период составил лишь 98 г/м^2: за счет злаков — 40%, разнотравья — 57, осок и бобовых — около 3%. В подземной сфере отмечен большой прирост в раннелетний период.

Среднелетний период был теплым и относительно влажным. Наибольшее число видов (40) и максимальный запас зеленой массы отмечались в середине июля. К этому времени масса раннелетних растений убыла, а летних и позднелетних увеличилась. Аспект степи стал разнотравным. Доля разнотравья достигала 55% G_{max}. При этом семь видов — подорожник, юринея, шалфей, подмаренник, полынь, василек, морковник — составляли 45% G_{max}. Продукция как в надземной, так и в подземной сфере сообщества за этот период была ниже, чем за предыдущий, и была сформирована в основном летними и позднелетними видами. Позднелетне-осенний период был сухим и теплым (см. табл. 25). Растения заканчивали фазу плодоношения. Вторичная вегетация была очень слабой, запасы зеленой массы и корней постепенно снижались, преобладали процессы отмирания и деструкции растительного вещества. Небольшой прирост *ANP* (54 г/м^2) в августе был обеспечен позднелетними видами во время фаз цветение — начало плодоношения (полынь, тимус, морковник, тырса). С 24.VIII по 16. IX прироста *ANP* не обнаружено. После 16. IX выпали осадки, наступило потепление, вегетация растений возобновилась, и за позднеосенний период величина *ANP* составила 98 г/м^2. Интенсивного прироста корней с начала августа до конца вегетации не наблюдалось.

Таким образом, в 1976 г. при малом количестве осадков, но равномерном их распределении в надземной сфере образовалось 286 г/м^2 при G_{max} 134 г/м^2, в подземной в слое почвы (0 — 40 см) — 1640 г/м^2 при B_{max} 2660 г/м^2. За счет злаков образовалось 47%, разнотравья — 50, бобовых и осок — 3% *ANP*. Продукционный процесс в надземной сфере был непрерывным, без выраженного максимума, в подземной — с одним ярко выраженным раннелетним максимумом. После засушливого 1975 г. растения были ослабленными, низкорослыми, травостой — разреженным. В 1976 г. жизненность растений улучшилась.

В 1977 г. вегетация началась очень рано, весенне-летний период был жарким, с хорошим увлажнением. Фенологические фазы отмечались на 2—2,5 нед раньше обычного. Высокие температуры ускоряли фенологическое развитие растений, по-видимому, тормозя ростовые процессы в надземной сфере и обусловливая высокий прирост в подземной. К началу июня раннелетние растения достигли максимального развития, в это время и отмечался G_{max}. К концу раннелетнего периода (20. VI) многие растения завершили генеративную фазу, их побеги частично отмерли, запас *G* понизился. Как и в предыдущем году, относительное и абсолютное количество злаков уменьшилось, а разнотравья возросло. Наибольшая продукция в надземной и подземной сферах образовалась за весенний период.

Среднелетний период по гидротермическим показателям был относительно благоприятным (соответствовал среднемноголетнему), однако прирост фитомассы сократился. Причиной этого, по нашему мнению, в первую очередь был фенологический фактор. Преобладающие в фитоценозе раннелетние растения находились в состоянии полупокоя и не прирастали, летние и позднелетние — в фазе цветения — плодоношения и поэтому образовали небольшую продукцию. Прирост корней был очень низким, что обусловлено, по-видимому, биологическими особенностями видов. Имеются сведения о том, что у злаков, как правило, прирост корней отмечается после, а у разнотравья одновременно с формированием надземной массы [Шарашова, 1967; Бажецкая, 1972; Шатохина, 1987]. Эти фазы у обеих групп растений завершились в предыдущем периоде.

Позднелетне-осенний период был несколько суше и прохладнее (сравнительно со среднемноголетними оценками). После летней паузы началось активное осеннее кущение растений, в надземной и подземной сферах отмечен второй пик прироста. Подготовка растений к следующему году была очень хорошей.

Таким образом, сезонный ритм продукционного процесса в 1977 г. строго соответствовал степному типу [Шатохина, Вагина, 1976]. Хорошая подготовка растений осенью 1976 г., равномерное увлажнение в течение вегетационного сезона обусловили два пика прироста фитомассы. В связи с этим годичная продукция была выше, хотя величины

G_{max} и G_{av} ниже, чем в 1976 г. Отмечались различия в структуре травостоя и аспекте степи: год был «умеренно ковыльным»; доля злаков в продукции фитоценоза составляла примерно 52%, разнотравья — 46, бобовых и осок — 2%.

1978 г. отличался относительно растянутым, прохладным и очень влажным раннелетним, сухим и умеренно теплым среднелетним, очень сухим и жарким позднелетне-осенним периодами. Сумма осадков за весенне-раннелетний период в три раза превышала среднемноголетнюю и составила более 50% годовой. Активное осеннее кущение в предыдущем и благоприятные условия в текущем сезоне обусловили массовое развитие злаков. Год был «обильно ковыльным», а в целом «злаковым». У видов ковыля цвели генеративные побеги не только третьего, но и второго года жизни. В условиях сухих степей Казахстана генеративные побеги ковыля, как правило, трициклические, но в исключительных случаях они могут быть дициклическими [Белостоков, 1957; Биокомплексная характеристика..., 1969]. В нашем случае при благоприятном сочетании тепла и влаги и хорошей осенней подготовке растений они были дициклическими.

И надземная, и подземная продукция за весенне-раннелетний период была наибольшей за годы наблюдений. Величина G_{max} отмечена в среднелетний период и также в этот год была наиболее высокой. Злаки составили 65% G_{max}.

Во второй, засушливой, половине вегетационного сезона прирост фитомассы резко сократился. Небольшую продукцию создали летние и позднелетние виды при завершении фаз генеративного цикла. Из-за сильного иссушения почвы осеннего кущения у растений не было. При учетах 5. IX в фитоценозе не обнаружено ни одного зеленого листа. В связи с отсутствием осеннего прироста годичная продукция была несколько ниже, чем в 1977 г. Растения после образования высокой семенной продукции были истощены, что повлияло на ход развития сообщества в следующем году — резко снизилась активность весеннего кущения злаков.

В 1979 г., несмотря на хорошие условия увлажнения, развитие фитоценоза было запоздалым, растянутым, цветущих растений было мало. Весеннее кущение у видов ковыля было слабым, генеративных побегов почти не было. Год можно назвать «разнотравным». Растения вегетировали без летнего перерыва. Максимальный запас G_{max} отмечался в конце раннелетнего периода (25.VI), и далее до 5.IX величина G была практически постоянной, менялось лишь соотношение видов. Прирост фитомассы, особенно подземной, за весенне-раннелетний период был ниже, чем в 1978 г.

Активное кущение и наибольший прирост ковыля отмечены в средне-позднелетний период (15.VII — 8.VIII), когда одновременно с продолжающимся ростом весенних листьев происходило кущение и образование листьев осенней генерации. Ритм прироста корней у ковыля

был несколько нарушен. Как правило, первый пик прироста корней у злаков прослеживается после формирования надземных органов, а в 1979 г. он отмечен одновременно с весенним кущением. Второй максимум *BNP*, как обычно, был после летне-осеннего кущения.

В целом в хорошо увлажненном 1979 г. активно развивались все особи входящих в фитоценоз растений (как в генеративном, так и в вегетативном состоянии), в результате продукционный процесс в надземной сфере протекал непрерывно. Сдвиг вторичного кущения злаков на среднелетний период привел к относительному увеличению *ANP* в среднелетний и уменьшению ее в осенний период. Продукция *ANP* была наибольшей за годы наблюдений; за счет злаков сформировалось 45%, разнотравья — 53, бобовых и осок — 2% *ANP*. В подземной сфере отмечено два максимума прироста, второй из которых был обусловлен активным кущением злаков во второй половине лета. Величина *BNP* была такой же, как в засушливом 1976 г., и ниже, чем в хорошо увлажненном, но жарком 1978 г. Уменьшение подземной продукции в более влажные и прохладные годы наблюдалось и в других степях [Хоанг Тьюнг, 1974; Шатохина, 1980].

Итак, показано, что ритм продукционного процесса определялся экологическими, фенологическими и биологическими факторами. Основным регулирующим фактором, как и в других регионах настоящих степей [Короткова, 1957; Дружинина, 1973; Хакимзянова, Зайченко, 1986], являлось увлажнение. При этом величины G_{max} и B_{max} зависели от условий увлажнения в осенний период предыдущего и весенний текущего года, величины *ANP* и *BNP* — от условий увлажнения в течение всего вегетационного периода текущего года. В жаркие, достаточно увлажненные годы запас и продукция корней были выше, чем в прохладные.

Фенологический фактор проявляется в том, что вид формирует основную долю надземной продукции до цветения, плодообразования. Во время плодоношения энергия расходуется главным образом на создание семенной продукции; запас *G* еще довольно высок, но прироста нет. Биологический фактор проявляется в различии у растений ритмики прироста надземных и подземных органов. Так, у злаков наибольшее увеличение массы корней, как правило, происходит после формирования надземных органов, у разнотравья — одновременно с надземными. Фенологический и биологический факторы проявляются при благоприятных экологических условиях. Периоды резкой засухи нарушают нормальный ритм развития и продуцирования растений.

Условия предыдущего сезона влияют на набор основных видов-продуцентов в текущем сезоне и соответственно на величину продукции. Одни виды и (или) отдельные особи после хорошей предварительной подготовки создают аспект в текущем сезоне, имеют полный цикл развития, образуют основную долю продукции, но после завершения фаз

плодоношения истощаются. Те же, которые в текущем сезоне находятся в вегетативной фазе, образуют более низкую продукцию, но, накопив достаточно пластических веществ, становятся основными продуцентами в следующем сезоне. Кроме того, имеют значение биологические особенности видов, в частности возраст генеративных побегов. Как отмечено, у ковыля генеративные побеги в основном трициклические, поэтому «обильно ковыльные» годы здесь бывают через два на третий. Один из доминантов — *Peucedanum alsaticum* — монокарпик, поэтому после обильного цветения он 1—2 года находится в розеточном состоянии, не создает аспект и резко снижает свою продукцию.

Несмотря на колебания по отдельным периодам и годам, в целом ритмика развития данного сообщества и сезонная динамика фитомассы имеют следующие особенности. Запас *G* и *B* стремительно нарастает в весенне-раннелетний период, относительно мало колеблется в течение теплого летнего периода и в осенний понижается. Величина G_{max} достигается в ранне- или среднелетний период, в годы с влажной второй половиной лета величина *G* остается высокой до осени, летняя депрессия развития *G* в данном фитоценозе выражена слабо. B_{max} отмечается во время или сразу после G_{max}. В конце вегетации растений отмирают не только мелкие, но и крупные корни и запас *B* резко снижается.

Продукционный процесс сдвинут на первую половину вегетационного сезона: во все годы наблюдений более 50% продукции *NPP* формировалось в весенне-раннелетний период.

Близкие оценки G_{max} и *ANP* получены Ф. И. Хакимзяновой и О. А. Зайченко [1986] для засушливых степей Минусинской котловины. В течение 10 лет из 13 величина G_{max} составляла 110—189 г/м^2 и лишь в три наиболее влажных года — 206— 236 г/м^2. Продукция *ANP* колебалась в пределах 200—368 г/(м^2·год), в большинстве лет составляя более 300 г/(м^2·год).

Из анализа оценок среднегодовых запасов и прироста растительного вещества (табл. 27) следует, что годичная продукция фитоценоза очень стабильна. В средние по гидротермическому режиму годы (1977—1978) величина *NPP* была практически одинаковой, в сухой 1976 г. и влажный 1979 г. отклонения от средних лет составляли около 10%.

Таблица 27

Основные характеристики продукционного процесса в настоящей степи Казахстана

Показатель	1976	1977	1978	1979	Среднее
Средний запас, г/м^2					
Надземная масса					
G_{max}	134	110	171	163	142
G_{av}	84	75	91	120	93
D	133	156	171	156	152
L	400	428	414	260	376
G+D+L	617	659	676	536	621

Подземная масса в слое почвы 0-40 см					
B	1977	1990	1923	1670	1951
V	1048	1234	1434	1840	1316
B+*V*	3025	3224	3357	3510	3267
Фитомасса (G_{av}+*B*)	2061	2065	2014	1790	2044
Мортмасса (*D*+*B*+*V*)	1581	1818	2019	2256	1844
Вся растительная масса (G_{av}+*D*+*L*+*B*+*V*)	3642	3883	4033	4046	3888
Соотношение запасов					
(*D*+*L*)/G_{av}	6,3	7,8	6,4	3,5	5,6
B/(*B*+*V*), %	65	62	57	48	60
Продукция, г/(м^2·год)					
ANP	286	335	326	395	335
BNP	1640	1900	1820	1620	1745
NPP	1926	2235	2146	2015	2080
ANP/G_{max}	2,1	3,0	1,9	2,4	2,3
BNP/$B_{ср.}$	0,8	1,0	1,0	1,0	0,9
ANP/*NPP*, %	15	15	15	20	16

Примечание. Продукция в слое почвы 40—60 см составляла 140-200 г/(м^2·год).

Структура растительного вещества в разные годы варьировала более существенно, чем продукция. Так, величина G_{max} изменялась в большей мере и иначе, чем *ANP*. Эти различия связаны в основном с тем, что запас G_{max} формируется в первую половину сезона, когда вегетирует максимальное количество видов, и его величина зависит от «стартового» состояния растений в фитоценозе и погодных условий в весенне-раннелетний период. Продукция же формируется в течение всего вегетационного сезона и всеми входящими в фитоценоз растениями.

Масса живых подземных органов, как правило, коррелирует с температурными условиями. В годы с высокой суммой активных температур (1976—1978) запас *B* был высоким и почти одинаковым, в прохладном 1979 г. понизился. Сезонные изменения запаса R (от 1070 до 2660 г/м^2) значительно превышали колебания его в разные годы (см. табл. 27), а также отличия по этому параметру между зональными экосистемами степной зоны.

Запасы надземной и подземной мортмассы изменялись по-разному, что свидетельствует о различном протекании деструкционных процессов в надземной и подземной сферах экосистемы. Запасы надземной мортмассы в средние по гидротермическим условиям годы (1976—1978) были высокими и стабильными, во влажном и прохладном 1979 г. они понизились, в следующем умеренно влажном году запасы вновь восстановились. Абсолютное и относительное количество подземной мортмассы по мере улучшения увлажнения постепенно увеличивалось. Следовательно, при равном поступлении растительного вещества в почву в разных условиях увлажнения запасы мортмассы могут отличаться.

Таким образом, настоящие степи Северного Казахстана характеризуются высокими запасами растительного вещества (4000 г/м^2), основная доля которого (до 85%) сосредоточена в подземной сфере. Фитомасса (G + B) составляет около 50% общих запасов растительного вещества; 95% фитомассы находится в подземной сфере и лишь 5% — в надземной. Надземная мортмасса (D + L) почти в 6 раз превышает фитомассу, в подземной сфере, наоборот, мортмасса в 1,5 раза меньше, чем фитомасса.

В течение вегетационного сезона образуется 2100 г/м^2 растительного вещества, 16% образует зеленая фитомасса. Обменные процессы протекают очень быстро: вся фитомасса обновляется в течение одного года ($NPP/(G_{av} + B) \simeq 1$ год$^{-1}$). Обновление надземной фитомассы протекает быстрее, чем подземной — 2,3 и 0,9 раза в год соответственно.

Структура растительного вещества и продукция довольно стабильны и существенно меняются лишь в отдельные годы. Во влажные годы настоящие степи Казахстана приближаются по данным параметрам к более северным луговым степям, в засушливые — к более южным сухим.

Изученная экосистема характеризуется резкими сезонными изменениями запасов отдельных фракций растительного вещества и интенсивности продукционного процесса. За один месяц может образоваться до 50% годовой продукции и в 2—2,5 раза измениться запас того или иного компонента. Сезонные колебания запасов и продукции перекрывают зональные различия степей западносибирско-казахстанской провинции [Титлянова и др., 1983].

Настоящая степь Хакасии – сукцессия восстановления

Южноминусинские степи Хакасии относятся к настоящим змеевково-тырсовым и вострецово-тырсовым енисейско-забайкальским [Лавренко, 1956]. Для них характерны участие относительно небольшого числа видов, полидоминантная структура с господством дерновинных злаков, создающих до 80% надземной фитомассы сообщества. Сформировались они в условиях резко континентального климата с недостаточным увлажнением.

Наши исследования проводились на территории Койбальской степи, расположенной в южной части котловины, в междуречье Абакана и Енисея. Современный рельеф Койбальской степи представляет собой сочетание куэстовых гряд (400—500 м над ур. м.) и равнинных пространств по древним долинам рек, приозерных понижений и шлейфов горных склонов.
Подробная физико-географическая характеристика полигона-трансекта, выбранного для стационарных работ, дана в монографии «Природные режимы...» [1976]. Полигон-трансект включал в себя как пастбищные участки, так и заповедные, на которых выпас был прекращен в 1970 г. В данной работе мы рассмотрим лишь катену южной куэсты — вершину,

транзитную часть южного склона и сочленяющуюся аккумулятивную поверхность древней долины Енисея (табл. 28). Данные о запасах и структуре растительной массы сообществ, приуроченных к основным элементам мезорельефа по катене, приведены в табл. 29.

Таблица 28
Характеристика экосистем катены Койбальской степи

Показатель	Настоящая степь		Солончаковый луг
Элемент мезорельефа	Выположенная вершина	Транзитная часть южного склона	Аккумулятивная поверхность древней долины Енисея
Фация	Элювиально-аккумулятивная (Эль-Ак)	Трансэлювиальная (Тр)	Супераквальная (Ак)
Почва*	Чернозем южный маломощный в комплексе со степными солонцами	Чернозем южный солонцеватый в комплексе со степными солонцеватыми	Луговая солонцевато-солончаковатая
Содержание гумуса в гумусовом горизонте, %	4,7	2,6	5,8
Содержание влаги в слое почвы 0-50 см в июне 1971 г., мм	49,6	33,9	125,9
Растительное сообщество	Осоково-овсецово-тырсовое с караганой в комплексе с фрагментами осочково-вострецового (*Stipa krylovii, Ytlictotrichon desertorum, Carex pediformis,n Artemisia glauca, A. frigida, Leymus chinensis, Caragana pygmaea*)	Мелкодерновинно-злаково-тырсовое с караганой в комплексе с фрагментами осочково-вострецового (*Stipa krylovii, Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Cleistogenes squarrosa, Artemisia frigida, Caragana pygmaea, Carex pygmaea, Leymus chinensis*)	Разнотравно-бескильницевое в комплексе со сведовыми (*Puccinellia tenuiflora, Triglochium maritima, Suaeda corniculata* и др.)
Общее проективное покрытие, %	70	50	100
Средняя высота, см	30	25	20

* По Б.И. Кочурову [1976],

Таблица 29
Структура растительного вещества в сообществах катены Койбальской степи

Показатель	Пастбище								Заповедный участок	
	Эль-Ак		Тр			Ак			Эль-Ак	Тр
	1970	1971	1970	1971	1973	1970	1971	1973	1973	1973
Средний запас, г/м^2										
Надземная масса										
G_{max}	144	100	122	78	116	415	312	250	235	189
D	43	62	12	23	24	58	64	89	100	94
L	47	44	18	18	50	11	21	29	96	75
$D+L$	90	106	30	41	74	69	85	118	196	169
$(G_{max}+D+L)$	234	206	152	119	190	484	397	368	431	358
Подземная масса в слое почвы 0-40 см										
B	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	1134	Не опр.	Не опр.	2280	1703	1822
V	»	»	»	»	2356	»	»	2190	2565	1972
$B+V$	»	»	»	»	3490	»	»	4470	4268	3794
Растительная масса ($G_{av}+D+L+B+V$)	»	»	»	»	3680	»	»	4838	4699	4152
Соотношение запасов										
L/D	1,0	0,7	1,5	0,8	2,0	0,2	0,3	0,3	1,0	0,8
B/G_{max}	—	—	—	—	14	—	—	9	7	10
$B/(B+V)$,%	—	—	—	—	33	—	—	51	40	49
$(B+V)/(G_{max}+D+L)$	—	—	—	—	28	—	—	12	10	11

В условиях достаточной теплообеспеченности хакасских степей основным фактором, лимитирующим продуктивность растительных сообществ, является содержание в почве доступной для растений влаги. Наиболее обеспечены влагой луговые почвы на аккумулятивной поверхности. В развивающихся здесь разнотравно-бескильницевых сообществах запасы зеленой массы максимальны для катены.

На транзитной части склона ежегодно, как правило, в июне в корнеобитаемом слое почвы наблюдается острый дефицит влаги — в засушливые периоды остается только недоступная для растений влага [Кочуров, 1973]. Максимальные запасы зеленой массы мелкодерновинно-злаково-тырсового сообщества с караганой карликовой редко превышают 100 г/м^2.

На выположенной вершинной поверхности условия увлажнения более благоприятные, но в середине лета также отмечается значительное иссушение почв. Запас зеленой массы сообщества в условиях выпаса достигает 100—144 г/м^2.

При заповедном режиме на транзитной части склона и вершинной поверхности G_{max} больше, чем на выпасе тех же позиций, но не превышает G_{max} в луговом сообществе на аккумулятивной поверхности в пастбищном режиме.

Величина отмершей фитомассы (D + L) зависит от экобиоморф, слагающих растительные сообщества. В луговом (*Ак*), где доминируют мезофильные тонкостебельные злаки, удельный вес (D + L) минимален — 15—32% от суммарной надземной массы. В сообществе вершинной поверхности (*Элъ-Ак*), в котором значительную роль играют крупнодерновинные злаки, доля отмершей массы возрастает до 38—51%.

Преобладающая часть растительной массы (91—97%) находится в подземной сфере. В условиях выпаса наибольшая величина подземной массы отмечена в луговом сообществе (*Ак*). Как видно на примере степного сообщества на транзитной части склона, прекращение выпаса приводит к увеличению массы живых подземных органов. Высокие запасы отмерших корней на пастбищном участке связаны, по-видимому, с возрастанием в сообществе доли видов с неглубокой корневой системой, которая размещается в верхних слоях почвы. Именно эти слои почвы иссушаются быстрее на выпасаемых участках, чем на заповедных [Волкова и др., 1979].

Охарактеризуем процесс восстановления растительности после снятия пастбищной нагрузки. По данным на 1970 г. на пастбищах Ново-Енисейского совхоза, на территории которого находится стационарный участок, средняя нагрузка составляла 0,2 условных головы на 1 га. Соотношение поголовья коров и овец 1 : 17. По расчетам Н. И. Базилевич и Н. В. Семенюка [1983] такая нагрузка характерна для пастбищ со средним выпасом. Однако их оценка относится к зоне луговых степей Европы, где гидротермические условия гораздо благоприятнее. Наши наблюдения в 1970 — 1971 гг. показали признаки перевыпаса: неполное возобновление дерновин ковыля Крылова, выражавшееся в том, что у большинства взрослых генеративных особей зеленые побеги располагались по периферийной части дерновины в виде отдельных пучков; увеличение площади осочково-вострецовых сообществ.

Восстановление растительности и структуры растительного вещества изучалось в мелкодерновинно-злаково-тырсовой с караганой степи на транзитной позиции катены с 1970 по 1985 г.

Первые два года заповедного режима почти не отразились на видовом составе сообщества, но улучшилось жизненное состояние многих видов, повысилась продуктивность эдификаторов и доминантов сообщества. На 3—4-й год в сообществе уменьшилось участие

сорных видов, ксеропетрофитов, некоторые из них совсем выпали из травостоя. Увеличилось обилие ксеромезофитных видов и стала более выраженной синузия весенних эфемероидов.

С установлением заповедного режима стала восстанавливаться популяция овсеца пустынного: первые 6 лет численность его особей в сообществе не превышала 5 экз./м^2, через 12 лет число дерновин на 1 м^2 достигало 24—35 (табл. 30, 31). В начале процесса восстановления в сообществе преобладали мелкие дерновинки овсеца пустынного, в 1983 г. более половины составляли дерновины среднего размера. Значительно возросла и продуктивность вида: доля его в G_{max} после 10 лет восстановления сообщества достигла 40—50%.

Таблица 30
Динамика численности дерновинных злаков в мелкодерновинно-злаково-тырсовом сообществе, дерновин/м^2

Год	Ковыль Крылова	Овсец пустынный	Типчак	Тонконог гребенчатый	Змеевка растопыренная
1971	34	<1	40	32	28
1972	0	0	46	0	0
1973	66	4	60	37	18
1974	21	5	20	8	14
1975	25	3	49	43	21
1976	27	3	30	49	47
1982	26	35	35	43	12
1983	16	24	23	22	10

Таблица 31
Изменение числа (экз./м^2) и размеров дерновин после снятия пастбищной нагрузки

Вид	Год	Мелкие S=1-10 см^2	Средние S=11-50 см^2	Крупные S=51-100 см^2	Всего
Ковыль Крылова	1971	28	4	2	34
	1974	13	8	0	21
	1976	23	4	1	28
	1983	16	0	0	16
Овсец пустынный	1971	<1	0	0	<1
	1974	4	1	0	5
	1976	2	1	0	3
	1983	10	13	1	24

Возрастание роли овсеца пустынного в сообществе сопровождалось ослаблением позиции ковыля Крылова: снизилась численность его дерновин, стали преобладать мелкие вегетативные особи. Для ковыля Крылова G_{max} в последние годы наблюдений не превышала 10% G_{max} сообщества (рис. 4).

Смена эдификатора сообщества сопровождалась снижением удельного веса мелкодерновинных злаков, которые в первые 9 лет заповедного режима оставались тем не менее в числе доминирующих (см. рис. 4). Если до 1982 г. на долю типчака и тонконога

приходилось 23—29% годовой продукции надземной фитомассы, то в последние 3 года — 9—3%. Уменьшение продуктивности змеевки, наблюдавшееся уже через 4 года заповедного режима, по-видимому, было обусловлено большими запасами подстилки, оказывающей угнетающее влияние на развитие этого низкорослого рыхлокустового злака.

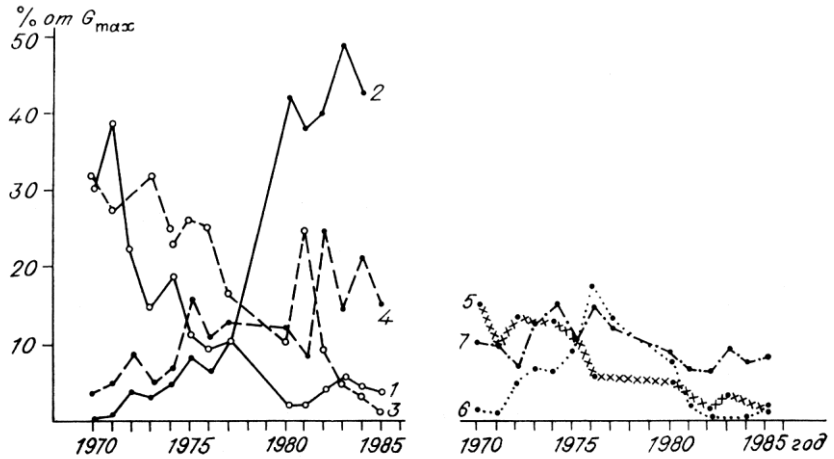

Рис. 4. Изменение состава травостоя в ходе восстановительной сукцессии в Хакасии.
1 — ковыль, 2 — овсец, 3 — типчак + тонконог, 4 — осоки, 5 — змеевка, 6 — полынь, 7 — карагана.

Дегрессионными сменами растительности нередко объясняют распространение в степях полукустарничков, в частности полыни холодной [Горшкова, 1973; Савченко, 1973; Калинина, 1974]. В мелкодерновинно-злаково-тырсовых сообществах в условиях выпаса участие полыни холодной было незначительным (1% G_{max} сообщества). В первые 5—6 лет после снятия пастбищной нагрузки продуктивность полыни увеличивалась, затем ее урожай опять снизился, что связано с особенностями многолетних циклов развития этого вида [Горшкова, 1966].

При заповедном режиме заметно улучшилось жизненное состояние караганы карликовой: ее особи хорошо цвели, плодоносили, средняя высота кустов достигала 40 см (на выпасе — 20—25 см).

В целом в составе травостоя сообщества после 15 лет заповедного режима, как и прежде, преобладали злаки. В последние годы доля крупнодерновинных злаков значительно увеличилась (за счет овсеца пустынного) — до 44—55%, мелкодерновинных — уменьшилась с 20 до 5—9%. Заметно возросло участие осок (стоповидной и осоки Коржинского) — с 4 до 26%.

Установление заповедного режима неизменно сопровождается накоплением надземной фитомассы в основном за счет отмерших побегов растений (табл. 32). Уже на 2-й год запасы отмершей массы (D + L) увеличились в 2 раза, на 15-й — в 20 раз. В первые 3 года наблюдалось быстрое увеличение запаса ветоши, в последующие годы — подстилки. За 15

лет заповедного режима структура надземного растительного вещества полностью изменилась: доля фитомассы упала с 80 до 30—20%, доля мортмассы возросла от 20 до 70—80%. Необходимо отметить, что уровень G_{max} при снятии нагрузки существенно не увеличился, оставаясь в пределах 100—150 г/м^2, в то время как общий запас надземного растительного вещества возрос от 150 до 800 г/м^2.

Таблица 32
Изменение запасов и структуры растительной массы мелкодерновинно-злаково-тырсового сообщества после снятия пастбищной нагрузки

Показатель	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1984	1985
Средний запас, г/м^2											
Надземная (G_{max}+D+L)	152	200	204	312	329	437	463	389	350	554	799
В том числе:											
G_{max}*	122	129	129	188	109	205	134	154	121	154	155
D	12	41	50	54	89	52	74	67	109	177	234
L	19	30	25	70	131	180	255	168	120	223	410
Подземная (B+V) в слое 0-30 см	Не опр.	Не опр.	1936	3265	2778	2356	2863	Не опр.	3306	1920	2310
В том числе:											
B	»	»	Не опр.	1691	1164	1076	1776	»	1830	1130	1450
V	»	»	»	1574	1614	1280	1087	»	1476	787	860
Фитомасса (G_{max} +B)	»	»	»	1879	1273	1281	1910	»	1951	1284	1605
Мортмасса (D+L+V)	»	»	»	1698	1834	1512	1416	»	1705	1187	1504
Растительная масса (G_{av}+D+L+B+V)	»	»	»	3577	3107	2793	3326	»	3656	2774	3109
Соотношение запасов											
G_{max} /(G_{max} +D+L)	80	64	58	53	34	45	29	40	35	28	20
B/(B+V),%	Не опр.	Не опр.	Не опр.	52	42	46	62	Не опр.	55	59	63
B/G_{max}	»	»	»	8,9	10,7	5,2	13,2	»	15,1	7,4	9,3
(B+V)/ (G_{max}+D+L)	»	»	9,4	12,6	8,4	5,4	6,2	»	9,5	3,5	3,9

* Включая многолетние побеги караганы
** Данные Н.П. Ротовой

Структура и запасы подземного растительного вещества изменились менее значительно. Средний запас (B + V) за годы восстановления колебался от 1900 до 3300 г/м^2 без направленного увеличения или уменьшения. Доля живых корней в общем запасе возросла от 33 (пастбище) до 64% (заповедный участок) с колебаниями в отдельные годы от 40 до 60%. В последние годы заметно уменьшились запасы подземной мортмассы, по-видимому, в связи с интенсификацией разложения корневых остатков за счет повышения увлажнения. Отношение R/V при этом уменьшилось до 0,6—0,8.

Соотношение живых корней и максимальной зеленой массы в годы восстановления существенно колебалось. Высокие значения B/G_{max} (11—15) отмечены в засушливом 1974 г. и в 1976 г., следующем за рядом засушливых лет; в 1978 г. было массовое размножение лугового мотылька, вследствие чего снизились запасы G и соответственно возросла величина B/G_{max}.

Общая масса подземного вещества превышала массу надземного в период наблюдений в 5—9 раз. В 1984—1985 гг. в связи с большими запасами надземной мортмассы (в основном за счет подстилки) величина этого отношения уменьшилась до 3—4.

Надземная продукция определялась в течение шести лет после снятия пастбищной нагрузки (табл. 33). В условиях заповедного режима большая часть надземной продукции (56—83%) Койбальской степи создается в течение мая — июня в основном ранне-летними и весенними видами. Величина годовой продукции зависит от условий увлажнения первой половины вегетационного периода. Максимальная годичная продукция наблюдалась в сухие годы после влажного года или влажной осени предшествующего года, а также в год с достаточным увлажнением в мае.

Таблица 33
Надземная продукция мелкодерновинно-злаково-тырсового сообщества Койбальской степи

Год	$\sum t°_{В} < 5°C$	Осадки за май-сентябрь, мм	*ANP*, г/(м^2·год)	G_{max}, г/м^2	ANP/G_{max}, год$^{-1}$
1971	2231	254	173	129	1,3
1972	2367	344	198	129	1,5
1973	2416	194	213	188	1,1
1974	2558	254	146	109	1,3
1975	2253	201	328	205	1,6
1976	1760	287	357	134	2,7

Несмотря на колебания *ANP*, обусловленные погодными условиями, наблюдалась тенденция к увеличению продукции сообщества в течение первых шести лет восстановительной сукцессии. Особенно четко она была выражена, начиная с пятого года, когда возрастала не только величина *ANP*, но и отношение ANP/G_{max}.

Настоящие степи Забайкалья, Читинская область

Степи Юго-Восточного Забайкалья своеобразны по своей природе и не имеют аналогов на территории СССР. В системе физико-географического районирования они представляют самостоятельный Онон-Аргунский округ Монгольской степной провинции. Подробная характеристика Онон-Аргунской Степи и района исследований — Харанорской степи — дана в ряде работ [Алкучанский Говин, 1964; Топология..., 1970; Изучение..., 1976; Снытко, 1978]. Комплекс экспериментальных работ осуществлялся на Харанорском стационаре в 1966—1980 гг. Рельеф территории низкогорный, абсолютные высоты 805—900 м. Наблюдается чередование сопок и падей. Вершинные поверхности выровнены.

Климат характеризуется резкой континентальностью, сочетающейся с недостаточным увлажнением, распространением многолетней мерзлоты, обилием солнечного света и

отрицательными среднегодовыми температурами. По соотношению температуры и осадков период исследований включал годы холодные и влажные, холодные и умеренно влажные, холодные и сухие, умеренно теплые и умеренно влажные, теплые и влажные (табл. 34).

Таблица 34
Гидротермическая характеристика Харанорской степи (по Г. Н. Мартьяновой [1980])

Характеристика года	Год	$\sum t° > 10°C$	Осадки за год, мм	ГТК
Холодный и влажный	1974, 1975	1600—1750	290—410	2,1
Холодный и умеренно влажный	1976, 1978	1600—1750	230—290	1,6
Холодный и сухой	1971, 1972	1600—1750	150—220	1,0
Умеренно теплый и умеренно влажный	1964, 1965, 1969, 1973, 1980	1750—1850	230—280	1,3
Теплый и влажный	1966, 1967, 1968, 1970, 1977, 1979	1800—2000	290—325	1,5

В растительном покрове господствуют степные ассоциации, относящиеся к криоксерофильному центрально-азиатскому варианту настоящих степей с господством злаков — типчака (*Festuca lenensis*), вострица (*Leymus chinensis*), тырсы (*Stipa baicalensis*); в разнотравье преобладает пижма (*Tanacetum vulgare*). Флористический состав степей представлен настоящими ксерофитами, ксеромезофитами, литофитами и криоксерофитами. Для травостоя характерны низкорослость и разреженность. Одни и те же растения являются доминантами в относительно мезофильных и более ксерофильных условиях. В северной части Онон-Аргунской степи преобладают пижмовые степи. Тырсовые и крупнозлаковые степи тяготеют к южным районам. Объектами детальных стационарных исследований на полигоне-трансекте являлись шесть экосистем, образующих катены северного и южного склонов сопки (табл. 35).

Таблица 35
Характеристика степных экосистем полигона - трансекта Харапорского стационара

Показатель	Хамеродосово-типчаковая степь, т. 1	Пижмовая степь, т. 2	Злаково-разнотравная луговая степь, т. 3	Вострецово-тырсовая степь, т. 4	Разнотравно-тырсовая степь, т. 5	Тырсово-пижмовая степь, т. 6
Положение в рельефе	Вершина сопки	Средняя часть северного склона сопки	Днище пади	Нижняя часть южного склона сопки	Средняя часть южного склона сопки	Древняя поверхность выравнивания
Растительная ассоциация	Типчаково-хамеродосовая	Разнотравно-пижмовая	Осоково-вострецово-разнотравная	Тырсово-разнотравно-вострецовая	Богаторазнотрав-но-тырсовая	Тырсово-пижмовая
Виды-доминанты	*festuca lenensis, Chamaerhodos trifida, Papaver nudicaule, Carex duriuscula*	*Tanacetum vulgare, Hemerocallis minor, Melissitus ruthenicus, Oxytropis myriophylla*	*Leymus chinensis, Carex drymophila, Calamagrostis epigeios, Sanguisorba officinalis*	*Leymus chinensis, Stipa baicalensis, Koeleria cristata, Festuca lenensis*	*Stipa baicalensis, Leymus chinensis, Carex pediformis, Koeleria cristata*	*Stipa baicalensis, Tanacetum vulgare, Festuca lenensis, Carex pediformis*
Средняя высота травостоя, см	10-15	40-45	80-90	60-70	50-65	35-45
Проективное покрытие, %	30-35	50-60	90-100	60-65	70-80	50-60
Почва	Чернозем бескарбонатный	Чернозем мучнисто-	Лугово-черноземная	Чернозем мучнисто-	Чернозем мучнисто-	Чернозем мучнисто-

	слаборазвитый	карбонатный обычный маломощный	мерзлотная бескарбонатная мощная	карбонатный глубоковскипающий солонцеватый маломощный	карбонатный обычный солонцеватый среднемощный	карбонатный глубоковскипающий маломощный
Запасы *C* гумуса в слое 0-100 см, т/га	65	127	263	180	141	71

Запасы и структура растительного вещества отражают различия экосистем, связанные с изменением пространственного размещения на ландшафтном профиле, являются важнейшими характеристиками. Большие запасы фитомассы ($G + B$) указывают на высокую интенсивность продукционного процесса, мортмассы ($D + L + V$) — на низкую скорость деструкции. Запасы общей растительной массы в ряду изученных нами экосистем колебались от 3200 до 4500 г/м^2. Распределение растительного вещества в пространстве было подчинено четкой топологической закономерности (табл. 36): минимальные запасы отмечены в экосистемах элювиальной позиции (тт. 1, 6), максимальные — трансаккумулятивной (т. 3).

Таблица 36
Структура растительного вещества в степных экосистемах Забайкалья (среднемноголетние данные)

Показатель	Настоящие степи		Луговая злаково-разнотравная степь, днище пади, т. 3	Настоящие степи		
	Хамеродосово-типчаковая, т. 1	Пижмовая, северный склон, т. 2		Вострецово-тырсовая, т. 4	Разнотравно-тырсовая, т. 5	Тырсово-пижмовая, плато, т. 6
				южный склон		
Средний запас, г/м^2						
Надземная масса						
G_{max}	72	108	189	183	173	89
G_{av}	40	66	107	105	100	54
$D+L$	30	87	204	182	155	80
Подземная масса в слое почвы 0-50 см						
B	820	960	1120	1060	1080	720
V	2310	2980	3020	3090	3110	2960
Фитомасса ($G_{av}+B$)	860	1026	1227	1165	1180	774
Общая растительная масса ($G_{av}+D+L+B+V$)	3200	4096	4451	4437	4445	3814
Соотношение запасов						
B/G_{av}	20	15	10	10	11	13
$(D+L)/G_{av}$	0,8	1,3	1,9	1,7	1,5	1,5
V/B	2,8	3,1	2,7	2,9	2,9	4,1
$(B+V)/(G_{av}+D+L)$	45	26	13	14	16	27

Основные запасы растительного вещества для всех экосистем полигона-трансекта были сосредоточены в подземной сфере сообщества. Корневая масса превышала надземную в 13—45 раз. Для фитомассы это проявлялось менее резко: отношение B/G_{av} менялось от 10 до

20 и возрастало от луговой степи к степям, находящимся на элювиальной позиции. Увеличение или уменьшение массы живых подземных органов во всех экосистемах в целом совпадало с изменением зеленой массы. Значительное превышение мортмассы над фитомассой, $(D + L + V)/(Gav + B) \geq 1{,}5$, свидетельствует о заторможенности разложения растительных остатков.

Сезонная динамика фитомассы в степях Забайкалья обусловлена биоклиматической обстановкой не только текущего года, но и предшествующих лет. Выявлена четкая ритмичность накопления запасов вещества в течение вегетационного периода. Сезонные изменения продуктивности наиболее тесно связаны с запасами тепла и влаги в корнеобитаемом слое. Во всех экосистемах зеленая масса возрастает постепенно к концу июля и затем резко снижается. Кривая запасов *G* имеет параболическую форму, экосистемные различия проявляются лишь в абсолютных значениях и сроках накопления наибольшей массы [Снытко, 1978].

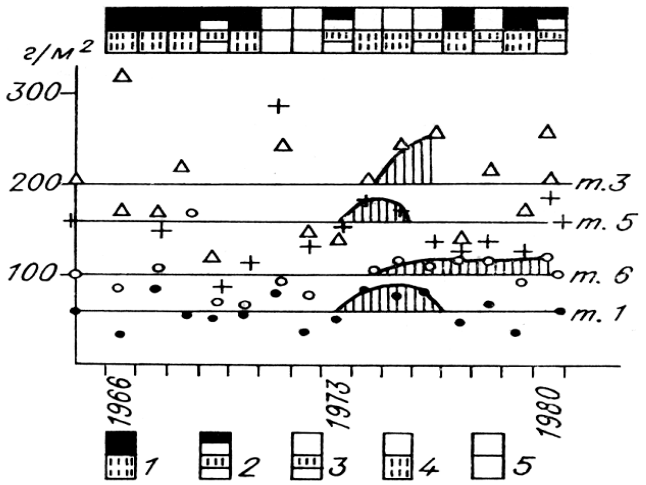

Рис. 5. Изменение Gmax в годы с различными погодными условиями.
Годы: 1 — теплый и влажный; 2 — умеренно теплый, умеренно влажный; 3 — холодный, умеренно влажный; 4 — холодный, влажный; 5 — холодный, сухой.
Степи: т. 1 — хамеродосово-типчаковая на вершине сопки, т. 3 — луговая, т. 5 — разнотравно-тырсовая на южном склоне, т. 6 — тырсово-пишмовая на плато.
Линии, параллельные оси абсцисс, обозначают среднемноголетнюю величину G_{max}; выделенные области — периоды урожайных лет.

Колебания надземной фитомассы по годам были значительными (рис. 5). За время исследований отмечено пять периодов длительностью 1—2 года, когда величина G_{max} опускалась ниже средней многолетней. Минимальные отклонения зеленой массы (в 1,8 раза) обнаружили сообщества низкопродуктивные (т. 1). Среднепродуктивные пижмовые

сообщества (т. 6) изменяли G_{max} в 2,7 раза. Самые продуктивные сообщества с позднелетним циклом развития растений дали наибольшие колебания по годам — в 3,5 раза.

Наиболее низкие запасы надземной мортмассы были приурочены ко второй половине теплого периода. С конца августа количество ($D + L$) резко возрастало и достигало максимума обычно к концу ноября [Снытко, 1978]. Наблюдалась определенная ритмичность в изменении запасов ветоши по годам, при этом среднегодовые величины могли меняться почти в 8-раз. Наибольшая изменчивость запаса надземной мортмассы отмечена в луговой степи (отношение $(D + L)_{max}/(D + L)_{min}$ равно 12), минимальная изменчивость — в пижмовой степи (отношение равно 5). Высокие амплитуды колебаний запасов ветоши и подстилки по годам были обусловлены прежде всего антропогенным воздействием — весенними и осенними палами, в результате которых уничтожалась накопленная надземная мортмасса.

Сезонная динамика запасов ($B + V$), B и V была выражена четко. Обычно наблюдался один пик запасов ($B + V$) — в начале или конце вегетации. Наименьшие колебания как подземной, так и надземной массы за 15 лет исследования обнаружены в хамеро-досово-типчаковой степи. Существенные ритмические изменения наблюдались в сообществах с позднелетним периодом развития травостоя [Снытко, 1978].

Максимальный запас B, составляющий в разных экосистемах 20—40% от величины ($B + V$), отмечался в конце сезона — в августе или сентябре (табл. 37). Сезонные колебания запаса R довольно значительны: величина B_{max}/B_{min} в разные годы в ряду экосистем менялась от 1,3 до 4,3. Колебания наиболее велики в луговой разнотравно-злаковой и разнотравно-тырсовой степях: среднемноголетняя величина B_{max}/B_{min} достигала здесь 2,7—2,8. Минимальные колебания запасов B, как и ($B + V$), характерны для хамеродосово-типчаковой степи (в 2,1 раза).

Сезонная динамика отмерших подземных органов выражена менее четко. Максимум V наблюдался обычно или в конце, или в начале сезона. В течение летнего периода (до августа) запас V чаще всего снижался. Отношение V_{max}/V_{min} было ниже, чем B_{max}/B_{min} и колебалось в сезоне в разных экосистемах от 1,1 до 1,8.

Наряду с сезонной динамикой запасов ($B + V$), B и V наблюдались также их колебания в многолетнем ряду. Изменчивость массы ($B + V$) от года к году была довольно низка, она не превышала в разных экосистемах 10—15% от среднемноголетнего запаса. Запас B в отдельные годы может меняться очень сильно. Особенно резко в многолетней динамике отличались величины B_{min} — в 2—3 раза в разных экосистемах. Масса B была выше в теплые и влажные годы, следующие за умеренно теплыми и умеренно влажными, и ниже — в умеренно теплые и умеренно влажные, следующие за холодными и сухими. Колебания запаса V в многолетней динамике были незначительными, чем и определялась стабильность общего запаса ($B + V$).

Естественно было бы предположить, что запасы надземной и подземной фитомассы одновременно увеличиваются в благоприятные по погодным условиям сезоны и снижаются в неблагоприятные. Однако анализ материала показывает, что отношение $B_{ср.}/G_{max}$ меняется от года к году. Следовательно, усиленный рост зеленых органов и корней может происходить в разные сезоны. Последнее свидетельствует о том, что благоприятные условия для роста надземных и подземных органов различны.

Таблица 37
Динамика запасов растительного вещества в степных экосистемах Забайкалья, г/м^2

Показатель	Теплый и влажный 1970 г.						Умеренно теплый и умеренно влажный 1973 г.					
	30.IV	15.VI	1.VII	15.VII	1.VIII	15.VIII	5.V	15.VI	15.VII	15.VIII	15.IX	15.X
Хамеродосово-типчаковая степь, т. 1												
G	0	15	16	28	44	60	1	24	32	45	39	7
D+L	12	14	16	6	4	5	51	46	40	40	59	91
B	Не опр.	1000	1600	1200	1200	1750	Не опр.	310	630	790	310	Не опр.
V	»	2250	2500	2300	2250	3250	»	2160	2080	2130	2580	»
Пижмовая степь, т. 2												
G	0	35	37	51	62	76	1	17	35	51	56	19
D+L	69	36	48	54	62	101	81	82	78	82	75	109
B	Не опр.	1250	1250	1000	1000	1400	Не опр.	460	860	1370	680	Не опр.
V	»	3250	3250	3500	3100	3600	»	3350	2840	2300	2940	»
Луговая злаково-разнотравная степь, т. 3												
G	0	50	93	97	100	115	1	65	92	122	133	38
D+L	109	83	155	198	89	149	187	185	176	150	165	253
B	Не опр.	1000	1250	1350	1200	1350	Не опр.	390	930	1180	1520	Не опр.
V	»	3250	3250	3150	3100	3750	»	3620	3970	2220	2340	»
Вострецово-тырсовая степь, т. 4												
G	0	32	61	74	136	130	1	44	83	136	163	51
D+L	122	75	91	65	69	86	184	184	179	179	190	304
B	Не опр.	1000	1300	1200	1300	1500	Не опр.	430	560	730	1130	Не опр.
V	»	3000	3500	3250	3000	4050	»	3530	3030	2820	3110	»
Разнотравно-тырсовая степь, т. 5												
G	0	34	41	56	99	118	1	67	83	127	92	30
D+L	97	110	96	80	66	40	138	138	132	118	182	242
B	Не опр.	1200	1250	1000	1200	1300	Не опр.	320	520	970	1380	Не опр.
V	»	3300	3250	3250	3000	4200	»	3230	2660	2720	2810	»
Тырсово-пижмовая степь, т. 6												
G	0	30	33	42	69	59	1	24	38	62	43	8
D+L	46	47	35	28	21	48	91	92	92	84	96	148
B	Не опр.	700	1250	950	1000	1250	Не опр.	250	500	690	780	Не опр.
V	»	3100	4000	3250	3000	4500	»	3040	3090	2640	2700	»

Средние запасы растительного вещества ($G + D + L + B + V$) в экосистемах изменялись за годы исследований в 1,7 раза. Высокопродуктивным сообществам свойственны высокая доля надземной растительной массы в общей и одновременно высокая изменчивость общих запасов вещества по годам.

В условиях резко континентального климата Забайкалья степные сообщества хорошо приспособились к суровой экологической обстановке и обладают способностью максимально использовать короткий период вегетации. Изменение хода продукционно-деструкционного процесса в течение вегетационного периода обычно имеет вид ломаной линии с одним или двумя максимумами, а в многолетнем плане представляет собой ритмические колебания, частота и амплитуда которых зависит от ритмических изменений климатических условий. Разные сообщества имеют различный ритм изменчивости величины создаваемой продукции и интенсивности ее преобразования.

В экосистемах Юго-Восточного Забайкалья проявляются три типа ритмики образования продукции: раннелетний, летний, позднелетний. Наиболее интенсивный прирост зеленой массы отмечался в период бутонизации до начала массового цветения растений. Основную часть продукции создавали примерно 6—8 видов (пижма, типчак, тырса, вострец, тонконог стройный, осока стоповидная, прострел Турчанинова, карагана мелколистная), которые наращивали большую часть своей надземной массы в первой половине вегетации. Так, пижма к 15 июля образовывала 79—92% G_{max}, тырса — 70—77, вострец — 60—65, прострел — 95%. Продукцию подземной фитомассы создавали в основном те же виды, что и надземной [Дружинина, 1973].

В годы со средними показателями тепла и влаги сроки накопления максимальных запасов зеленой массы могли растягиваться на два месяца. К середине июля формировалась примерно половина *ANP*. В холодном и влажном 1974 г. интенсивность прироста была довольно высокой уже в начале вегетации, к 15 июня создавалось 30—55% *ANP*.

Образование продукции подземной фитомассы имеет свои особенности. В сообществах с позднелетним ритмом развития прирост корней наблюдался в течение всего теплого периода и характеризовался наличием резких максимумов и минимумов. Один из максимумов прироста корней приходился на осенне-весенний период. Это явление отмечалось и другими исследователями [Шатохина, Вагина, 1976]. Другой максимум приходился на летний период, совпадая с максимумом прироста зеленой массы или следуя сразу за ним. Первый максимум в 1973 г. отмечен в начале вегетации, в 1974 г. — в середине лета. В сообществах с раннелетним ритмом развития (тт. 1, 2) прироста живых корней с середины августа не наблюдалось.

Изучение динамики запасов фитомассы и мортмассы показало, что степными сообществами Юго-Восточного Забайкалья продуцируется в среднем от 1500 до

2400 г/(м^2·год) растительного вещества (табл. 38). Наиболее продуктивными являются широко распространенные в ландшафте зональные тырсовые степи, а также богаторазнотравные луговые степи, расположенные по днищам падей. Их годичная продукция NPP достигает 2000 г/(м^2·год) и более. К началу августа формируется около 80% ее величины. Зональные пижмовые степи имеют среднюю для онон-аргунского ландшафта продуктивность, создавая за год около 1600 г/м^2 растительного вещества. Основная часть годичной продукции (80%) образуется в этих степях к середине июля. Наименее продуктивными являются хамеродосово-типчаковые степи, приуроченные к вершинным денудированным поверхностям. Их продукция создается в основном к концу июня и составляет в среднем 1500 г/(м^2·год).

Таблица 38

Продукция степей Забайкалья, г/(м^2·год)

Показатель	Настоящие степи		Луговая злаково-разнотравная степь	Настоящие степи		
	Хамеродосово-типчаковая	Пижмовая		Вострецово-тырсовая	Разнотравно-тырсовая	Тырсово-пижмовая
Умеренно теплый, умеренно влажный 1969 г.						
ANP	60	90	120	100	120	80
BNP	—	1980	1750	1290	1800	1360
NPP	—	2070	1870	1390	1920	1440
Теплый, влажный 1970 г.						
ANP	60	140	290	180	130	90
BNP	2650	1050	2170	2600	1650	3800
NPP	2710	1190	2460	2780	1780	3890
Холодный, сухой 1971 г.						
ANP	100	190	520	480	380	130
Умеренно теплый, умеренно влажный 1973 г.						
ANP	70	70	160	160	230	100
BNP	890	1120	2080	1250	1520	870
NPP	960	1190	2240	1410	1750	970
Холодный, влажный 1974 г.						
ANP	100	200	230	200	310	140
BNP	640	1610	2300	1710	2040	1250
NPP	740	1810	2530	1910	2350	1390
Умеренно теплый, умеренно влажный 1980 г.						
ANP	130	310	540	250	300	140
Среднее						
ANP	90	150	310	230	250	110
BNP	1390	1440	2080	1710	1750	1820
NPP	1480	1590	2390	1940	2000	193

Основная часть растительного вещества продуцируется подземными органами, *BNP* варьирует от 1400 до 2100 г/(м^2·год). Величина *BNP* превышает величину *ANP* в 7—15 раз. Наибольшее превышение продукции подземной фитомассы над надземной наблюдается в

типчаковых и пижмовых степях, наименьшее — в луговых степях. Это хорошо согласуется с изменением комплекса основных факторов среды в исследуемых экосистемах.

Процессы созидания растительного вещества интенсивнее в экстремальные по гидротермическим условиям годы. В годы со средними показателями основных факторов среды продукция самая низкая. В различные по погодным условиям годы в одних и тех же экосистемах продукция надземной фитомассы может отличаться в 4 раза, подземной — в 2 раза. Подземная продукция в холодные и влажные годы обычно выше, чем в умеренно теплые и умеренно влажные. Величина первичной продукции надземной массы изменяется чрезвычайно сложно в зависимости от положения экосистемы на катене, гидротермических условий текущего и предыдущего года. Так, *ANP* достигала максимальных величин во всех экосистемах, кроме степей южного склона, в 1980 г., умеренно теплом и умеренно влажном, последовавшим за теплым и влажным; минимальных — для всех экосистем, кроме степи северного склона, в 1969 г., умеренно теплом и умеренно влажном, последовавшим также за теплым и влажным. В экосистемах южного склона *ANP* достигла максимальной величины в холодном и сухом 1971 г., в экосистеме северного склона минимум *ANP* зафиксирован в умеренно теплом и умеренно влажном 1973 г.

В целом величина первичной продукции степных экосистем определяется не столько общим количеством тепла и влаги, поступившими в экосистему в течение всего года, сколько гидротермическими условиями критических периодов развития растений.

Подзона сухих степей

Сухая степь Казахстана, Целиноградская область

Заволжско-казахстанские дерновиннозлаковые степи сформированы в основном сообществами ковылковой (*Stipa lessingiana*) формации, приуроченными к темно-каштановыми и чаще каштановым почвам, и сообществами тырсовой (*Stipa capillqata*) формации, особенно характерными для восточных регионов, где преобладают почвы легкого механического состава (темно-каштановые и каштановые супесчаные, легкосуглинистые и щебнистые).

Основную фитоценотическую роль в сухих степях играют ксерофильные (эвксерофильные и значительно меньше эвриксерофильные) плотнодерновинные (*Stipa essingiana, S.sareptana, S.capillata, Festuca valesiaca, Koeleria cristata*, на востоке – *Cleistogenes squarrosa*), рыхлодерновинные (*Agropyron pectinatum*) и корневищные (*Leymus ramosus*) виды злаков. Разнотравье также представлено ксерофилами, причем разнообразие видов значительно уменьшается по сравнению с более северными типами разнотравно-

дерновиннозлаковых степей, а среди многолетнего разнотравья увеличивается доля участия коротковегетирующих видов (гемиэфемероидов и эфемероидов) [Лавренко и др., 1991].

Исследовавшаяся экосистема степи расположена около пос. Арыкты Кургальджинского р-на на территории Тенгизской озерно-аккумулятивной равнины. Зональные почвы — каштановые, зональная растительная формация — типчаково-ковыльные сухие степи.

Изучавшийся участок некосимой, без пастбищной нагрузки степи, оставшийся после распашки целины, находится на катене в нижней части ее элювиальной позиции. Он получает некоторое дополнительное увлажнение по сравнению с вершиной низкого пологого увала. Этим, вероятно, объясняются значительное количество гумуса в почве и большая доля разнотравья, наиболее обильного весной, в составе фитоценоза. Ассоциация определяется как ксерофитно-типчаково-ковылковая с доминантами: *Stipa lessingiana, Festuca valesiaca, Seseli ledebourii, Jurinea multiflora, Artemisia frigida, A. austriaca, Crinitaria tatarica, Dianthus leptopetalus*, виды рода *Astragalus*.

Исследования проводились в динамике в 1976—1977 гг., в 1978 г. сделан один отбор проб (табл. 39). На одной и той же пробной площади в каждый срок случайным образом выбирались 10 площадок по 0,25 м^2, с которых срезалась надземная фитомасса и собиралась подстилка. Пробы корней отбирались на этих же площадках с учетом истинного покрытия, о чем подробнее будет сказано ниже. Отбор проб проводился специальным пробоотборником послойно (по 10 см) до глубины 40 см и в отдельных случаях —1м. Объем каждого монолита — 1 дм^3.

Таблица 39
Динамика растительного вещества в сухой степи Казахстана, г/м^2

Компонент	1976				1977				1978
	6.VI	9.VII	9.VIII	10.IX	9.VI	9.VII	9.VIII	15.IX	1.VII
Надземная масса									
G	88	88	32	24	51	52	31	30	74
D	30	36	47	111	42	71	38	89	65
L	113	132	223	182	190	214	95	69	41
G+D+L	231	256	302	317	283	337	164	188	180
Подземная масса в слое почвы, см:									
0 — 20:									
B	1020	1428	Не опр.	918	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	1160
V	769	1319	»	882	»	»	»	»	990
B+V	1789	2747	1990	1800	2344	2295	1970	2252	2150
20 — 40:									
B	364	282	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.	Не опр.
V	274	261	»	»	»	»	»	»	»
B+V	638	543	830	500	1237	1035	950	690	520
0 — 40:									
B+V	2427	3290	2820	2300	3581	3330	2920	2942	2670
Растительная масса *G+D+L+B+V*	2658	3546	3122	2617	3864	3717	3084	3130	2850

Обработка проб надземного и подземного растительного вещества осуществлялась по общепринятой методике [Методы изучения..., 1978]. Величина *ANP* рассчитывалась методом минимальной оценки. В связи с тем, что доля живых корней была довольно постоянной и в то же время динамика запасов ($B + V$) в слоях 0—20 и 20—40 см была различной, мы рассчитывали *BNP* исходя из положительных приращений ($B + V$) отдельно в слоях 0—20 и 20—40 см [Там же].

Динамика растительного вещества. Данный вариант сухой степи отличался низкими величинами G_{max}. Запас G держался на уровне G_{max} в июне — июле и затем падал почти в 2 раза. Запасы D достигали максимума к концу лета, запасы L — в июле — августе. Изменение запасов надземных компонентов растительного вещества характеризуется высокой динамичностью. Это свидетельствует о быстрых скоростях и импульсности продукционных и деструкционных процессов. Резко проявляется межгодичная вариабельность всех запасов. Так, запас ($G + D + L$) в течение трех лет менялся в 2 раза.

Динамика запаса ($B + V$) в слое почвы 0—20 см характеризовалась максимумом в начале июня или июля. В течение лета запас снижался и в отдельные годы вновь увеличивался к сентябрю (1977 г.). Динамика запаса ($B + V$) в слое 20—40 см, в целом повторяя ход кривой для слоя 0—20 см, отличалась отставанием фаз прироста и снижения запаса приблизительно на месяц. Запас B, судя по четырем определениям (см. табл. 39), меняется синхронно с запасом (B + V); доля его в общем запасе уменьшалась с июня по сентябрь от 57 до 51 %. Масса B и ($B + V$) понижалась за этот период не более чем на 30—40% от массы B_{max} и $(B + V)_{max}$ соответственно.

Следовательно, динамика подземного растительного вещества в сухой степи отличается постоянством доли B, максимальными запасами B и ($B + V$) в начале лета и довольно невысокими амплитудами изменения массы живых и мертвых подземных органов.

Горизонтальное и вертикальное распределение подземных органов. Нами было проведено специальное исследование по оценке истинного покрытия (покрытие почвы основаниями растений и дерновин) и распределения корней в почве в настоящей и сухой степи Казахстана для выявления различия в структуре этих экосистем.

Общее число оснований растений и дерновин в настоящей степи достигало 86 (табл. 40). Свыше половины единиц покрытия было представлено очень мелкими дерновинками (площадью 1 — 5 см^2) ковылей, типчака, тонконога и основаниями стеблей разнотравья, в следующую размерную группу (5—35 см^2) входило 30 ед., в основном дерновинки ковылей, тонконога, типчака. Самая крупная размерная группа (55—120 см^2) насчитывала 5 дерновин ковыля на 1 м^2.

Таблица 40

Характеристика истинного покрытия в степных экосистемах Казахстана

Показатель	Настоящая степь	Сухая степь
Единиц покрытия на 1 м^2	86	44
В том числе (%) размером, см^2:		
1—5	53	18
5—35	34	68
35—55	7	8
55—120	6	6
Истинное покрытие, см^2/м^2	1260	820
В том числе (%) размером, см^2:		
1—5	7	2
5—35	39	55
35—55	21	20
55—120	33	23

В сухой степи количество дерновин и оснований растений оказалось в 2 раза меньше, чем в настоящей. Самая мелкая размерная группа была немногочисленной. Группа с площадью покрытия 5—35 см^2 была наиболее представительна — 30 экз./м^2 и состояла в основном из дерновин типчака. «Ковыльная» группа дерновин (55—120 см^2) включала в себя всего 3 экз./м^2.

В связи с различной численностью растений в размерных группах менялись истинное покрытие и его относительное распределение (см. табл. 40). Истинное покрытие в настоящей степи было в 1,5 раза выше, чем в сухой. Самая мелкая размерная группа дала в настоящей степи 7% истинного покрытия, в сухой — всего 2%. Ведущей по этому показателю в сухой степи явилась группа мелких дерновин (5 — 35 см^2). В настоящей степи более 50% истинного покрытия приходилось на крупные размерные группы (35 — 120 см^2), хотя по численности они составляли лишь 13%.

Итак, сухая степь отличается от настоящей пониженной задернованностью почвы и очень малым числом мелких единиц покрытия. Эти особенности приводят к принципиальным различиям в распределении корневой массы по пространству.

В настоящей степи насыщенность почвы корнями в слое почвы 0—20 см практически не зависит от истинного покрытия (рис. 6). Как в монолите, взятом на участке почвы с нулевым покрытием, так и в монолите, взятом с дерновиной, имеющей площадь 50 - 80 см^2, масса корней колебалась около 30 г/дм^2. В сухой степи фоновое количество корней (монолит с нулевым покрытием) составляло около 18 г/дм^2. Масса корней под дерновинами возрастала с увеличением размера дерновины и достигала 90 г/дм^2 при площади дерновины 40 см^2. С дальнейшим увеличением дерновины масса корней на 1 дм^2 не менялась.

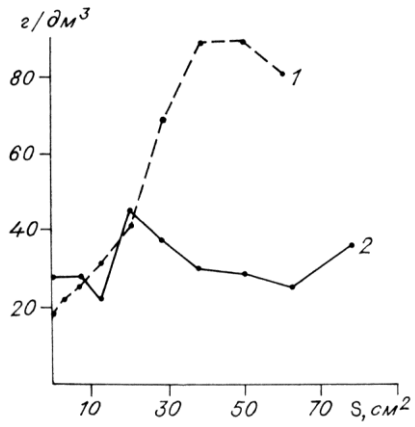

Рис. 6. Зависимость корневой массы (*B* + *V*) в монолите от площади дернины (*S*).
1 — сухая степь, 2 — настоящая степь.

Таким образом, распределение корневой массы по площади (в слое почвы 0—20 см) в настоящей степи достаточно гомогенно, в сухой степи гетерогенно. Гетерогенность распределения в сухой степи связана с низкой численностью мелких единиц покрытия и общей разреженностью травостоя. В связи с гетерогенностью распределения массы подземных органов отбор монолитов в сухой степи должен проводиться с учетом истинного покрытия. Данное правило соблюдалось нами при отборе почвенных монолитов.

С величиной дерновины в сухой степи связана не только масса корней под растением, но и их размерный состав. В слое почвы 0—10 см, поверхность которой не занята растениями, доля крупных корней не достигала 20%, доля мелких составляла около 30 %. С увеличением дерновины ковыля доля крупных корней повышалась в три раза, доля мелких — снижалась в два раза. В слое почвы 10—20 см также наблюдалось укрупнение корней с увеличением площади дерновины, однако основная масса корней была представлена средней фракцией. В настоящей степи проявляется подобная же тенденция, но различия здесь выражены менее четко.

Распределение подземных органов по глубине в сухой степи характеризуется большей насыщенностью корнями верхних почвенных слоев по сравнению с настоящей (табл. 41).

Таким образом, при близких запасах подземных органов в метровой толще почвы сухая степь (3100—4600 г/м^2) отличается от настоящей (2800—4100 г/м^2) меньшим истинным покрытием, гетерогенным распределением корневой массы по пространству, приуроченностью крупных корней к дерновинам ковыля и типчака, большей аккумуляцией корней (от запаса в слое почвы 1 м) в верхнем (0—20 см) слое почвы.

Таблица 41
Распределение подземных органов (*B*+*V*) по глубине в сухой степи Казахстана, % от запаса в слое почвы 0 — 100 см

Слой почвы, см	Настоящая степь	Сухая степь
0 — 20	60	65
20 — 40	15	23
40 — 60	12	5
60 — 80	9	4
80 — 100	4	3

Продукционно-деструкционные процессы. Нарастание зеленой массы в сухой степи начинается в апреле (см. табл. 39). К концу июня создается 30—40% *ANP*. Дальнейшее течение продукционного процесса зависит от суммы осадков и их распределения в летний период. Малое количество осадков в мае 1976 г. затормозило продукционный процесс в июне, обильные июньские дожди стимулировали нарастание зеленой фитомассы в июле и августе. В начале июля на 1 м^2 приходилось 57 г разнотравья и бобовых, масса их непрерывно падала в течение сезона и составила в середине сентября лишь несколько граммов. У злаков наблюдалось два пика фитомассы — в июле и сентябре: первый — за счет прироста листьев и стеблей ковыля, второй — за счет вторичной генерации побегов типчака.

В 1977 г. ничтожное количество осадков в мае — июне и высокие температуры июня привели к жесткой июньской засухе, что вызвало отмирание разнотравья. Продукционный процесс в июне осуществлялся за счет вегетации ковыля. В июле, когда пошли дожди, фитоценоз не продуцировал надземной фитомассы. Лишь в августе появилась новая генерация побегов ковыля и типчака.

Развитие растений определяло прирост подземных органов; он был приурочен либо к вегетированию разнотравья (май 1977 г.), либо совпадал с активным продуцированием надземной массы ковыля (июнь 1976 г.). Нам не удалось заметить зависимости прироста *B* от выпадающих осадков в первой половине сезона: максимум *BNP* совпал в 1976 г. с влажным периодом, в 1977 г. — с сухим. Второй подъем *BNP* осуществлялся во время вторичной вегетации злаков во влажный период (август 1977 г.).

Разложение подстилки *AM* происходило в начале сезона — в мае, затем процесс приостанавливался, хотя дожди могли быть значительными (1976 г.). Новый период разложения начинался после перехода в подстилку отмершего разнотравья. Если обогащение подстилки свежей ветошью совпадало с обильными осадками (июль 1977 г.), скорость разложения достигала огромных величин: 0,5 г на 1 г исходной массы подстилки за месяц.

Разложение подземных растительных остатков (*BM*) осуществлялось более равномерно, охватывая летние месяцы (июнь — август). В 1976 г. разложение стимулировалось июньскими дождями и шло с запаздыванием на месяц. В 1977 г. оно

происходило одновременно с отмиранием корней разнотравья в июне, несмотря на засуху, и интенсифицировалось июльскими дождями.

Следовательно, разложение зависит прежде всего от поступления свежего материала, особенно от отмирания надземной и подземной фитомассы разнотравья. При наличии достаточного количества только что отмерших тканей растений разложение контролируется влажностью почвы.

Сезоны исследований были близки по сумме выпавших осадков (80—90 мм за май — август), но различны по их распределению: 1976 г. отличался сухой холодной весной и очень теплым августом, 1977 г. — теплым маем, жарким сухим июнем и влажным холодным августом. Несмотря на такие различия в погодных условиях, величины как *ANP*, так и *BNP* были довольно близки в разных сезонах: величина *ANP* отличалась от средней на 20%, *BNP* — на 10% (табл. 42). В то же время величины *AM* могли отличаться от среднего на 60%, *BM* — на 20%.

Таблица 42
Интенсивность продукционно-деструкционных процессов в сухой степи Казахстана, г/м^2 за период

Период	*ANP*	*BNP*	AM	BM
V — IX 1976 г.	205	1245	69	1372
IX 1976 г. — IX 1977 г.	145	1563	274	921
Среднее	175	1404	172	1147

Основные характеристики биологического круговорота экосистемы сухой степи Казахстана следующие:

$(B+V)/(Gmax+D+L)$	$G_{max}/(D+L)$	B/V	B/G_{max}	BNP/ANP	G_{max}/ANP	$(D+L)/ANP$	B/BNP	V/BNP
7,5	0,4	1,1	22,0	8,0	0,4	1,1	1,1	1,0

Соответственно полученным оценкам параметров, описывающих структуру и функционирование круговорота углерода, сухая разнотравно-типчаково-ковылковая степь может характеризоваться как экосистема с резким преобладанием подземной растительной массы над надземной, значительным превышением мортмассы над фитомассой в надземной сфере, почти равным количеством фитомассы и мортмассы в почве, очень высоким обеспечением единицы надземной фитомассы живыми корнями, восьмикратным преобладанием *BNP* над *ANP*, крайне коротким временем оборота *G* и близким к 1 году временем оборота (*D* + *L*), *B* и *V* (табл. 43).

Оценок продукции сухих степей, кроме представленных в данной книге, нет. Структура же растительного вещества исследована для сухих степей в различных регионах страны (см. табл. 43). Сухие степи характеризуются широкой вариабельностью величины

G_{max}, $(D + L)$, B (в 2,5—4 раза) и очень большой изменчивостью величины V (более чем в 5 раз). Подземная растительная масса может превышать надземную в 2—26 раз. Доля живых корней в общем запасе ($B + V$) варьирует от 15 до 71%, доля G_{max} в фитомассе — от 4 до 25%.

При таком разбросе данных, не коррелирующих друг с другом, трудно выявить географические закономерности, можно лишь наметить некоторые тенденции. Величина G_{max} выше в теплых сухих степях по сравнению с холодными. Величина B наибольшая в центральной части степной зоны — в Казахстане, V — в холодных экстраконтинентальных степях Тувы.

Широкая вариация показателей биологического круговорота свидетельствует о том, что в группу сухих степей объединены травяные экосистемы, значительно отличающиеся друг от друга по удельным скоростям основных продукционно-деструкционных процессов.

Таблица 43
Структура растительного вещества сухих степей

Параметр	Равнина						Предгорье			Межгорная котловина	Средние данные по всем экосистемам	
	Украинская ССР	Саратовская обл.	Калмыцкая АССР	Казахская ССР			Алтайский край	Азербайджанская ССР	Нахичеванская АССР	Тувинская АССР		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	$X_{ср.}$	X_{max}-X_{min}
Запас, г/м^2												
G_{max}	200	Не опр.	100	120	71	244	140	180	240	76	152	244-71
$D+L$	370	»	Не опр.	Не опр.	318	224	225	243	Не опр.	91	245	370-91
B	Не опр.	650	»	»	1556	1570	Не опр.	800	700	653	931	1570-590
V	»	420	1440	»	1364	645	»	1270	460	3700	1328	3700-420
$B+V$	2000	1070	2030	2140	2920	2215	840	2070	1160	4353	2080	4353-840
Соотноше-ние запасов												
$(B+V)/(G_{max}+D+L)$	3,5	Не опр.	Не опр.	Не опр.	7,5	4,7	2,3	4,9	Не опр.	26,2	5,2	26,2-2,3
B/V	Не опр.	1,5	0,4	»	1,1	2,4	Не опр.	0,6	1,5	0,2	0,7	2,4-0,2
B/G_{max}	»	Не опр.	5,9	»	21,9	6,4	»	4,4	2,9	8,6	6,1	21,9-2,9

Примечание. 1 — типчаково-ковыльная; чернозем южный; Херсонская обл., Аскания-Нова [Базилевич, 1962]; 2 — типчаково-ковыльная; каштановая почва; Саратовская обл. [Саввинов, Панкова, 1942]; 3—типчаково-ковыльная с пиретрумом; каштановая почва; Калмыцкая АССР [Титова, 1972]; 4 — типчаково-ковыльная; темно-каштановая почва (данные Першиной, Яковлевой, цит. по [Родин, Базилевич, 1965]); 5—разнотравно-типчаково-ковылковая; каштановая почва; Целиноградская обл. (данные А. А. Титляновой); 6 — изенево-белополынно-типчаковая; каштановая почва; Северный Прикаспий [Фартушина, 1986]; 7—полынно-ковыльно-типчаковая, каштановая почва;

Алтайский край [Базилевич, 1962]; 8—полынная с бородачом; каштановая почва; Азербайджанская ССР [Титлянова, 1977)]; 9 — ассоциация не указана; каштановая почва; Нахичеванская АССР [Титлянова, 1977]); 10—разнотравно-злаковая; каштановая почва; Тувинская АССР, Улуг-Хемская котловина [Дымина, 1982].

Сухие и опустыненные степи Тувы

Объекты исследования – настоящие, сухие и опустыненные степи расположены в Туве в Убсунурской котловине на речных террасах или в нижней части низкогорий. Исследования проводились в северо-восточной части котловины, южнее горных систем Тану-Ола и Атар-Дар. Поверхность котловины, исключая хребты, сложена озерными аллювиально-дельтовыми и эоловыми отложениями.

Климат котловины резко континентальный. Сухость климата обусловлена степенью защищенности от воздействия влагоносных северо-западных воздушных течений. До Убсунурской котловины доходят массы обедненные влагой. Средняя годовая температур в Эрзине –(4-5)ºС. В январе температура снижается до –(29-37)ºС. Самые высокие летние температуры достигают 39ºС. Среднемноглетние осадки 250-350 мм.

Основное количество осадков (70-80% от годовой нормы) выпадает за летний период. Осенний сезон отличается быстрым иссушением почвы и воздуха, запасы активной влаги к зиме почти полностью исчезают.

Основная часть местности покрыта сухой степью. Под степной растительностью развиваются каштановые супесчаные и песчаные почвы. На древних степных террасах преобладают маломощные светло каштановые почвы. Растительность котловин отличается сложным мозаичным покровом. Зональные формации – степи настоящие, сухие и опустыненные.

А.В. Куминова выделяет на территории Улугу-Хемской котловины в качестве зональных настоящие мелкодерновинные злаковые степи.

Е.М. Лавренко и др. [1991], исследуя степи Тувы, считали, что наряду с настоящими степями в котловине широко распространены сухие степи. Под настоящими степями развиваются редко темно каштановые, чаще каштановые почвы суглинистые и супесчаные. Сухие степи лежат на каштановых почвах легкого гранулометрического состава. Среди настоящих степей широко распространены змеевиково-ковыльные, мелкодерновинно-злаково-ковыльные и ковыльно-мелкодерновинные злаковые степи, в которых доминируют *Stipa krylovii, Cleistogenes squarrosa, Koeleria cristata, Agropyron cristatum*.

Совокупность изученных настоящих степей Улуг-Хемской котловины включала горные, предгорные и равнинные степи, которые без видимой закономерности могли отличаться по любому параметру структуры растительного вещества. Запасы фитомассы изучались в семи различных сообществах (табл. 44).

Таблица 44

Средние величины запасов фитомассы в настоящих степях Тувы

Показатель		*X*	*SM*	*CV*
Запасы, г/м²				
G_{max}		116	17	35
Pr		6	1	45
D+L		206	70	84
B	в слое почвы 0-20 см	1134	75	15
V		1355	332	55
B+V		2489	294	28
G_{max}+*Pr*+*D*+*L*+*B*+*V*		2817	352	30
Соотношение запасов				
B/ G_{max}		9,8	–	–
V/B		1,2	–	–
(*B*+*V*)/(G_{max}+*D*+*L*)		7,6	–	–

Оценки запасов G_{max} лежали в пределах 76-196 г/м^2 и выше (в горных степях). Запасы надземной мортмассы варьировали очень сильно, от 60 до 450 г/м^2, и определялись степенью пастбищной нагрузки. Чем выше нагрузка, тем меньше сохраняется подстилки и ветоши. Запас живых подземных органов – довольно устойчивая величина, он менялся в слое почвы 0-20 см от 1000 до 1400 г/м^2. Запас мертвой подземной массы варьировал очень широко – от 570 до 2600 г/м^2 в слое почвы 0-20 см. Такое широкое варьирование связано, вероятно, с внутрисезонной и погодичной динамикой процесса разложения мортмассы. Общие запасы растительного вещества, в том числе в слое почвы 0-20 см, в настоящих степях менялись от 1500 до 3300 г/м^2, т.е. немногим более, чем в два раза.

Очень сильно варьировали все параметры, характеризующие структуру растительного вещества. Запас *B* мог превышать G_{max} в 5,5-12 раз, прежде всего в зависимости от величины запаса зеленой фитомассы, который значительно менялся в сезоны, разные по увлажнению. Величина *V/B* лежала в пределах 0,5-2,4. Такое неустойчивое поведение данного параметра свидетельствует о постоянном изменении условий минерализации подземных растительных остатков, которые то накапливаются ($V > B$), то, быстро минерализуясь, так резко снижают свою массу, что *B* становится выше *V*. Отношение запасов подземного и надземного растительного вещества определяется, в первую очередь, пастбищной нагрузкой. Легкая нагрузка способствовала накоплению подстилки и ветоши, в связи с чем отношение

подземной растительной массы к надземной колебалось в пределах 5-6; сильная нагрузка резко снижала запасы надземной мортмассы и отношение поднималось до 12-18.

Некая «средняя» настоящая степь с умеренной пастбищной нагрузкой характеризуется достаточно высокими запасами G_{max} и (D+L), почти равными величинами B и V и общим запасом растительного вещества около 3000 г/м^2.

Запасы зеленой фитомассы в среднем не превышают 120 г/м^2 и эти запасы в 10 раз меньше запасов живых подземных органов. Запасы подземных растительных остатк4ов близки по своей величине к запасам B.

Сухие степи на каштановых почвах представлены змеевиково-ковыльными, ковыльно-мелкодерновинно злаковыми типами сообществ, в которых доминируют *Stipa krylovii, Cleistogenes squarrosa, Koeleria cristata, Stipa orientalis, Poa botriocdes, Agropyron cristatum*. Обычны змеевиково-житняково-ковыльные и злаково-лапчатковые-полынные ассоциации.

К супесчаным и светло-каштановым почвам приурочены опустыненные степи, характеризующиеся низкотравным разреженным травостоем, где доминируют *Nanophyton erinacium, S.glareosa, S.krylovii, Artemisia frigida*.

Исследовались две серии пастбищ: на склонах останцов и на террасах рек. Пастбищные сукцессии в сухих степях изучали в динамике в 1998–2000 гг. и через 10 лет в 2008–2010 гг. Было выбрано восемь пастбищных участков с разной историей и нагрузкой: четыре пастбища с перевыпасом, два восстанавливающихся с переменным режимом выпаса и одно, находящееся в стабильной стадии сукцессии при неизменном в течение многих лет, щадящем зимнем выпасе (табл. 45). Таким образом, набор ключевых участков репрезентативен.

Таблица 45

Характеристика пастбищных ключевых участков

Ключевой участок	Рельеф, местоположение	Почва	Тип сукцессиии ее стадия	Характер выпаса	Доминанты на начало сукцессии
Эрзин	Первая терраса реки	Аллювиальная дерновая суглинистая*	Деградирующая, III стадия	Круглогодичное пастбище с тяжелым выпасом	*Artemisia frigida, Potentilla acaulis, Cleistogenes squarrosa*
Морен	Коренная терраса реки	Аллювиальная дерновая суглинистая	Деградирующая, сменившаяся на восстановитель-ную	Круглогодичное пастбище с перевыпа-сом, сменившимся на нулевой выпас	*Artemisia frigida, Carex duriuscula, Cleistogenes squarrosa*
Ямаалыг	Южный склон останца	Каштановая супесчаная	Восстанови-тельная, сменившаяся на деградирующую	Пастбище со сменой пастбищной нагрузки	*Stipa krylovii, Cleistogenes squarrosa, Artemisia frigida*
Чоогей	Юго-восточный склон останца	Каштановая суглинистая	Восстановительная, сменившаяся на дегра-дирующую	Пастбище переменой пастбищной нагрузкой	*Stipa krylovii, Agropyron cristatum, Cleistogenes*

					squarrosa
Ончалаан	Южный склон останца	Каштановая щебнисто-песчаная	Стабильная стадия	Зимнее пастбище с умеренным выпасом	*Stipa krylovii, Artemisia frigida, Cleistogenes squarrosa*
Цугер-Элис	Транс-аккумулятивная на склоне песчаной гряды	Каштановая среднемощная супесчаная	Обратимый характер сукцессии	Слабый переменный 2,6 га/овца	*Stipa krylovii, Agroppyron repens, Koeleria prostate, Cleistogenes squarrosa*
Тере-Холь	Пологая вершина грядово-песчаеного холма	Светло каштановая маломощная супесчаная	Деградирую-щая	Летний сильный выпас 0,4 га/овца	*Thymus mongolica, Artemisia frigida, Potentilla acaulis, Cleistogenes squarrosa*

* Типы почв определены С.С. Курбатской.

Все почвы сухих степей отличаются низкими запасами органического вещества (табл. 46)

Таблица 46

Запасы $C_{орг}$ в различных слоях почвы, т/га

Глубина отбора, см	Эрзин	Морен	Ямаалыг	Чоогей	Ончаалан	Цугер-Элис	Тере-Холь
2-12	5,7	10,3	9,6	12,8	5,8	8,9	0,6
12-22	4,4	8,8	6,5	12,2	8,8	6,5	0,5
22-35	4,2	1,6	1,7	2,2	1,7	5,7	0,5

Изменение запасов растительного вещества в ходе сукцессии на различных пастбищах

Мы изучали сухие степи Тувы под различной пастбищной нагрузкой при их восстановлении или постоянном использовании в два периода – 1998-2000 и 2008-2010 гг. [Степи Центральной Азии, 2002].

Пастбище Эрзин (50°15′ с.ш. 95°09′ в.д.) расположено на первой террасе р. Эрзин, на каштановой, аллювиальной супесчаной почве. Круглогодичное пастбище с тяжелым выпасом (менее 0,5 га на 1 овцу), Ш степень деградации. Доминанты на начало наблюдений: *Artemisia frigida, Potentilla acaulis, Cleistogenes squarrosa*. Усредненные данные о величинах фитомассы и продукции представлены в табл. 47.

Таблица 47

Фитомасса и чистая первичная продукция на пастбище Эрзин

Показатель	Первый период			Второй период		
	1998	1999	2000	2008	2009	2010
Запасы, г/м², корни в слое почвы 0-20 см						
G_{max}	51	34	48	56	48	37

D+L	93	58	56	96	89	37
B	1093	450	646	1146	574	733
V	1058	1325	863	1206	1440	944
Чистая первичная продукция, г/м^2·год						
ANP	51	75	48	56	77	41
BNP	630	475	694	784	549	606
NPP	681	550	742	840	626	647

На постоянную нагрузку пастбище отвечает близостью запасов живой и мертвой фитомассы и практически постоянными величинами *ANP* и *BNP*. Необходимо отметить, что пастбище Эрзин, несмотря на сильный пастбищный пресс, не деградирует до сбоя. Оно не менее 30 лет находится на III стадии дигрессии, сохраняя свой видовой состав. Причина устойчивости – постоянство нагрузки и режима использования.

Пастбище Морен (50º32’ с.ш.; 95º37’ в.д.) представляет собой сухую степь на террасе. Почва каштановая, аллювиальная, суглинистая. Растения разбросаны мелкими пятнами по выбитой степи (*Artemisia frigida, Carex duriuscula, Cleistogenes squarrosa*). Восстановление началось в 1998 г. при нулевой нагрузке и шло быстрыми темпами. Учет проводили три раза в сезон, в таблице 48 приведены средние значения за год.

Таблица 48

Восстановление фракций фитомассы и чистой первичной продукции на пастбище Морен

Показатель	Первый период			Второй период		
	1998	1999	2000	2008	2009	2010
Запасы, г/м^2, корни в слое почвы 0-20 см						
G_{max}	–	36	72	108	115	105
D+L	–	43	107	178	250	220
B	–	218	430	1758	1383	789
V	–	1990	670	1706	1984	1443
Чистая первичная продукция, г/м^2·год						
ANP	–	72	140	310	212	171
BNP	–	–	–	2424	1528	714
NPP	–	–	–	*2734*	3640	885

Пастбище Ямаалыг (50º14’ с.ш.; 94º45’ в.д.) расположено на южном склоне останца. Сукцессия идет от деградированного пастбища к пастбищу с недовыпасом (табл. 49), который в 2010 г. сменился резким перевыпасом.

Таблица 49

Фитомасса и чистая первичная продукция на пастбище Ямаалыг (величины (*D+L*), *B* и *V* – средние за год)

Показатель	Первый период			Второй период		
	1998	1999	2000	2008	2009	2010

Запасы, г/м^2, корни в слое почвы 0-20 см						
G_{max}	74	89	92	108	85	52
D+L	172	174	207	275	362	349
B	1505	779	1079	2003	1528	1031
V	1648	1756	1430	2572	2522	1776
Чистая первичная продукция, г/м^2·год						
ANP	153	145	124	128	188	199
BNP	2014	452	451	1887	2448	272
NPP	2167	637	575	2015	2636	471

Пастбище не менее 30 лет было под сильной нагрузкой (0,3 га на 1 овцу). В травостое отмечалось почти полное выпадение дерновинных злаков, замена их корневищной осочкой и полукустарничками. Изучение началось с 5-го года восстановительной сукцессии. С 1998 по 2010 гг. нагрузка была минимальной: круглогодично 10 га на 1 овцу.

На участке Ямаалыг в видовом составе и структуре доминирования произошли большие изменения. В 1998-2000 гг. основными доминантами были крупнодерновинные злаки – ковыль Крылова, житняк гребенчатый и мелкодерновинный злак – змеевка растопыренная. Доля полыни холодной составляла 10%, карагана входила в число субдоминантов. За десятилетие состав доминантов полностью изменился, доли ковыля и змеевки уменьшились втрое; полынь холодная выпала из числа доминантов. В травостое господствовали *Festuca valesiaca* и *Caragana pygmae*. Пастбище зарастало караганой в связи с недовыпасом. Для улучшения пастбища необходимо повысить нагрузку.

Пастбище Чоогей (50º11’ с.ш.; 94º55’ в.д.) расположено на восточном склоне останца, почва каштановая, суглинистая. Степь до 1995 г. много лет находилась под сильной пастбищной нагрузкой – 0,25 га на 1 овцу. Наши наблюдения начались на четвертый год (1998 г.) смены сильной нагрузки на очень легкую: 10 га на 1 овцу круглогодично. С 2008 г. нагрузка усилилась. Пастбище использовалось летом и зимой с нагрузкой 3,3 га на 1 овцу, доминировали – *Stipa krylovii, Agripyron cristatum, Cleistogenes squarrosa*. Усредненные за год данные о фитомассе и продукции представлены ниже (табл. 50).

Таблица 50

Фитомасса и чистая первичная продукция на пастбище Чоогей

Показатель	Первый период			Второй период		
	1998	1999	2000	2008	2009	2010
Запасы, г/м^2, корни в слое почвы 0-20 см						
G_{max}	100	70	124	115	105	123
D+L	199	137	206	195	232	215
B	1133	608	739	1804	1472	862
V	1373	1981	1143	2540	2188	1696

Чистая первичная продукция, г/м^2·год						
ANP	74	115	92	113	308	151
BNP	488	1183	1140	1846	1908	630
NPP	562	1298	1232	1959	2216	781

Погодичный анализ двух периодов показал, что начавшаяся в 1995 г. сукцессия восстановления продолжалась в сторону увеличения обилия житняка и тонконога, снижения доли полыни холодной и исчезновением непоедаемой лапчатки бесстебельной.

Мы рассмотрели три пастбища, на которых нагрузка менялась от высокой до низкой и очень низкой. Сукцессия, хорошо описывалась сменой доминирующих видов растений. В то же время запасы фитомассы, в особенности *B* и *V*, менялись незакономерно и практически непредсказуемо.

Далее мы рассмотрим два пастбища, на одном из них нагрузка была очень высокой, на другом низкой, но сила нагрузки на пастбищах не менялась в течение многих лет.

Пастбище Ончаалан (50°15′ с.ш. 94°55′ в.д.) – редкий случай длительного (не менее 50 лет) использования при постоянной нагрузке (1,2 га на 1 овцу) и неменяющемся, всегда зимний, режиме выпаса. Наблюдения 1994-2012 гг. показали, что видовой и доминантный состав травостоя с годами не меняется. [Кыргыс, 2004; Самбу, 2013].

Довольно стабильны на устойчивом пастбище и показатели биотического круговорота (табл. 51). Их изменения зависят от водного и температурного режима года.

Таблица 51

Фитомасса и чистая первичная продукция на пастбище Ончаалан

Показатель	Первый период			Второй период		
	1998	1999	2000	2008	2009	2010
Запасы, г/м^2, корни в слое почвы 0-20 см						
G_{max}	109	98	67	117	123	105
D+L	154	333	248	192	328	255
B	668	641	843	1872	1480	990
V	1862	1469	841	2571	2173	1763
Чистая первичная продукция, г/м^2·год						
ANP	216	284	92	185	366	169
BNP	1336	1412	414	1800	1505	717
NPP	1552	1696	506	1985	1871	886

Не имея подробных гидротермических данных каждого года, трудно разглядеть причинно-следственные связи между погодными условиями и величинами запасов живых корней и подземной продукцией. На каждом пастбище наблюдается свой тип динамики *G, B* и *BNP*. И только в 2010 г. на четырех пастбищах – Морен, Ямаалыг, Чоогей и Ончаалан –

отмечено резкое снижение величин *B* и *BNP*. В незначительной степени понижены также значения G_{max}. Вероятно, предыдущая осень и весна были очень засушливыми в связи с чем понизились запасы *G, B* и величина *BNP*.

Сезонная динамика запасов и величин продукции на примере пастбища Ончаалан за 3 года (1996-1998 гг.). Все три года максимум *G* приходится на лето, максимум (*D*+*L*) – в основном на осень. Максимальное количество *B* совпадает с максимумом *G*, т.е. прирост зеленой фитомассы и корней происходит одновременно в середин лета.

Максимальный запас мертвых подземных органов может сохраняться в течение года (1966 г.) в пять раз при переходе от осени к весне. Осенне-весенний период отличается неповторяющейся динамикой с осени к весне в 1965 и 1966 гг. одновременно отмирают старые корни и быстро нарастают живые.

Погодичная и сезонная динамика

Наблюдения в разное время года позволяют проследить динамику прироста и отмирания *G* и *B*. За основу взята динамика засов фитомассы на двух различных сухих степях Ончаалан и Цугер-Элис (табл. 52 и 53) и опустыненной – Тере-Холь. Ежегодная и сезонная динамика запасов и величин продукции рассмотрим на примере сухой степи Ончаалан за 1996-1998 гг. (табл. 52).

Во все три года 1996-1998 максимум G приходится на лето, максимум (*D*+*L*) – в основном на осень. Максимальное количество *B* совпадает с максимумом *G*. Это означает, что основной прирост зеленой фитомассы и подземных органов происходит в весенне-раннелетний период.

Величина запаса *V* от осени 1995 до осени 1996 гг. сохраняется, почти не меняясь, и резко падает к весне 1997 г. В 1997-1998 гг. запас *V* колеблется без видимых закономерностей. Динамка запасов *V* позволяет проследить направление двух процессов. Так с осени к весне (1995-1996 гг.) отмирают старые корни и величина *V* поднимается до 2415 г/м^2. Летом происходит минерализация *V*, запас мертвых подземных остатков снова увеличивается к осени 1996 г. С лета 1997 г. происходит процесс активной минерализации подземной мортмассы.

Таблица 52

Величины G_{max}, *ANP, BNP,* ΔV, ΔW в течение трех последовательных лет Ончаалан

	1996	1997	1998	Хср.
G_{max}, г/м^2	109	98	67	91
ANP, г/м^2·год	222	339	129	230
BNP, г/м^2·год	2079	1008	878	1322
ΔV, г/м^2·год	1637	350	1111	1033

ΔW, г/м^2·год	1334	2253	276	1287

Другая динамика наблюдается от осени 1997 г. к весне 1998 г. Новые корни быстро нарастают и тут же отмирают. Между динамикой запасов и величиной продукции нет ясной связи.

Величины G_{max}, *ANP и BNP* зарегистрированы в 1996 г., а максимальные величины *ANP* и *BNP* – в 1997 г. Таким образом, динамика запасов *G* и *B*, а также5 величины *ANP* и *BNP* характеризуется синхронностью, в то время как интенсивности процессов не имеют прямой временной связи с динамикой живой фитомассы в рассматриваемой степи.

Величины *ANP* могут в течение трех лет меняться в три раза, величины *BNP* – в 2,5 раза, интенсивность отмирания подземных органов – в 4,7 раза, минерализация подземной мортмассы – в 8 раз. Продукционные процессы, как показывает материал, имеют бóльшую степень организованности, чем деструкционные.

Подобная динамика запасов фитомассы за два года проводилась также в сухой степи Цугер-Элис (табл. 53).

Таблица 53
Внутрисезонная и сезонная динамика запасов и величин продукции на примере сухой степи Цугер-Элис за три года

Показатель		1996	1997			1998		
		осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень
G		65	85	124	45	54	88	46
D		55	52	87	106	79	45	72
L		9	128	160	210	102	139	127
B	слой почвы 0-20 см	336	314	852	670	810	1509	1515
V		3576	900	1230	1308	990	1164	2072
ANP			127			125		
BNP			908			1897		
ΔV		2676						
ΔW			104			408		

В 1997 г. Максимальные запасы *G* и *B* совпадали и приходились на лето. В 1998 г. динамика была другой. От лета к осени запас *G* уменьшился в два раза, а подземные органы продолжали расти. Их прирост с лета по осень составил 912 г/м^2. Следовательно, в разные по гидротермическим условиям годы динамика роста надземной и подземной фитомассы может значительно отличаться. Величины *ANP* в оба года близки, в то время как величины *BNP* отличаются в два раза.

Опустыненная степь Тере-Холь

В 1997 г. запас *G* был почти равен постоянным, в 1998 г. он непрерывно снижался от весны к осени. Запас *B* мало отличался в период осень 1996 – весна 1997. Запас *B* достиг максимума в 1997 г. летом; в 1998 г., когда величина *G* снизилась. К осени количество живых подземных органов уменьшилось (табл. 54).

Таблица 54

Внутрисезонная и сезонная динамика запасов и величин продукции на примере опустыненной степи Тере-Холь за три года

Показатель		1996	1997			1998		
		осень	весна	лето	осень	весна	лето	осень
G		6	62	64	66	94	79	37
D		24	33	33	68	106	78	68
L		33	66	60	137	76	24	15
B	слой почвы 0-20 см	205	116	402	161	478	685	399
V		2593	765	850	560	872	508	908
ANP			179			108		
BNP			371			1300		
Δ*W*			310			864		

Таким образом, за три года зависимость величин *G* и *B* не выявлена. Отмирание подземных органов было интенсивно с осени 1997 г. до весны 1998 г. При небольшой разнице в величинах *ANP* подземная продукция 1998 г. была в 3,5 выше, чем в 1997 г.

Мы вновь отмечаем отсутствие синхронности в образовании надземной и подземной фитомассы.

Сухая опустыненная степь Дагестана

Объект исследований расположен на Терско-Сулакской низменности, находящейся между реками Терек и Сулак в их нижнем течении. Территория сложена в основном песчано-глинистыми толщами морских каспийских осадков, перекрытых современными аллювиальными наносами, а по границе с предгорьями близко к поверхности выходят более древние четвертичные породы, покрытые шлейфом делювиальных суглинков [Солдатов, 1955].

На небольшом пространстве от берега моря до предгорий (40 км по прямой) в зависимости от геоморфологических, гидрологических и почвенных условий формируются различные типы растительности: литоральная, плавни, болотистые луга, лиманные и аллювиальные луга, сухие степи предгорий [Чиликина, Шифферс, 1962]. Изучаемый участок

сухой степи расположен на слегка наклонной вершине гряды на высоте 100 м над ур. м. в юго-западной части Терско-Сулакской низменности, на границе с предгорьями.

Климат Терско-Сулакской низменности относится, по М. Б. Гренадеру [1972], к переходному типу от степного к полупустынному с жарким летом (средний максимум июля 28,7— 36,0°С) и теплой зимой (средний минимум января колеблется от - 3,5 до - 5,5°). Продолжительность вегетационного периода 196—234 дня; первые заморозки бывают в ноябре, последние — в марте. Летом господствует солнечная погода. По данным Дагестанской гидрометобсерватории радиационный баланс составляет 92,8 ккал/(см^2 · год). Наибольшие величины радиационного баланса (13—14 ккал/см^2) приходятся на июнь и июль.

Максимум осадков (100—160 мм) приходится на летне-осенний сезон, однако вегетационный период отличается значительным превышением испаряемости над количеством выпавших осадков, т. е. выраженным отрицательным балансом увлажнения (минус 270—325 мм за период июнь — август) [Гренадер, 1972]. Сочетание дефицита влажности воздуха и значительной скорости ветра создает условия атмосферной засухи. В годы наших исследований осадков было значительно меньше по сравнению со среднемноголетней величиной. Наиболее благоприятным по гидротермическим условиям был 1982 г. Малым количеством осадков и длительным засушливым периодом отличались 1983 и 1984 гг. (табл. 55).

Таблица 55
Гидротермическая характеристика сухой степи в 1981 — 1985 гг.

Показатель	1981	1982	1983	1984	1985
$\sum t°_B > 10°C$	3729	3867	4557	4183	3882
Сумма осадков, мм					
годовая	266	272	248	216	229
январь — апрель	62	85	58	97	74
апрель — май	58	52	54	37	56
Температурв почвы в мае, °С, в слое (см)					
0 — 20	20,6	19,0	26,6	28,0	23,0
20 — 40	18,8	17,0	25,4	25,0	21,0
Влажность почвы в мае, %, в слое (см)					
0 — 20	12,9	9,7	9,2	6,0	Не опр.
20 — 40	10,7	20,6	10,5	12,1	»

Почва изучаемого участка сухой степи — каштановая средне суглинистая незасоленная маломощная, сформированная на делювии карбонатного песчаника. Влагу получает за счет атмосферного увлажнения, характеризуется непромывным водным режимом.

Степная экосистема, являющаяся объектом наших исследований, по карте растительности Дагестанской АССР [Чиликина, Шифферс, 1962] относится к сухим опустыненным разнотравно-

полынно-злаковым степям, являющимся ландшафтным типом растительности нижней полосы предгорий и подгорных покатостей Дагестана в пределах от 100 до 600 м над ур. м.

Основными компонентами травостоя являются дерновинные многолетние длительновегетирующие мезоксерофитные злаки: ковыли — *Stipa capillata*, *S. pennata*, тонконог гребенчатый — *Koeleria cristata*, житняк гребенчатый — *Agropyron cristatum*, типчак валезийский — *Festuca valesiaca*. Большая роль в составе травостоя принадлежит полыни таврической — *Artemisia taurica* (ксерофитный стержнекорневой полукустарничек, относящийся к позднелетней фенологической группе развития). Характерной особенностью этих степей является обильное участие в составе травостоя однолетних растений — весенних и летних эфемеров и эфемероидов: бурачка чашечного — *Alyssum calycinum*, ясколки даурской — *Cerastium davuricum*, тимофеевки метельчатой — *Phleum paniculatum*, люцерны малой — *Medicago minima*, пажитника дугообразного — *Trigonella arcuata*, вульпии реснитчатой — *Vulpia ciliata*, вероники полевой — *Veronica arvensis*, фиалки полевой — *Viola arvensis*. В благоприятные годы очень обилен многолетний коротковегетирующий мятлик луковичный — *Poa bulbosa*. В составе разнотравья преобладают многолетние ксерофильные виды: шалфей крупноцветный — *Salvia tomentosa*, тысячелистник — *Achillea micrantha*, дубровник настоящий — *Teucrium polium*, рогач песчаный — *Ceratocarpus arenarius*, гвоздика — *Dianthus pallidiflorus*. Всего насчитывается около 40 видов растений [2].

Наблюдаемый участок степи, согласно классификации стадий пасквальной дигрессии И. К. Пачоского (цит. по [Лавренко, 1940]), может быть отнесен к переходному типу дигрессии — от стадии угасания ковылей к стадии тонконогового сбоя; основанием для этого является небольшая доля в составе травостоя ковылей, увеличение доли тонконога, типчака и большое участие полыни таврической. В настоящее время степь используется как овечье пастбище с умеренной нагрузкой. В благоприятные годы проективное покрытие в период максимального развития травостоя (май — начало июня) достигает 80%, в неблагоприятные годы составляет 50—60%. Задернованность почвы сравнительно слабая. Травостой 4-ярусный. Высота первого яруса 30—35 см, второго — 20—30, третьего — 15—20, четвертого — 5—10 см.

Структура растительного вещества и продукция. Изучаемая экосистема, находящаяся у нижней границы распространения сухой степи, смыкается с прикаспийской эфемерово-полынной полупустыней и несет в себе некоторые общие с ней черты во флористическом составе, строении, ритме развития отдельных видов растений [Чиликина, 1960]. Это отражается на характере продукционного процесса и величине чистой первичной продукции.

---

[2] Видовой состав растений определен Н. А. Яруллиной.

Исследования проводили в 1981—1985 гг. Участки, с которых отбирались пробы, огораживались до начала вегетации и были недоступны для овец. Каждый год огораживались новые участки. Запасы зеленой фитомассы, ветоши, подстилки, корней определяли в динамике в 10-кратной повторности; *G, D* и *L* — методом укосов с учетных площадок по 1 м^2, а (*B* + *V*) — методом монолитов площадью 10 × 20 см с глубиной отбора 0—20 и 20—40 см.

Динамика запасов фитомассы определяется биологическими, экологическими и фенологическими особенностями различных групп растений, слагающих фитоценоз, а также климатическими условиями, Наиболее благоприятным для развития фитомассы по сочетанию климатических факторов (количеству атмосферных осадков, температуры воздуха, температуры и влажности почвы) был 1982 г.; близким к нему, но с прохладным весенним и продолжительным теплым осенним периодом — 1985 г. Сильной засухой отличались 1983 и 1984 гг.

Охарактеризуем динамику растительного вещества по данным 1982—1984 гг. (табл. 56-59). В 1982 г. максимальный запас зеленой фитомассы приходился на середину мая (рис. 7). Он складывался в основном за счет злаков (55%) и мезофитного разнотравья (16%) весеннего ритма развития (эфемеров и эфемероидов), использующих весенний запас влаги в верхнем слое почвы. Полынь составляла в этот период 26%. С наступлением засушливого периода (июнь — июль) из травостоя выпадают бобовые, резко сокращается запас зеленой фитомассы злаков и разнотравья за счет перехода в ветошь растений весеннего ритма развития. Полынь таврическая — типичный ксерофит, относящийся к позднелетней фенологической группе, характеризуется растянутым периодом вегетации, однако ее интенсивный рост происходит обычно до наступления летнего засушливого периода [Унчиев, 1960]. В 1982 г. более 80% G_{max} полыни сформировалось до середины июля. В сентябре после понижения температуры воздуха и выпадения осадков нарастание фитомассы полыни возобновилось. Доля полыни в октябрьском запасе фитомассы составила более 90%.

Таблица 56
Динамика запасов растительного вещества в сухой степи Дагестана в 1982 г., г/м^2

Компонент	14.V	23.VI	21.VII	21.VIII	17.IX	20.X
G	173,9	164,3	137,9	113,7	133,8	139,7
в том числе:						
полынь	45,0±3,6	108,7±5,2	113,7±5,3	102,6±5,3	123,5±7,8	131,1±4,8
злаки	95,8±3,2	34,1±1,7	19,8±1,7	8,3±1,9	9,3±1,9	7,4±1,9
бобвые + разнотравье	33,1±1,9	21,5±2,5	4,4±0,8	2,8±0,4	1,0±0,3	1,2±0,4
Pr (полыни)	29,3±2,9	24,8±1,9	21,1	12,9	Не опр.	21,6
D	21,6±1,8	70,3	75,3±3,6	52,3±2,7	71,5±2,7	57,5±1,8
L	49,5±2,4	92,9±3,1	92,3±2,8	68,8±3,8	87,9±3,8	19,4±1,4

Надземная масса (*G*+*Pr*+*D*+*L*)	274,3	352,3	326,6	247,7	293,2	238,2
Подземная масса в слое почвы, см						
0 — 20:						
B	757	466	260	330	348	251
V	377	291	224	184	308	243
B+*V*	1134	756	484	514	656	494
20 — 40:						
B	75	101	26	35	59	51
V	20	28	26	39	47	87
B+*V*	95	129	52	74	106	138

Таблица 57

Динамика запасов растительного вещества в сухой степи Дагестана в 1983 г., г/м^2

Компонент	22.III	28.IV	31.V	6.VII	9.VIII	15.IX	18.X
G	3,2	42,8	57,1	43,7	20,3	20,1	24,6
в том числе:							
полынь	0*	25,1±1,1	55,5±2,5	43,7±3,5	20,3±1,1	19,1±0,8	24,6±2,0
злаки	0*	14,5±1,7	1,2±0,3	0	0	1,0±0,4	0
бобвые + разнотравье	3,2±0,3	0,5	0	0	0	0	0
D полыни	91,4±2,9	42,5±4,8	77,3±6,6	90,7±4,9	65,6±4,3	74,4±3,1	69,9±3,0
остальных видов	0	28,7±1,2	8,6±1,6	6,7±2,0	5,6±1,4	5,2±1,0	5,1±1,3
L	23,6±1,0	36,1±2,1	65,1±2,2	86,7±2,7	100,3±2,8	65,4±1,2	31,1±1,7
Надземная масса (*G*+*D*+*L*)	118,2	150,1	208,3	221,8	191,8	160,1	130,5
Подземная масса (B+V) в слое почвы, см							
0 — 20:	354±21	Не опр.	Не опр.	555±51	438±41	595±38	532±22
20 — 40	62±4	»	»	54±5	88±4	137±15	83±6
0 — 40	416	»	»	609	526	732	615

* Начало отрастания

Таблица 58

Динамика запасов растительного вещества в сухой степи Дагестана в 1984 г., г/м^2

Компонент	28.III	24.V	22.VI	19.VII	22.VIII	20.IX	22.X
G	0*	30,0	58,8	68,8	111,0	103,6	118,5
D полыни	53,4±1,4	Не опр.	40,6±1,0	66,3±3,0	31,6±0,9	24,8±2,2	20,0±3,3
остальных видов	0	»	14,0±0,2	6,3±1,1	6,5±0,6	0,8±0,0	1,8±0,1
L	22,5±0,5	»	86,3±2,5	85,3±4,3	60,4±0,7	33,4±0,2	24,1±2,4
Надземная масса (*G*+*D*+*L*)	75,8	»	199,6	226,6	209,6	162,7	164,5
Подземная масса (B+V) в слое почвы, см							
0 — 20:	353±1	477±14	740±40	730±35	815±14	370±8	351±13
20 — 40	156±8	119±7	94±5	153±1	140±9	48±9	42±6
0 — 40	509	596	834	883	955	418	393

* Начало отрастания

Таблица 59

Средние по сезону запасы растительного вещества в сухой степи Дагестана, г/м^2

Год	G_{av}	D	L	B	V	$B+V$	$G_{av}+B$	$D+L+V$	$G_{av}+D+L$	$G_{av}+D+L+B+V$
1981	113	180	195	Не опр.	Не опр.	882	Не опр.	Не опр.	488	1370
1982	131	78	69	410	362	772	541	509	278	1050
1983	34	83	58	Не опр.	Не опр.	580	Не опр.	Не опр.	175	755
1984	67	45	52	»	»	656	»	»	164	820
1985	112	23	29	403	398	801	515	450	164	965
Среднее	91	82	81	—	—	738	—	—	254	992

Примечание. Подземная масса определена в слое почвы 0—40 см.

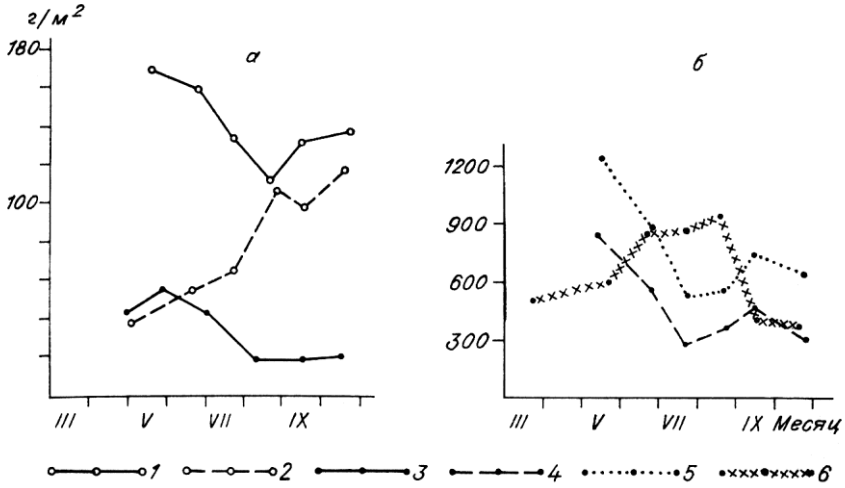

Рис. 7. Динамика запасов растительного вещества в сухой опустыненной степи Дагестана. а—надземная; б — подземная. I — G в 1982 г., 2 — G в 1983 г., 3— G в 1984 г., 4 — B в 1982 г., 5 — (B + V) в 1982 г., 6 — (B + V) в 1984 г.

В 1983 г. сочетание недостатка влаги и высоких температур воздуха и почвы весной создало неблагоприятные условия для развития эфемеров и эфемероидов. Зеленая фитомасса в конце апреля составляла всего 42,8 г/м^2 (см. табл. 57). Высокая температура и низкая влажность почвы в мае ускорили отмирание весенних мезофитов и мезоксерофитов. Фитомасса полыни оказалась максимальной в конце мая, так как засушливые условия почти всего периода вегетации затормозили дальнейший рост. Кустистость полыни была слабой, с наступлением летней жары подсыхали и опадали листья и завязавшиеся цветочные бутоны, в результате чего запас G полыни снижался вплоть до октября. Небольшой прирост в сентябре дали зеленые прикорневые листья типчака. После понижения температуры в октябре до 19°C и выпадения осадков (54 мм) фитомасса полыни вновь несколько увеличилась.

В 1984 г. неблагоприятные погодные условия весеннего периода также подавили рост растений весеннего ритма развития (см. табл. 58, рис. 7). Начиная с июня и до конца сезона,

фитомасса сообщества на 95—98% была представлена полынью. Рост полыни продолжался в течение всего сезона, и запас *G* полыни достиг максимума в октябре.

Таким образом, динамика зеленой фитомассы в сухой опустыненной степи при благоприятных погодных условиях характеризуется двумя максимумами — весенним, обусловленным интенсивным ростом растений весеннего ритма развития, и осенним, связанным с максимальным накоплением фитомассы полыни таврической. В сезоны с сухой весной развитие эфемеров и эфемероидов подавляется, кривая запаса *G* имеет один максимум, создаваемый полынью в середине или конце сезона.

Динамика запасов ветоши и подстдлки связана с динамикой запаса зеленой фитомассы. Запас *D* увеличивался в июне — июле вслед за отмиранием фитомассы эфемеров и видов весеннего ритма развития. Второй, меньший, максимум наблюдался в конце летнего засушливого периода (август), во время которого происходило отмирание зеленых частей растений раннелетнего ритма развития. Процесс образования ветоши сопровождался одновременным ее переходом в подстилку. Весенние (или раннелетние) максимумы запасов *D* и *L* совпадали, осенью интенсивное образование ветоши сопровождалось усиленным разложением подстилки.

Динамика запасов подземных органов в общих чертах повторяла динамику запасов зеленой фитомассы, также образуя в благоприятные сезоны два максимума: весенний (или раннелетний) и осенний (см. рис. 7). Первый совпадал по времени с G_{max}. В этот период в структуре подземных органов преобладали тонкие корни эфемеров, эфемероидов и мелкодерновинных злаков весеннего ритма развития, сосредоточенные большей частью в слое почвы 0—20 см. Осенний максимум корневой массы совпадал с фазой бутонизации полыни и был обусловлен в ооновном приростом ее корней. В сухие вегетационные сезоны наблюдался лишь один, позднелетний, максимум; весенний максимум отсутствовал в связи с подавлением роста эфемеров и эфемероидов.

Вертикальное распределение подземной массы в почвенной толще неравномерно: в слое почвы 0—10 см сосредоточено 56%, 0—20 см — 75, 0—40 см — 92% от запаса подземной массы в слое почвы 0—70 см.

Анализ среднегодовых запасов различных фракций растительного вещества позволил выявить их динамику по годам. В благоприятные годы средние запасы G могут достигать 130 г/м^2. В засушливый 1984 г. запас G_{av} снизился в два раза, а в очень засушливый 1983 г. — в 4 раза. Среднегодовые запасы *D* зависят от состояния травостоя в предыдущем году и от погодных условий текущего года: в 1981 и 1982 гг., которым предшествовали годы с высоким G_{max}, запасы *D* были выше, чем в 1984 и 1985 гг., которые следовали за годами с более

низкими величинами G_{max}. Более высокий запас *D* в 1983 г. по сравнению с 1982 г. объясняется тем, что в условиях засухи 1983 г. происходило интенсивное подсыхание и переход в ветошь зеленых частей всех растений в течение всего летнего периода. Запас (*B* + *V*) закономерно увеличивался с ростом G_{max}, будучи выше во влажные и ниже в сухие годы. Общий запас подземного и надземного растительного вещества в экосистеме сухой степи в среднем за 5 лет составил 992 г/м^2.

Средняя величина G_{max} сухой степи Дагестана (см. табл.59) близка к таковой для сухих степей Херсонской области, Казахстана, Алтая и низкотравных прерий США (Колорадо) [Базилевич, 1962; Титлянова и др., 1983]. Запасы подземной массы в сухой степи Дагестана ниже, чем в сухих степях других регионов, и приближаются к запасам в полупустынных фитоценозах. В эфемерово-белополынной ассоциации Терско-Кумской низменности G_{max} меняется от 87 до 269 г/м^2, (*B* + *V*) в слое 0—40 см — от 810 до 1530 г/м^2 [Яруллина и др., 1978]. В полынно-солянково-эфемерных ассоциациях подгорных равнин Азербайджана при G_{max} 277—365 г/м^2 в средней зоне и 214—325 г/м^2 в верхней зоне масса подземных органов в слое 0—40 см составляет 589 — 955 и 505 - 1395 г/м^2 соответственно [Абдуев, 1978].

По нашим наблюдениям в годы с благоприятными погодными условиями величина $B_{ср.}/G_{av}$ составила 3,1 и 3,6; величина B_{max}/G, где *G* запас фитомассы в момент B_{max}, была выше — 4,4. По сравнению с настоящими и сухими, но более северными степями отношение *B7/G* в сухих опустыненных степях Дагестана понижено, что связано с изменением состава доминантов в сообществе.

Чистая первичная продукция сухой степи Дагестана в зависимости от климатических условий года может колебаться почти в 3 раза, причем подземная продукция подвержена большим колебаниям, чем надземная (табл. 60). В среднем за 5 лет чистая первичная продукция сухой степи составила 1117 г/м^2 · год. На долю надземной продукции приходилось в среднем 23%. Несмотря на большие колебания величины *NPP*, отношение *BNP/ANP* оказалось достаточно стабильным, что свидетельствует о постоянстве доли ассимилятов, поступающих из листьев в корни при разных гидротермических режимах вегетационных сезонов.

Таблица 60
Показатели продукционного процесса в сухой степи Дагестана

Год	Продукция, г/(м^2·год)			*BNP/ANP*	Запасы, г/м^2	
	ANP	*BNP*	*NPP*		G_{max}	$(B+V)_{max}$
1981	287	988	1275	3,4	184	1100
1982	322	1056	1388	3,2	174	1230
1983	142	441	583	3,1	57	730
1984	155	532	678	3,4	119	960

1985	335	1319	1654	3,9	200	1260
Среднее	250	867	1117	3,5	147	1060

Следует отметить, что во все годы исследований *ANP* была выше G_{max} в 1,3—2,5 раза, в среднем — в 1,7 раза. Запас $(B + V)_{max}$ был очень близок к величине *BNP* во влажные годы и превышал ее в 1,7 раза в сухие. Это превышение связано, вероятно, с более интенсивным отмиранием, но замедленным разложением корней в засушливые годы.

Анализ продукционного процесса в сухой опустыненной степи Дагестана позволяет выделить следующие его характерные черты: нарастание надземной и подземной фитомассы происходит наиболее интенсивно в весенний и раннелетний периоды. В середине лета (июль — август) продуцирование фитомассы замедляется или полностью прекращается даже в благоприятные годы. В осенний период оно возобновляется и интенсифицируется как в надземной, так и в подземной сфере. Первый пик надземной и подземной продукции создается растениями весеннего и раннелетнего ритма развития, значительная роль принадлежит эфемерам и эфемероидам. Второй пик продукции обязан в основном позднелетнему длительновегетирующему виду *Artemisia taurica*, доля участия которого в травостое сухой опустыненной степи велика. В отличие от степного типа ритмики продуцирования, выделенного Н. Г. Шатохиной и Т. А. Вагиной [1976], тип ритмики продукции сухих степей подгорных равнин Дагестана можно отнести к переходному «опустыненно-степному». Такой ритм продуцирования сохраняется для изучаемого типа сухой степи и при изменении погодных условий в разные годы, меняется лишь величина пиков.

Продукционный процесс в сухой степи Дагестана тесно связан с экологической переменчивостью, присущей всей степной зоне, которая проявляется в различии гидротермических условий разных лет. В условиях Дагестана такая экологическая контрастность выражена особенно резко. Многокомпонентный состав фитоценозов сухой опустыненной степи с набором групп растений различной экологии, фенологии и ритмов развития обусловливает широкое варьирование величины продукции в разные по погодным условиям годы. Величина *NPP* во влажные годы приближается к таковой для настоящих степей, в сухие годы понижается до уровня пустынных экосистем.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ

(Заключение)

Приступая к обобщению полученного разными авторами в долгосрочных наблюдениях величин, характеризующих продукционный процесс в травяных экосистемах, мы не пытались коротко повторить данные и их обсуждения авторами. Наша задача – ответить на два вопроса:

1. Есть ли единая модель развития зеленой фитомассы и живых подземных органов в различных травяных экосистемах или в одной и той же в разные годы.
2. Как долго живут живые подземные органы травянистых растений, т.е. установить величину *B/BNP* – время их оборота, равное среднему запасу живой подземной фитомассы, поделенному на среднюю величину продукции.

С этих двух точек зрения мы рассмотрели все доступные нам данные, включающие луга, остепненные луга, луговые степи, настоящие, сухие и опустыненные степи. Ниже представлен анализ, в основу которого положены различные данные о травяных экосистемах заповедных и под пастбищной нагрузкой [Базилевич, 1993; Степи Центральной Азии, 2002; Базилевич, Титлянова, 2008].

Луговые степи восточно-европейских лесостепей характеризуются очень высокой видовой насыщенностью, густым и высоким травостоем с господством плотно дерновинных степных злаков. Для этих степей характерно также участие *Festuca valesiaca, Koeleria cristata,* иногда *Stipa cappillata*. Основным эдификатором является *Stipa pennata*. Остепненные луга отличаются от луговых степей большим участием мезофитов. К типичным луговым степям относятся степи Курского заповедника. Эти степи тщательно изучены с ботанической и с продукционной точки зрения Н.И. Базилевич, А.А. Тишковым и Н.В. Семенюком. В отдельные годы 1972, 1981-1983 величина *G* варьирует от весны (апрель) к осени от 100 до 173 г/м^2. В другие годы величина *G* лежит в гораздо более узких пределах. Максимальная величина *G* обычно приходится на август, но иногда на июнь или июль.

Величина *B*[3] достигает максимума в середине лета. Прирост подземных органов слабо связан с максимальным приростом *G*. Так в 1972 г. прирост *G* с 15.V по 15.VII составил 180 г/м^2, а прирост подземных органов 327 г/м^2. С 15.VIII по 15.X прирост *G* не регистрировался, шло активное отмирание зеленой массы, в то же время прирост подземных органов составил 534 г/м^2, после чего последовало их быстрое отмирание.

Совсем другая динамика была в 1982 г. В течение сезона зарегистрировано два периода прироста. Первый пришелся на май-июнь: прирост *G* составил 714 г/м^2, прирост *B* – 177 г/м^2. Второй пик прироста состоялся с 18.VII по 18.VIII. Прирост *G* был всего 124 г/м^2, а прирост живых подземных органов достигал 964 г/м^2.

Таким образом, в луговой степи единая динамика прироста *G* и *B* не зарегистрирована. Отметим, что основное увеличение запаса *B* обычно приходится на август-сентябрь.

Пастбищная нагрузка влияет на запасы фитомассы и продукцию различным образом. G_{max} понижается даже при слабой нагрузке, средний по сезону запас *B* слегка повышается при слабой и средней нагрузке и уменьшается при сильной. Величина *ANP* падает в ряду «без нагрузки – слабая нагрузка», величина *BNP* повышается при слабой нагрузке и снижается при средней и сильной. Общая продукция *NPP* максимальна при слабой нагрузке и уменьшается при сильной нагрузке на 40%. Следует отметить, что авторы учли отчуждение травы пасущимися животными (табл. 61).

Таблица 61

Пастбищная нагрузка меняет приведенные соотношения

Показатели	Пастбищная нагрузка			
	Без нагрузки	Слабая	Средняя	Сильная
G_{max}	360	350	208	114
B	868	903	879	608
ANP	774	695	647	528
BNP	1700	1900	1370	1050
NPP	2474	2595	2017	1578

Пример динамики *ANP* и *BNP* в сообществе без пастбищной нагрузки относится к Западной Сибири, Новосибирская область (табл. 62). Зональная растительность Барабинской низменности – луговые степи – приурочена к высоким гривам. Атмосферное увлажнение недостаточно, кроме того, до 30% годовой суммы осадков скатывается вниз по склону, особенно в период снеготаяния.

[3] Величины *B* и *BNP* измеряли в слое почвы 0-40 см.

К вершине гривы приурочена разнотравно-бобово-злаковая ассоциация (т. 12а), чуть ниже по склону она меняется на злаково-бобово-разнотравную (т. 12б).

Таблица 62

Величины продукции за определенный период в течение года, г/м^2·период

Точка, год	Показа-тели	Периоды					
		Весенний до 02.VI	Ранне-летний 02.VI-03.VII	Средне-летний 03.VII-10.VIII	Поздне-летний 10.VIII-09.IX	Осенний 09.IX-30.IX	За год
т.12а, 1968	*ANP*	119	47	0	160	0	326
	BNP	130	30	670	0	0	830
т.12а, 1969	*ANP*	24	104	188	228	0	544
	BNP	-	-	385	700	0	1085
т.12б, 1971	*ANP*	41	196	87	0	22	352
	BNP	0	95	445	0	720	1260
т.12б, 1972	*ANP*	46	203	27	83	0	359
	BNP	0	194	164	0	435	793

Для ассоциации 12а наблюдения 1968 г. показали, что максимум *ANP* достигался ранней весной, в то время как максимум *BNP* приходился на август, когда прирост *G* отсутствовал. В следующем году максимумы *ANP* и *BNP* совпали в позднелетний период, и активный прирост надземных и подземных органов растений длился в июле-августе, с максимумом прироста *B* в августе.

В ассоциации 12б максимум *ANP* в 1971 г. достигался ранним летом, в то время как прирост подземных органов регистрировался дважды – в середине лета и осенью (в сентябре). В той же ассоциации в 1972 г. максимум надземной продукции пришелся на раннее лето, а максимум *BNP* – на осень.

Эти и другие подробные исследования авторов книги показали, что нет единой закономерности, описывающей продукционный процесс в течение сезона и в разные годы.

Максимальное развитие зеленых органов приходится на май-июнь, иногда на середину лета, а максимум *B* обычно достигается во второй половине лета, чаще всего осенью.

В луговых степях средние величины G_{max} составляют 260 г/м^2, величины *B* в слое почвы 0-40 см 1223 г/м^2. Средние величины *ANP* – 331 г/м^2·год. Все показатели продуктивности, кроме запаса живых подземных органов, выше в европейских луговых степях по сравнению с луговыми степями южной Сибири.

Мы не будем подробно разбирать продукционный процесс во всех сообществах – ограничимся основными результатами, приведенными в таблице, где экосистемы расположены в ряд по увлажнению: от лугов до опустыненных степей (табл.63).

Таблица 63. Основные характеристики фитомассы различных травяных экосистем

Показатели	**Среднее значение**	**Ошибка среднего**	**Коэффициент вариации**	**Координаты, растительное сообщество, почва**
Настоящий луг, Красноярский край				
G_{max}	491,8	176,8	62,3	55°31’с.ш., 89°12’в.д. Вейниково-горошково-кровохлебковое Лугово-черноземная мощная среднесуглинистая на покровных суглинках
D+ L	313,1	54,9	60,8	
B (0-20 см)	886,9	107,7	34,3	
V (0-20 см)	2283,9	281,3	34,8	
ANP	931,7	309,9	47,0	
BNP	1216,3	610,1	70,9	
Лесной луг, Красноярский край				
G_{max}	348,8	81,3	40,4	55°31’с.ш., 89°12’в.д. Пырейно-осоковое Темно-серая лесная контактно-луговатая глубоко-вскипающая тяжелосуглинистая на двухчленных отложениях
D+ L	200,8	43,7	72,3	
B (0-20 см)	701,0	214,9	81,1	
V (0-20 см)	1280,4	67,1	13,9	
ANP	486,7	65,6	19,1	
BNP	997,7	557,5	79,0	
Остепненный луг, Приобье				
G_{max}	291,7	70,3	34,1	54°38’с.ш., 83°18’в.д. Злаково-бобовое разнотравье Выщелоченный чернозем
D	168,1	30,7	68,3	
L	326,5	25,9	29,7	
B (0-60 см)	1771,1	109,7	23,2	
V (0-60 см)	2572,4	111,7	16,2	
ANP	569,0	68,0	16,9	
BNP	1840,0	84,9	6,5	
Луговая степь, Курская обл. (без выпаса)				
G_{max}	543,3	100,2	32,0	51°34’с.ш., 36°06’в.д. Узколистномятликово-пырейное или узколистномятликово-безосто-костровое Выщелоченный чернозем
D	225,2	30,4	71,5	
L	341,0	28,7	43,7	
B (0-20 см)	816,0	51,1	31,3	
V (0-20 см)	939,4	61,5	37,4	
ANP	872,0	184,8	36,7	
BNP	1446,8	432,2	51,7	
Луговая степь, Курская обл. (умеренная пастбищная нагрузка)				
G_{max}	316,0	41,6	22,8	52°43’с.ш., 41°26’в.д. Узколистномятликово-пырейное или узколистномятликово-безосто-
D	228,6	32,8	49,6	
L	330,5	25,7	27,0	

B (0-20 см)	724,1	55,8	25,6	костровое Выщелоченный чернозем
V (0-20 см)	1405,7	65,8	15,5	
ANP	647	-		
BNP	1368	-		
Луговая степь, Барабинская низменность				
G_{max}	302,7	56,8	26,5	55°20’с.ш., 76°56’в.д. Разнотравно-бобово-злаковое Чернозем обыкновенный
D	168,1	30,7	68,3	
L	326,5	25,9	29,7	
B (0-60 см)	1771,1	109,7	23,2	
V (0-60 см)	2571,8	111,8	16,3	
ANP BNP	569,0 1840,0	68,0 84,9	16,9 6,5	
Настоящая степь, Казахстан, Шортанды				
G_{max}	138,3	21,7	22,2	51°41’с.ш., 70°59’в.д. Разнотравно-ковылково-красноковыльное Лугово-черноземная
D	152,4	12,6	33,2	
L	414,3	13,1	12,6	
B (0-40 см)	1965,7	110,5	22,5	
V (0-40 см)	1227,5	70,7	23,1	
ANP	335,5	26,0	13,4	
BNP	1745,0	79,1	7,9	
Настоящая степь, Хакасия, Шушенское				
G_{max}	145,5	9,4	20,3	53°19’с.ш., 91°57’в.д. Ковылково-овсецовое с караганой Чернозем обыкновенный маломощный
D	87,9	20,5	74,5	
L	148,3	37,4	79,8	
B (0-30 см)	1445,3	132,6	22,5	
V (0-30 см)	1239,7	137,6	27,2	
Настоящая степь, Забайкалье				
G_{max}	52,5	10,6	20,2	50°07’с.ш., 116°40’в.д. Хамердосово-типчаковое Чернозем обыкновенный слаборазвитый
D+ L	32,0	8,2	84,6	
B (0-30 см)	732,5	188,0	85,1	
V (0-30 см)	1791,7	338,8	62,7	
ANP	86,7	12,5	32,4	
BNP	1045,0	654,6	108,5	
Настоящая степь, Забайкалье				
G_{max}	66,0	14,1	21,4	50°07’с.ш., 116°40’в.д. Пижмовое Чернозем мучнисто-карбонатный
D+ L	*73,1*	*6,3*	*28,7*	
B (0-30 см)	772,5	163,0	70,0	
V (0-30 см)	2344,2	438,1	62,0	
ANP	166,7	39,1	52,4	
BNP	1440,0	252,8	30,4	
Настоящая степь, Забайкалье				
G_{max}	149,5	19,1	12,8	50°07’с.ш., 116°40’в.д. Вострецово-тырсовое Чернозем мучнисто-карбонатный солонцеватый
D+ L	144,0	21,6	49,8	
B (0-30 см)	915,0	157,4	51,6	
V (0-30 см)	2929,0	363,3	37,2	
ANP	228,3	59,4	58,1	
BNP	1712,5	362,1	36,6	
Настоящая степь, Забайкалье				

G_{max}	122,5	6,4	5,2	50°07’с.ш., 116°40’в.д. Разнотавно-тырсовое Чернозем мучнисто-карбонатный
D+ L	119,9	16,2	44,7	
B (0-30 см)	914,0	157,0	51,5	
V (0-30 см)	2842,0	363,3	38,3	
ANP	245,0	46,7	42,6	
BNP	1752,5	128,9	12,7	
Настоящая степь, Забайкалье				
G_{max}	65,5	4,9	7,6	50°07’с.ш., 116°40’в.д. Тырсово-пижмовое Чернозем мучнисто-карбонатный маломощный
D+ L	69,0	11,3	54,1	
B (0-30 см)	818,9	117,2	40,5	
V (0-30 см)	3257,8	214,8	18,7	
ANP	113,3	11,9	23,5	
BNP	1820,0	771,7	73,4	
Сухая степь, Казахстан, Коргалжино				
G_{max}	71,3	12,8	25,4	50°38’с.ш., 70°33’в.д. Типчаково-ковыльное Каштановая
D	58,8	9,7	46,7	
L	139,9	23,1	46,8	
B (0-20 см)	1131,5	127,7	19,5	
V (0-20 см)	990,0	136,9	24,0	
ANP	175,0	42,4	24,2	
BNP	1404,0	224,9	16,0	
Сухая степь, Тува, Ончаалан (1998-2000 гг.)				
G_{max}	91,3	15,4	23,8	50°15’с.ш., 94°45’в.д. Ковыльно-злаково-разнотравное с караганой Каштановая
D+ L	245,0	63,3	36,5	
B (0-20 см)	717,3	77,5	15,3	
V (0-20 см)	1390,7	364,2	37,0	
ANP	194,0	72,7	53,0	
BNP	1054,0	392,8	52,7	
Сухая степь, Тува, Ончаалан (2008-2010 гг.)				
G_{max}	115,0	6,5	8,0	50°15’с.ш., 94°45’в.д. Ковыльно-злаково-разнотравное с караганой Каштановая
D+ L	258,3	48,1	26,3	
B (0-20 см)	1447,3	312,5	30,5	
V (0-20 см)	2169	285,7	18,6	
ANP	263,7	65,6	35,2	
BNP	1340,7	395,9	41,8	
Сухая степь, Тува, Ямаалыг (1998-2000 гг.)				
G_{max}	85,0	6,8	11,3	50°14’с.ш., 94°55’в.д. Полынно-злаково-ковыльное Каштановая щебнисто-супесчаная
D+ L	184,3	13,9	10,7	
B (0-20 см)	1121,0	258,0	32,5	
V (0-20 см)	1611,3	117,4	10,3	
ANP	140,7	10,6	10,6	
BNP	985,7	629,9	90,4	
Сухая степь, Тува, Ямаалыг (2008-2010 гг.)				
G_{max}	81,7	19,9	34,5	50°14’с.ш., 94°55’в.д. Полынно-злаково-ковыльное Каштановая щебнисто-супесчаная
D+ L	328,7	33,2	14,3	
B (0-20 см)	1520,7	343,7	32,0	
V (0-20 см)	2290,0	315,3	19,5	
ANP	171,7	27,0	22,3	
BNP	1535,7	798,8	73,6	
Сухая степь, Тува, Эрзин (1998-2000 гг.)				

G_{max}	44,3	6,4	20,5	50°15'с.ш., 95°09'в.д. Разнотравно-полынное Каштановая, аллювиальная, суглинистая
D+ L	69,0	14,7	30,2	
B (0-20 см)	729,7	233,0	45,2	
V (0-20 см)	1082,0	164,0	21,4	
ANP	58,0	10,5	25,5	
BNP	599,7	79,6	18,8	
Сухая степь, Тува, Эрзин (2008-2010 гг.)				
G_{max}	47,0	6,7	20,3	50°15'с.ш., 95°09'в.д. Разнотравно-полынное Каштановая, аллювиальная, суглинистая
D+ L	74,0	22,8	43,6	
B (0-20 см)	817,7	208,8	36,1	
V (0-20 см)	1196,7	175,5	20,7	
ANP	58,0	12,8	31,2	
BNP	646,3	86,7	19,0	
Опустыненная степь, Тува, Тере-Холь				
G_{max}	67,5	20,5	30,4	50°37'с.ш., 97°23'в.д. Змеевково-разнотравное с караганой Бунге Светло каштановая маломощная
D+ L	99,3	27,7	62,4	
B (0-20 см)	362,5	85,6	52,8	
V (0-20 см)	938,3	142,7	34,0	
ANP	156,3	13,9	12,6	
BNP	890,3	382,7	60,8	
Опустыненная степь, Дагестан				
G_{max}	116,5	41,4	50,2	43°16'с.ш., 47°30'в.д. Разнотравно-полынно-злаковое Каштановая средне суглинистая незасоленная маломощная, сформированная на делювии карбонатного песчаника
D	59,2	6,0	43,9	
L	56,6	7,1	54,4	
B+ V (0-20 см)	517,5	59,9	50,5	
ANP	248,2	46,4	37,4	
BNP	867,2	185,1	42,7	

Как же изменяются основные параметры биотического круговорота в зависимости от типа экосистемы и условий ее существования? На рисунке 8 видно, что зеленая фитомасса отвечает положительно на увлажнение и обеспечение теплом. В целом луговые степи Европы и луга Западной Сибири имеют самые высокие значения *G*. Запас подземных органов *B* меняется без определенных правил от лугов до сухих степей.

Величина *ANP*, как и G_{max} зависит от увлажнения и понижается при уменьшении осадков. В лугах и остепненных лугах Сибири величина *ANP* находится в пределах 487-932 г/м^2·год; в луговых степях Европейской и Азиатской частей – в пределах 330-840 г/м^2·год.

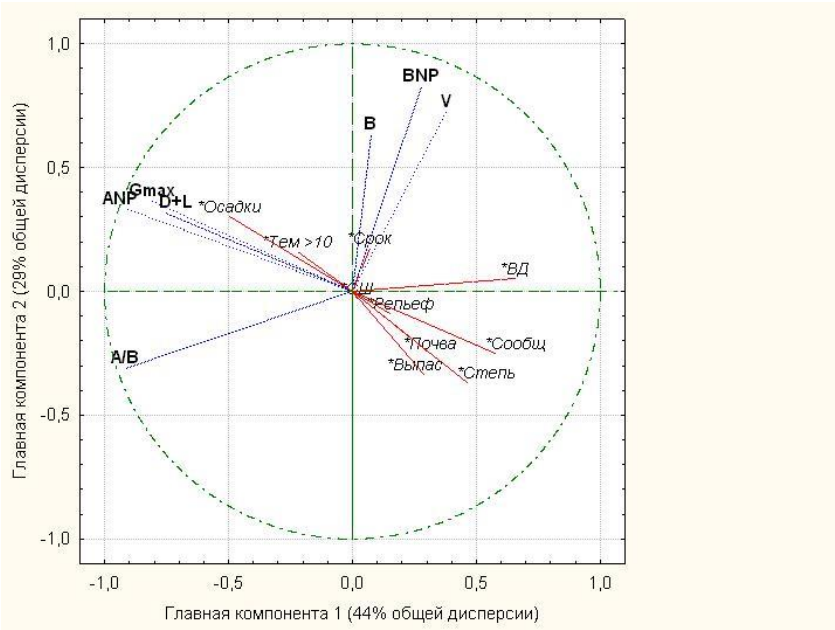

Рис. 8. Расположение изученных показателей фитомассы (факторные нагрузки переменных) в плоскости первых двух главных компонент. Переменные анализа показаны синим цветом, вспомогательные переменные – красным цветом.

Резкое снижение *ANP* происходит в настоящих степях Сибири меняясь от 90 до 250 г/м^2·год. В сухих степях *ANP* лежит в пределах 140-260 г/м^2·год, а при сильной пастбищной нагрузке падает до 60 г/м^2·год. В опустыненных степях пределы изменений *ANP*: 160-250 г/м^2·год.

Итак, пределы изменения *ANP* по всему массиву данных составляют 79-932 г/м^2·год. Отношение максимальной величины *ANP* к минимальной равно 5,6.

Пределы изменения *B* в лугах и остепненных лугах Сибири составляют 798-1771г/м^2 в слое почвы 0-40 см; в луговых степях 750-1770 г/м^2 в том же слое почвы; наиболее высок (1440-1960 г/м^2) запас *B* в настоящих степях. Однако в настоящих Забайкальских степях запас *B* уменьшается и находится в пределах 730-915 г/м^2 в том же слое почвы. Запасы *B* достаточно высоки в сухих степях Казахстана и Тувы – от 730 до 1450 г/м^2. Резкое снижение *B* происходит в опустыненных степях Тувы и Дагестана: 300-430 г/м^2 в слое почвы 0-20 см.

Подземная продукция в слое почвы 0-40 см превышает обычно надземную в два-три раза. В настоящих и остепненных лугах *BNP* меняется в пределах: 998-1840; в луговых степях от 963 до 1197 г/м^2·год. В настоящих степях величина *BNP* варьирует от 1160 до 2080 г/м^2·год; в сухих степях пределы изменений *BNP* почти такие же, как и в настоящих: 1200-1670 г/м^2·год. При сильной пастбищной нагрузке *BNP* снижается до 620 г/м^2·год. В опустыненных степях подземная продукция достаточно высока – 680-930 г/м^2·год.

В целом величины *BNP* изменяются в разных травяных экосистемах всего в 2,9 раза от 676 до 1950 г/м^2·год в слое почвы 0-40 см. Материал исследований показывает, что самые высокие величины *BNP* присущи настоящим степям, близки к последним по этому параметру и сухие степи.

Время оборота запаса живых подземных органов, α, меняется от 1,2 до 0,3 года в разных степях (табл. 64). В целом по всему набору данных можно сказать, что за год подземные органы полностью обновляются. Однако мы можем рассчитывать только некоторое обобщенное время для всей массы корней, в то время как разные фракции подземных органов оборачиваются за разное время.

Почему так быстро обновляется масса подземных органов растений? Скорее всего потому, что корни быстро отмирают и нарастают в течение всего сезона. Часто вместе с отмиранием надземной фитомассы определенного вида растения происходит и полное отмирание его корней. В большинстве же случаев отмирает не вся корневая масса, а ее мелкая фракция.

Мелкие корни обновляются в течение года два-три раза. Живые мелкие корни в сухой степи на пастбище составляют 45%, на заповедном 60% от *B*. Длительность жизни мелких корней, вероятно, не выше 30-40 суток. В опытах в Шотландии в травяных экосистемах на бедных почвах было показано, что среднее время жизни корней 88 суток, при добавлении извести и азота – 40 суток [Holtkamp et al., 2008]. *Что является причиной отмирания корней*? Видимо, их истощение, вследствие использования органических выделений и веществ с поверхности корня бактериями, нематодами, коллемболами, энхетриидами. Корень обгладывается всеми потребителями и погибает.

Вероятно, поток фотосинтетатов, воды и питательных элементов часто меняется. Система $G \leftrightarrow B$ работает по лимитирующему фактору. Надземной части не хватает воды – поток воды из *B* в *G* усиливается, энергия корней истощается и часть корней отмирает. В ответ бóльшая часть фотосинтетатов идет из $G \rightarrow B$. Если же фотосинтезирующим органам не хватает поверхности для усиления фотосинтеза, то фотосинтетаты употребляются для наращивания зеленой фитомассы. В этот период корни энергетически голодают и отмирают, что стимулирует поток фотосинтетатов из $G \rightarrow B$.

Такой же механизм работает и при недостатке питательных элементов в *G*. Такая модель кажется нам правильной, но мы ничего не знаем о механизмах перераспределения фотосинтетатов. По-видимому, здесь задействованы и внешние условия, и внутренние механизмы.

Как показали исследования, отношение *V/B* меняется от 0,7 до 4,1. Чем скорее минерализуются подземные растительные остатки, тем должно быть лучше питание растений.

Однако сам процесс разложения мортмассы настолько сложен и мало изучен, что делать какие-либо определенные выводы нет основания. Исследования в этом направлении должны активно продолжаться.

Заканчивая книгу, мы ставим новые задачи исследований – соединить влияние внешних переменных с внутренними механизмами растения, оценить изменение распределения энергии между фотосинтезирующими органами и органами потребления воды и питательных элементов. Вот задачи, над которыми совместно должны работать физиологи растений, ботаники, микробиологи, экологи, почвоведы и математики.

Таблица 64

Основные характеристики продуктивности, время оборота живых подземных органов, α, и соотношение живой и мертвой подземной фитомассы

Тип степи	Коорди-наты	Местность	Осадки (мм) ср. много-летние	Σt° > 10°C	Элемент рельефа	Почва	Растит. сообщество	Нагрузка	***ANP***	***BNP***	***B***	***V***	***V/B***	***B/BNP, α***
Настоя-щий луг	55°31’с.ш., 89°12’в.д.	Средняя Сибирь, Шарыпово	400	105-150	Понижение на выровненной поверхности	Лугово-черноземная мощная среднесуглинистая на покровных суглинках	Вейниково-горошково-кровохлебковое	Заповедан	932	1216	897	2294	2,6	0,74
Лесной луг	55°31’с.ш., 89°12’в.д.	Средняя Сибирь, Шарыпово	400	105-150	Склон грядообразного повышения	Темно-серая лесная контактно-луговатая глубоко-вскипающая тяжелосуглинистая на двухчленных отложениях	Пырейно-осоковое	Заповедан	487	998	826	1280	1,5	0,83
Остепненный луг	54°38’с.ш., 83°18’в.д.	Южная Сибирь, Левобережье р.Обь	550	120	Средняя часть увала	Выщелоченный чернозем	Злаково-бобовое разнотравье	Заповедан	569	1840	1771	2573	1,5	0,96
Остепненный луг	56°00’с.ш., 90°23’в.д.	Средняя Сибирь, Назаровская котловина	410	105-150	Склон холма	Лугово-черноземная	Ковыльное разнотравье	Заповедан	530	992	798	665	0,8	0,80
Луговая степь	51°34’с.ш., 36°06’в.д.	Русская равнина, Курск	565	150	Выровненная поверхность	Выщелоченный чернозем	Узколистномятликово-пырейное или узколистномятликово-безостокостровое	Заповедан	675	1188	832	1169	1,4	0,70

Луговая степь	52º43’с.ш., 41º26’в.д.	Русская равнина, Тамбов	530	140	Выровненная поверхность	Выщелоченный чернозем	Узколистномятликово-пырейное или узколистномятликово-безостокостровое	Заповедан	838	1197	1228	938	0,8	1,03
Луговая степь	55º20’с.ш., 76º56’в.д.	Западная Сибирь, Барабинская низменность	320	123	Верхняя часть склона холма	Чернозем обыкновенный	Разнотравно-бобово-злаковое	Заповедан	331	963	1223	1092	0,9	1,27
Настоящая степь	51º41’с.ш., 70º59’в.д.	Казахстан, Шортанды	300-350	130	Средняя часть склона вершины	Лугово-черноземная	Настоящее ковылково-красноковыльное	Заповедан	349	1951	1886	1403	0,7	0,97
Настоящая степь	53º19’с.ш., 91º57’в.д.	Хакасия, Шушенское	320	115	Выположенная вершина	Чернозем обыкновенный маломощный	Ковылково-овсецовое с караганой	Заповедан 3 года	246	1160	1691	1574	0,9	1,46
Настоящая степь	50º07’с.ш., 116º40’в.д.	Юго-восточное Забайкалье	280	119	Вершина сопки	Чернозем обыкновенный слаборазвитый	Хамердосово-типчаковое	Заповедан	90	1390	820	2310	2,8	0,59
Настоящая степь	50º07’с.ш., 116º40’в.д.	Юго-восточное Забайкалье	280	119	Средняя часть северного склона	Чернозем мучнисто-карбонатный	Пижмовое	Заповедан	150	1440	960	2980	3,1	0,67
Настоящая степь	50º07’с.ш., 116º40’в.д.	Юго-восточное Забайкалье	280	119	Нижняя часть южного склона	Чернозем мучнисто-карбонат-ный солонцеватый	Вострецово-тырсовое	Заповедан	230	1710	1060	3090	2,9	0,62
Настоящая степь	50º07’с.ш., 116º40’в.д.	Юго-восточное Забайкалье	280	119	Средняя часть южного склона	Чернозем мучнисто-карбонатный	Разнотавно-тырсовое	Заповедан	250	1750	1080	3110	2,9	0,62
Настоящая степь	50º07’с.ш., 116º40’в.д.	Юго-восточное Забайкалье	280	119	Древняя поверхность выравнивания	Чернозем мучнисто-карбонатный маломощный	Тырсово-пижмовое	Заповедан	110	1820	720	2960	4,1	0,40

Сухая степь	50º38’с.ш., 70º33’в.д.	Тенгизская озерная аккумулятив-ная равнина, Коргалжино	250	140	Нижняя часть элювиаль-ной пози-ции поло-гого склона	Каштановая	Типчаково-ковыльное	Заповедан 3 года	175	1404	1515	1280	0,8	1,08
Сухая степь	50º15’с.ш., 94º45’в.д.	Тува, Убсунурская котловина, останец Ончаалан	260-290	100-110	Средняя часть склона останца	Каштановая	Ковыльно-злаково-разнотрав-ное с караганой	Постоян-ная зим-няя наг-рузка 1,2 га/1 овцу	219	1197	1082	1780	1,6	0,90
Сухая степь	50º14’с.ш., 94º55’в.д.	Тува, Убсунурская котловина, останец Ямаалыг	260-290	100-110	Южный склон останца	Каштановая щебнисто-супесчаная	Полынно-злаково-ковыльное	Кругло-годичная 10 га/1 овцу	156	1669	1321	1951	1,5	0,79
Сухая степь	50º15’с.ш., 95º09’в.д.	Тува, Эрзин	260-290	100-110	Первая терраса р.Эрзин	Аллювиаль-ная дерновая суглинистая	Разнотравно-полынное	Кругло-годич-ная 0,5 га/1 овцу	58	623	774	1139	1,5	1,24
Опусты-ненная степь	50º37’с.ш., 97º23’в.д.	Тува, Тере-Холь	260-290	100-110	Пологая вершина грядово-песчаного холма	Светло каштановая маломощная	Змеевково-разнотрав-ное с караганой Бунге	Летний сильный выпас 0,4 га/1 овцу	166	926	295	584	2,0	0,32
Опусты-ненная сухая степь	43º16’с.ш., 47º30’в.д.	Дагестан	100-160	200-230	Слегка наклонная вершина гряды	Каштановая средне суглинистая незасоленная мало-мощная, сформиро-ванная на делювии карбонатного песчаника	Разнотравно-полынно-злаковое	Пастби-ще с умерен-ной на-грузкой	250	676	431	380	0,9	0,64

ЛИТЕРАТУРА

Абдуев М. Р. Биологическая продуктивность биогеоценозов подгорных равнин Азербайджана // Биологическая продуктивность дельтовых экосистем Прикаспийской низменности Кавказа.— Махачкала, 1978.— С. 46-48.

Алкучанский Говин. Опыт стационарного изучения степного ландшафта.— М.; Л.: Наука, 1964.— 168 с.

Бажецкая А. А. Биология доминантов степных и лугостепных фитоценозов северного склона хребта Таласского Алатоо.— Фрунзе: Илим, 1972.— 100 с.

Базилевич Н. И. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземах, каштановых почвах и солонцах // Проблемы почвоведения.—М., 1962.—С. 148—207.

Базилевич Н. И. Миграция химических веществ с атмосферными осадками и водами поверхностного стока // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976.— Т. 2.— С. 82—90.

Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. — М.: Наука, 1993. — 294 с.

Базилевич Н. И., Семенюк Н. В. Биологическая продуктивность луговой степи Центральночерноземного биосферного заповедника при различных режимах использования // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран.— Пущино, 1982. — С. 115-142.

Базилевич Н. И., Семенюк Н. В. Опыт количественной оценки природной и антропогенной составляющих функционирования пастбищных экосистем // Изв. АН СССР. Сер. геогр.— 1983.— № 6.— С. 46—62.

Базилевич Н. И., Семенюк Н. В. Опыт выделения антропогенной составляющей круговорота веществ в лугово-степных экосистемах при различном их использовании // Почвоведение.— 1984.— № 5.— С. 5—18.

Базилевич Н. И., Титлянова А. А. Особенности функционирования травяных экосистем в сравнении с лесными и пустынными // Математическое моделирование в экологии.— М.: Наука, 1978.— С. 65—100.

Базилевич Н.И., Титлянова А.А. Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. – 381 с.

Базилевич Н. И., Шмакова Е. И. Продукционно-деструкционный процесс в абсолютно заповедной луговой степи Центральночерноземного биосферного заповедника // Геосистемный мониторинг в биосферных заповедниках.— М.: ИГ АН СССР, 1984.— С. 124—146.

Базилевич Н. И., Гребенщиков О. С, Тишков А. А. Географические закономерности структуры и функционирования экосистем.— М.: Наука, 1986.— 296 с.

Белостоков Г. П. К побегообразованию плотнокустовых злаков // Ботан. журн.— 1957.— Т. 42, № 8.— С. 1267—1277.

Биокомплексная характеристика основных ценозообразователей Центрального Казахстана.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969.— 335 с.

Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности /Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А. и др. – Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. – 134 с.

Борисова-Гуленкова М. А. Ритм сезонного развития растений луговой степи // Бюл. МОИП. Отд. биол.— 1960.— Т. 6.— С. 78—91.

Вагина Т. А., Шатохина Н. Г. Особенности накопления фитомассы в разных типах травянистой растительности Барабинской комплексной лесостепи // Геоботанические исследования в Западной и Средней Сибири.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1971.— С. 163—191.

Вагина Т. А., Шатохина Н. Г. Динамика запасов надземной и подземной органической массы степных, луговых и болотных фитоценозов // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы,— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976,— Т. 2.— С. 217— 265.

Волкова В. Г., Кочуров Б. И., Хакимзянова Ф. И. Современное состояние степей Минусинской котловины.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1979.— 92 с.

Герцык В. В. Влияние выпаса на растительность, влажность и структуру почв // Тр. Центральночерноземного заповедника.— Курск: Кн. изд-во, 1955.— Вып. 3.— С. 269—291.

Горшкова А. А. Материалы к изучению степных сообществ Ворошиловградской области в связи с их улучшением //Тр. Ботан. ин-та АН СССР.— 1954.— Сер. 3. Геоботаника.— С. 442—544.

Горшкова А. А. Биология степных пастбищных растений.— М., 1966.— 272 с.

Горшкова А. А. Пастбища Забайкалья.— Иркутск, 1973..

Гренадер М. Б. Климат низменного Дагестана //Физическая география низменного Дагестана.— Махачкала: Дагучпедгиз, 1972.— С. 64—89.

Дружинина Н. П. Фитомасса степных сообществ Юго-Восточного Забайкалья.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973.— 150 с.

Дымина Г. Д. Продуктивность степных сообществ Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982.— С. 86—94.

Изучение степных геосистем во времени.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976.— 238 с.
Казанская Н. С. Экологическая схема изменения луговой растительности под влиянием выпаса в условиях Курской области // Тр. Центральночерноземного заповедника.— Воронеж: изд. Воронеж, ун-та, 1965.— Вып. 9. — С. 117—128.

Калинина А. В. Основные типы пастбищ Монгольской Народной Республики.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1974.— 163 с.

Кашкарова В. П., Сидорова Т. С, Утехин В. Д., Хоанг Тьюнг. Некоторые вопросы методики определения первичной продукции травяных экосистем // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга.— М.: Наука, 1983.—С. 76-81.

Короткова Е. И. Динамика развития типчаково-ковыльной заповедной степи Аскания-Нова в связи с погодными условиями // Ботан. журн.— 1957.- Т, 42, № 6.- С. 889-902.

Кочуров Б. И. Динамика влажности почв степных топогеосистем юга Минусинской котловины // Докл. Ин-та геогр. Сибири и ДВ.— Иркутск, 1973.— Вып. 39.— С. 47—58.

Куминова А.В. Основные закономерности распределения растительного покрова в юго-восточной части Западно-Сибирской низменности // Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири. – Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1963. – С. 7–34.

Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР.—М.; Л., 1940.— Т. П.-С. 1-206.

Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР.— М.; Л., 1956.— Т. II.— С. 595—730.

Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. – Л.: Наука, 1991. – 146 с.

Макаревич В. Н. Об изучении прироста и опада надземной части луговых растительных сообществ // Ботан. журн., 1968.—Т. 53, № 8.— С. 1160—1169.

Мартьянова Г. Н. Гидротермический режим в условиях степного Забайкалья // Климат и воды Сибири.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1980.— С. 104—114.

Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах.— М.: Мысль, 1978.— 182 с.

Мордкович В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены. — Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985.— 115 с.

Природное районирование Северного Казахстана. — М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1960.— 467 с.

Природные режимы степей Минусинской котловины. — Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1976.— 236 с.

Работнов Т. А. Луговедение.—М.: Изд-во МГУ, 1974.—383 с.

Раменский Л. Г. Проблемы и методы изучения растительного покрова.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1971.— 333 с.

Растительность степной и лесостепной зон Западной Сибири/Ред. А. В. Куминова.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1963.— 440 с.

Ресурсы биосферы: (Итоги советских исследований по Международной биологической программе).— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1975.— Вып. 1.— 286 с.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара.— М.; Л.: Наука, 1965.— 253 с.

Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И. Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1968.— 143 с.

Саввинов Н. И., Панкова Н. А. Корневая система растительности целинных участков степей Заволжья и новый метод ее изучения // Памяти академика В. Р. Вильямса.— М.: Изд-во АН СССР, 1942.

Савченко И. В. Влияние выпаса на растительность степных пастбищ Забайкалья // Эколого-биологическая и хозяйственная характеристика степных и луговых растительных сообществ Забайкалья (материалы науч.-произв. конф. по лугопастбищным растениям).— Улан-Удэ, 1973.— С. 104-114.

Семенова-Тян-Шанская А. М. Динамика степной растительности.— М.; Л.: Наука, 1966.— 169 с.

Снегирева Е. В. Изучение влияния животных на продукцию растений-доминантов луговой степи // Гетеротрофы в экосистемах Центральной лесостепи.—М.: ИГ АН СССР, 1979.—С. 63—86.

Снытко В. А. Геохимические исследования метаболизма в геосистемах.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1978.— 149 с.

Степи Центральной Азии /И.М. Гаджиев, А.Ю. Королюк, А.А. Титлянова и др. – Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. – 299 с.

Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976.— Т. 2.— 495 с.

Титлянова А. А. Изучение биологического круговорота в биогеоценозах (Методическое руководство).— Новосибирск, 1971.— 31 с.

Титлянова А. А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977.— 219 с.

Титлянова А. А., Френч Н. Р., Злотин Р. И., Шатохина Н. Г. Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны, Сообщение 1 // Изв. АН СССР. Сер. биол. наук.— 1983.— Вып. 2, № 10.— С. 9—22.

Титова Н. А. Природа гумуса и формы его связи с минеральной частью целинных и освоенных почв сухостепного ряда Юго-Востока европейской части СССР // Органическое вещество целинных и освоенных почв.— М.: Наука. Сиб. отд-ние, 1972.— С. 70—109.

Топология степных геосистем.—Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1970.—174 с.

Унчиев Н. Д. Характеристика кормовых растений зимних пастбищ // Природная кормовая растительность Дагестана.— Махачкала, 1960.— С. 150—219.— (Тр. Отдела растительных ресурсов; Т. 2).

Утехин В. Д. Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем.— М.: Наука, 1977.— 144 с.

Утехин В. Д., Хоанг Тьюнг. Структура и продуктивность фитомассы луговой степи // Биота основных геосистем центральной лесостепи.— М.: ИГ АН СССР, 1976.— С. 7—25.

Фартушина М. М. Динамика продуктивности ассоциаций пустынно-степного комплекса Северного Прикаспия // Продуктивность сенокосов и пастбищ.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986.— С. 74—77.

Хакимзянова Ф. И., Зайченко О. А. Изменение биотических компонентов степных геосистем Минусинской котловины после снятия пастбищной нагрузки // География и природ. ресурсы.— 1986.— № 1.— С. 87—93.

Хоанг Тьюнг. Динамика фитомассы надземных и подземных органов растений луговой степи // Бюл. МОИП. Отд. биол.— 1974 — Т. 29, вып. 4.— С. 139—141.

Хоанг Тьюнг. Сезонная динамика массы надземных и подземных органов растений луговой степи // Вестн. МГУ. Биология почв.— 1975.— № 3.— С. 58—64.

Чиликина Л. Н. Очерк растительности Дагестанской АССР и ее природных кормовых угодий // Природная кормовая растительность Дагестана.— Махачкала, 1960.— С. 8—150.— (Тр. Отдела растительных ресурсов; Т. 2).

Чиликина Л. Н., Шифферс Е. В. Карта растительности Дагестанской АССР.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962.—95 с.

Шарашова В.С. Структура и ритмика травостоев мелкодерновинных степей и лугостепей Тянь-Шаня. – Фрунзе: Илим, 1967. – 307 с.

Шатохина Н. Г. Продукционный процесс и круговорот азота и зольных элементов в луговых степях и агроценозах пшеницы в Барабе: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Томск, 1980.— 19 с.

Шатохина Н. Г. Влияние хозяйственной нагрузки на структуру степей Западной Сибири и Казахстана // Продуктивность сенокосов и пастбищ.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986.— С. 64—67.

Шатохина Н. Г. Продуктивность растений-доминантов североказахстанских степей // Ботан. журн.— 1987.— Т. 72, № 3.— С. 346—357.

Шатохина Н. Г., Вагина Т. А. Чистая первичная продукция степных, луговых и болотных фитоценозов // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976.— Т. 2.— С. 265—300.

Яруллина Н. А. Первичная биологическая продуктивность почв дельты Терека.— М.: Наука, 1983.— 85 с.

Яруллина Н. А., Хлопков П. Я., Загидова Р. М. Первичная биологическая продуктивность эфемерово-белополынной Ассоциации Терско-Кумской низменности и пути ее улучшения // Биологическая продуктивность ландшафтов равнинной зоны Дагестана.— Махачкала, 1978.— Вып. 2.— С. 34—43.

Coupland R. T., Abouguendia Z. Producers V. Dynamics of shoot development in grasses and sedges // Matador Project Technical Report.— Saskatoon.— 1974.— N 51.— 24 p.

Holtkamp, R., Kardol, P., Van der Wal, A., Dekker, S.C., Van der Putten , W.H., De Ruiter , P.C., 2008. Soil food web structure during ecosystem development after land abandonment. Applied Soil Ecology 39, 23-34.

Grassland ecosystems of the world.— Cambridge: Univ. Press, 1979.— 400 p.

Sims P. L., Coupland R. T. Producers // Grassland ecosystems of the world.— Cambridge: Univ. Press, 1979.— Vol. 18.— P. 42—72.