

Биологическая
ПРОДУКТИВНОСТЬ
травяных
ЭКОСИСТЕМ



ИЗДАТЕЛЬСТВО · НАУКА ·
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ

АКАДЕМИЯ НАУК СССР
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И АГРОХИМИИ

БИОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ

ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ
И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ

Ответственный редактор
доктор биологических наук В. Б. Ильин



НОВОСИБИРСК
«НАУКА»
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1988

Научное издание

**Титлянова Аргента Антониновна,
Базилевич Наталья Ивановна
Снытко Валериан Афанасьевич и др.**

**БИОЛОГИЧЕСКАЯ
ПРОДУКТИВНОСТЬ
ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ**

**Географические закономерности
и экологические особенности**

Редакторы издательства **Н. А. Тихомирова, В. В. Волковинцер**

Художественный редактор **В. В. Седунов**

Художник **Е. Ф. Гришин**

Технический редактор **А. В. Сурганова**

Корректоры **В. В. Борисова, О. А. Зимина**

ИБ № 34328

Сдано в набор 17.08.87. Подписано к печати 16.03.88. МН-12347. Формат 60×90^{1/16}.
Бумага книжно-журнальная. Обыкновенная гарнитура. Высокая печать. Усл.
печ. л. 8,5. Усл. кр.-отт. 8,8. Уч.-изд. л. 9,8. Тираж 1050 экз. Заказ № 960.
Цена 1 р. 80 к.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука»,
Сибирское отделение. 630099, Новосибирск, 99, Советская, 18.
4-я типография издательства «Наука». 630077, Новосибирск, 77, Станиславского, 25.

А в т о р ы А. А. Титлянова, Н. И. Базилевич, В. А. Снытко, С. С. Дубынина, Т. А. Копотева, Л. Н. Магомедова, Н. П. Миронычева-Токарева, Л. Г. Нефедьева, Н. В. Семенюк, А. А. Тишков, Тран Ти, Ф. И. Хакимзянова, Н. Г. Шатохина, Е. И. Шмакова

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.

ISBN 5—02—028879—9.

В монографии обобщены данные о продуктивности травяных экосистем. Первичная продукция экосистем является ее 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 — от опустыненных степей до болот. Выявлены новые географические закономерности и экологические особенности формирования структуры растительного вещества и первичной продукции травяных экосистем.

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

Табл. 67. Ил. 13. Библиогр.: 85 назв.

Р е ц е н з е н т ы доктора биологических наук
И. Л. Клевенская, А. В. Куминова

Утверждено к печати
Институтом почвоведения и агрохимии СО АН СССР

МЕТОДОЛОГИЯ И МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРОДУКЦИОННО-ДЕСТРУКЦИОННЫХ ПРОЦЕССОВ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

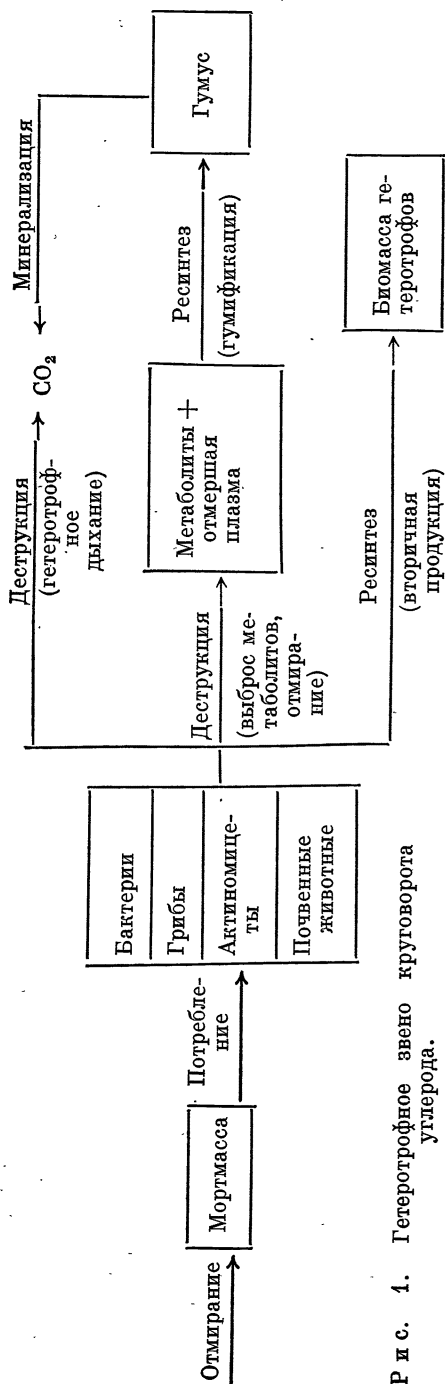
Круговорот углерода представляет собой совокупность продукционных, деструкционных процессов и процессов ресинтеза органических соединений. Под продукционным процессом понимается сочетание процессов, приводящих к созиданию растительного органического вещества. Деструкционные процессы включают в себя процессы 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.

МЕТОДОЛОГИЯ ИССЛЕДОВАНИЯ

За последние десятилетия выработана методология изучения продукционно-деструкционных процессов, включающая в себя следующие основные принципы.

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.



Р и с. 1. Гетеротрофное звено круговорота углерода.

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.

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 $г/(м^2 \cdot год)$. 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 направлены 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 исследова-

дателями, 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	R
Фитомасса — живые органы	$G + Pr + R$
Ветошь — пожелтевшие листья и псбеги, 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	$G + Pr + D + L + R + V$
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.

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 [Родиц и др., 1968; Хоанг Тьунг, 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, Coupland, 1979].

Второй подход — балансовый — позволяет учесть переходы растительного вещества из одного компонента в другой. Он осно-

Таблица 1

Сравнение величины продукции, полученной «ботаническим» методом, и $G_{\max}$

Экосистема	$G_{\max}$, г/м ²	ANP , г/(м ² ·год)	Автор
Луговая степь, Русская равнина	401	470	Хоанг Тьунг, 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	<i>Sims, Coupland</i> , 1979
Смешанная прерия, Саскачеван, Канада	131	143	Те же
Низкотравная прерия, Колорадо, США	401	172	»

ван 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].

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 определяет-

Т а б л и ц а 2

Надземная продукция в экосистеме веиникового луга (Бараба), определенная разными методами, г/(м²·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

ся 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 Тьюн, 1975; Кашкарова и др., 1983].

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

$$\Delta R = R_2 - R_1 + \Delta V,$$

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

где *R*₁, *V*₁, *R*₂ и *V*₂ — запасы живых и мертвых подземных органов (в определенном слое почвы) в первый и второй сроки учета; ΔR — 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:

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

При полных балансовых опытах определяют динамику запасов *R*, *V* и интенсивность разложения мертвых подземных органов ΔW . Если величину ΔW не определяют, но разделяют подземную фитомассу на *R* и *V*, то пользуются методом минимальной оценки, исходя из данных о динамике запасов *R*, *V* и принимая равным нулю ΔR , ΔV или ΔW . Соответствующие методики подробно описаны ранее [Титлянова, 1977; Методы изучения..., 1978]. Сумма ΔR за год представляет собой величину *BNP*.

Если разборка на *R* и *V* не производится, но известна динамика запасов $(R + V)$, то при оценке величины *BNP* пользуются одним из двух методов: 1) определяют сумму положительных приращений запасов $(R + V)$; 2) вычисляют разницу между $(R + V)_{\max}$ и $(R + V)_{\min}$. 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

Подземная продукция в экосистеме войникового луга (Бараба), определенная различными методами, г/(м²·год), в слое 0—40 см

Метод	Показатель	<i>BNP</i>
С учетом интенсивности разложения мертвых корней	BNP_{real}	1910
Минимальная оценка	BNP_{min}	915
Суммирование положительных приращений	$\Sigma \Delta(R + V)$	806
Определение разницы максимальных и минимальных запасов	$(R + V)_{max} - (R + V)_{min}$	544

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).

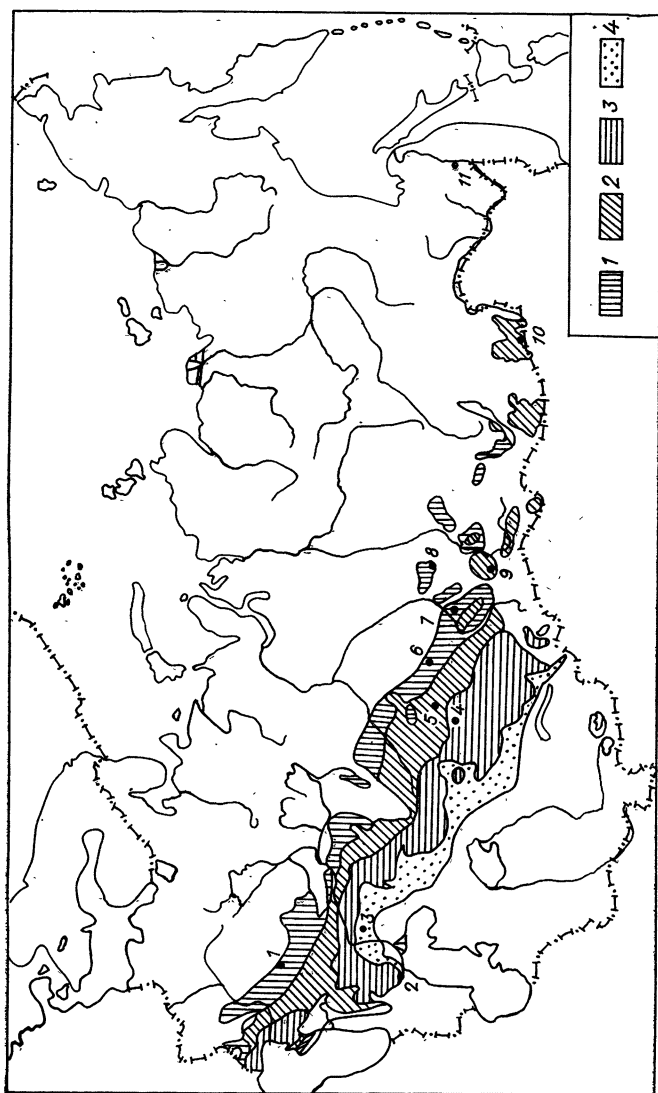
Как видно из приведенных данных, методы «минимальной оценки» и «суммирования положительных приращений» дают близкие величины *BNP*, но в два с лишним раза меньшие, чем реальная величина (1910 г/(м²·год)), а метод «разницы максимальных и минимальных запасов» занижает оценку *BNP* почти в 4 раза.

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 настоящей монографии во всех исследованиях применялся метод минимальной оценки, что делает возможным сравнение полученных результатов.

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ОБЪЕКТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

(по материалам авторов)

Исследования продуктивности травяных экосистем проводились в степной, лесостепной и лесной зонах Европы и Азии. Они охватывали все основные типы травяных экосистем — от опустыненных степей до травяных болот: сухие опустыненные (Дагестан), сухие (Казахстан), настоящие (Казахстан, Хакасия, Забайкалье) и луговые (Курская обл., Бараба и Приобье в Ново-



Р и с. 2. Схема размещения станций онаров.

- I — луговые степи,
 II — настоящие степи,
 III — сухие степи,
 IV — опустыненные степи,
 1 — Центрально-Черноземный заповедник, Курская обл.;
 2 — Терско-Сулакская низменность, Дагестан;
 3 — Джангел, Северный Прикаспий; 4 — Арыкты, Казахстан;
 5 — Шортанцы, Казахстан;
 6 — Карачи, Бареба; 7 — Новосибирское Приобье; 8 — Назаровская впадина, Красноярский край;
 9 — Новониколаевка, Хакасия; 10 — Харанор, Забайкалье; 11 — Эврон, Славянск, Приамурье (травяные болота).

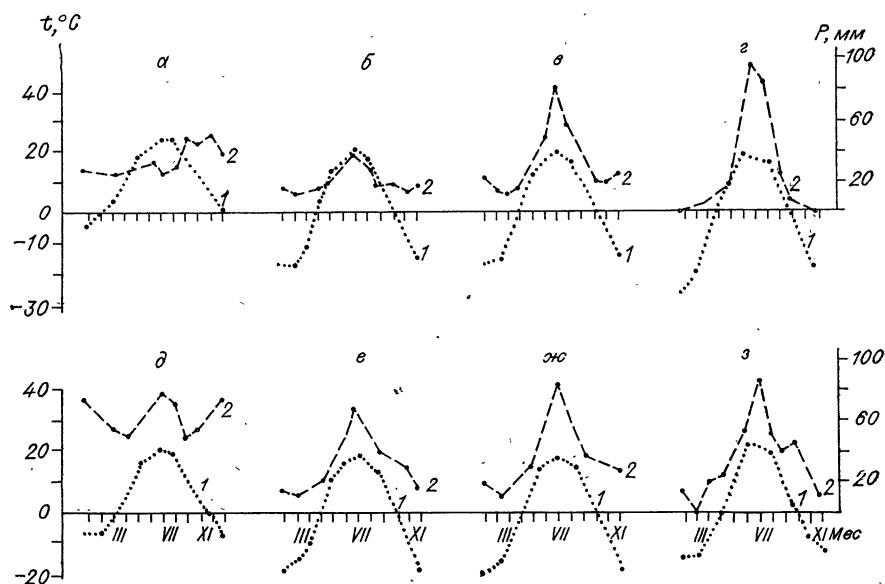
Характеристика исследованных экосистем

Характеристика	Степная зона			
	Сухие степи		Настоящие степи	
Географическое положение	Терско-Сулакская низменность Дагестана	Тенизская озерно-аккумулятивная равнина Казахского мелкосопочника	Абсарская провинция Казахского мелкосопочника	Южная часть Южно-Минусинской котловины
Геоморфологическое положение	Слегка наклонная вершина гряды	Верхняя часть склона пологого увала	Склон пологого повышения	Южный склон куэсты
Растительное сообщество	Сухая опустыненная разнотравно-полынно-злаковая степь	Сухая типчакowo-вылковая степь	Настоящая разнотравно-ковыльно-красноковыльная степь	Настоящая мелкодерновинно-злаково-тырсовая степь
Доминанты	<i>Stipa capillata</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Poa bulbosa</i> , <i>Artemisia taurica</i> , <i>Salvia tomentosa</i>	<i>Stipa lessingiana</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Seseli ledebourii</i> , <i>Artemisia frigida</i>	<i>Stipa lessingiana</i> , <i>S. zaleskii</i> , <i>Galium ruthenicum</i> , <i>Seseli ledebourii</i> , <i>Peucedanum alsaticum</i>	<i>Stipa baicalensis</i> , <i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Festuca lemnensis</i> , <i>Leymus chinensis</i>
Почва	Каптановая	Каптановая	Чернозем южный карбонатный	Чернозем мучнистокарбонатный
Слой, см	0—60	0—90	0—60	0—90
Запас, т/га:				
С гумуса	75	133	162	196
N _{общ}	16	Не опр.	13	16
				Не опр.
				0—100
				71—104
				4—11

Характеристика	Лесостепная зона				Лесная зона
	Луговые степи				
Географическое положение	Русская равнина	Барабинская низменность, Западная Сибирь	Приобское плато, Западная Сибирь	Назаровская впадина, Центральная Сибирь	Северная и южная части Среднего Приамурья
Геоморфологическое положение	Плакор	Вершина и верхняя часть склона гривы	Средняя часть склона увала	Вывороченная поверхность	Приозерная аккумулятивная равнина
Растительное сообщество	Разнотравно-мятликовая безостокостровая степь	Разнотравно-злаковая степь	Бобово-разнотравно-злаковая степь	Тимофеевско-богаторазнотравная степь	Осоково-вейниковое болото
Доминанты	<i>Bromopsis riparia</i> , <i>Filipendula vulgaris</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Poa angustifolia</i>	<i>Poa angustifolia</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Artemisia glauca</i>	<i>Poa angustifolia</i> , <i>Stipa pennata</i> , <i>Medicago falcata</i> , <i>Pseudanum morisonii</i>	<i>Pulsatilla flaves-cens</i> , <i>Galium verum</i> , <i>Bupleurum multinerve</i> , <i>Onobrychis sibirica</i>	<i>Calamagrostis langsdorffii</i> , <i>Carex appendiculata</i> , <i>C. lasiocarpa</i> , <i>C. kirganica</i> , <i>Sanguisorba parviflora</i>
Почва	Чернозем типичный мощный тучный	Чернозем обыкновенный	Чернозем выщелоченный	Чернозем обыкновенный луговой	Аллювиально-дерновоторфянистые
Слой, см	0—50	0—100	Не опр.	0—100	0—50
Запас, т/га:					
С гумуса	232	402	»	250	33
N _{общ}	19	12	»	40	3

Показатель	Степная зона				
	Сухие степи		Настоящие степи		
	Дагестан	Казахстан	Казахстан	Хакасия	Забайкалье
Осадки за год, мм	340—360	200—270	300—350	350—400	300—340
Средняя температура, °C:					
за год	11,2	1,3	0,7	0,9	—2,7
за январь	—4,0	—18,0	—18,1	—19,0	—28,0
за июль	24,5	20,4	19,3	19,0	19,0
Радиационный баланс, ккал/(см ² ·год)	92,8	31,4	29,0	42,0	45,8
Безморозный период, сут	220	120	110	110	110
Длительность вегетационного сезона, сут	Нет данных	150	168	Нет данных	160

сибирской обл., Назаровская впадина в Красноярском крае) степи, а также луга лесостепной зоны (Курская, Новосибирская области и Красноярский край) и травяные болота лесной зоны



Р и с. 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.

ка исследованных регионов

Лесостепная зона				Лесная зона	
Луговые степи				Приамурье	
Курская обл.	Бараба	Приобье	Назаровская впадина	Славянка	Эворон
540—580	350—400	400—450	450—520	620—670	520—560
5,6	—0,5	—0,3	—1,0	0,6	—3,0
—7,0	—20,5	—19,4	—18,0	—23,3	—28,7
20,0	18,7	18,4	22,0	20,5	18,3
37,0	25,0	24,0	35,0	45,3	43,7
140	118	120	110	Нет данных	
190	160	160	156	171	153

(Приамурье). Кроме того, использованы данные по опустыненным степям Северного Прикаспия [Фартушина, 1986]. 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.

СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОГО ВЕЩЕСТВА И ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ В ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

ПОДЗОНА СУХИХ СТЕПЕЙ

Сухая опустыненная степь Дагестана

Объект исследований расположен на Терско-Сулакской ~~высокогорности~~, находящейся между реками Терек и Сулак в их ~~нижнем~~ течении. Территория сложена в основном песчано-гли-~~нистыми~~ толщами морских каспийских осадков, перекрытых сов-~~ременными~~ аллювиальными наносами, а по границе с предгорьями ~~близко~~ к поверхности выходят более древние четвертичные поро-~~ды~~, ~~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 полупустынный с жарким летом (средний максимум июля 28,7—36,0°C) и теплой зимой (средний минимум января колеблется от —3,5 до —5,5°C). Продолжительность вегетационного периода 196—234 дня; первые заморозки бывают в ноябре, последние — в марте. Летом господствует солнечная погода. По данным Дагестанской гидрометеообсерватории радиационный баланс составляет 92,8 ккал/(см²·год). Наибольшие величины радиационного баланса (13—14 ккал/см²) 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 средне-многолетней величиной (см. табл. 5). Наиболее благоприятным по гидротермическим условиям был 1982 г. Малым количеством осадков и длительным засушливым периодом отличались 1983 и 1984 гг. (табл. 6).

Таблица 6

Гидротермическая характеристика сухой степи в 1981—1985 гг.

Показатель	1981	1982	1983	1984	1985
$\Sigma t_{\text{в}} > 10^{\circ}\text{C}$	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
Температура почвы					
в мае, °C, 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 чапечного — *Alyssum calycinum*, ясколки даурской — *Cerastium davuricum*, тимopheевки 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*, рогац песчаный — *Ceratocarpus arenarius*, гвоздика — *Dianthus pallidiflorus*. Всего насчитывается около 40 видов растений *.

Наблюдаемый участок степи, согласно классификации стадий пастбищной 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 овчье 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

* Видовой состав растений определен Н. А. Яруллиной.

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.

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 м², а $(R + V)$ — 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. 7—9). В 1982 г. максимальный запас зеленой фитомассы приходился на середину мая (табл. 7, см. рис. 3). 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 (см. табл. 7). Полынь составляла в этот период 26%. С наступлением засухливого 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 засухливого 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%.

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/м² (см. табл. 8). Высокая температура и низкая влажность почвы в мае ускорили отмирание весенних

Динамика запасов растительного вещества в сухой степи Дагестана в 1982 г., г/м²

Компонент	44. V	23. VI	21. VII	21. VIII	17. IX	20. X
<i>G</i>	173,9	164,3	137,9	113,7	133,8	139,7
В том числе:						
полюнь	45,0±3,6	108,7±5,2	113,7±5,3	102,6±5,3	123,5±7,8	131,1±4,8
знаки	95,8±3,2	34,1±1,7	19,8±1,7	8,3±1,9	9,3±1,9	7,4±1,9
бобовые + разнотравье	33,1±1,9	24,5±2,5	4,4±0,8	2,8±0,4	1,0±0,3	1,2±0,4
<i>P_r</i> (полюнь)	29,3±2,9	24,8±1,9	21,1	12,9	Не опр.	24,6
<i>D</i>	21,6±1,8	70,3	75,3±3,6	52,3±2,7	71,5±2,7	57,5±1,8
<i>L</i>	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 (<i>G</i> + <i>P_r</i> + <i>D</i> + <i>L</i>)	274,3	352,3	326,6	247,7	293,2	238,2
Подземная масса в слое почвы, см						
0—20 V	757	466	260	330	348	251
20—40 V	377	291	224	184	308	243
40—60 V	1134	756	484	514	656	494
60—80 V	75	101	26	35	59	51
80—100 V	20	28	26	39	47	87
100—120 V	95	129	52	74	106	138

Динамика запасов растительного вещества в сухой степи Дагестана в 1983 г., г/м²

Компонент	22. III	28. IV	31. V	6. VII	9. VIII	15. IX	18. X
<i>G</i>	3,2	42,8	57,1	43,7	20,3	20,1	24,6
В том числе:							
полюнь	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
бобовые + разнотравье	3,2±0,3	0,5	0	0	0	0	0
<i>D</i>	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
<i>L</i>	23,6±1,0	36,1±2,1	65,1±2,2	86,7±2,7	100,3±2,8	65,4±1,2	34,1±1,7
Надземная масса (<i>G</i> + <i>D</i> + <i>L</i>)	118,2	150,1	208,3	221,8	191,8	160,1	130,5
Подземная масса (<i>R</i> + <i>V</i>) 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.

Динамика запасов растительного вещества в сухой степи Дагестана в 1984 г., г/м² Т а б л и ц а 9

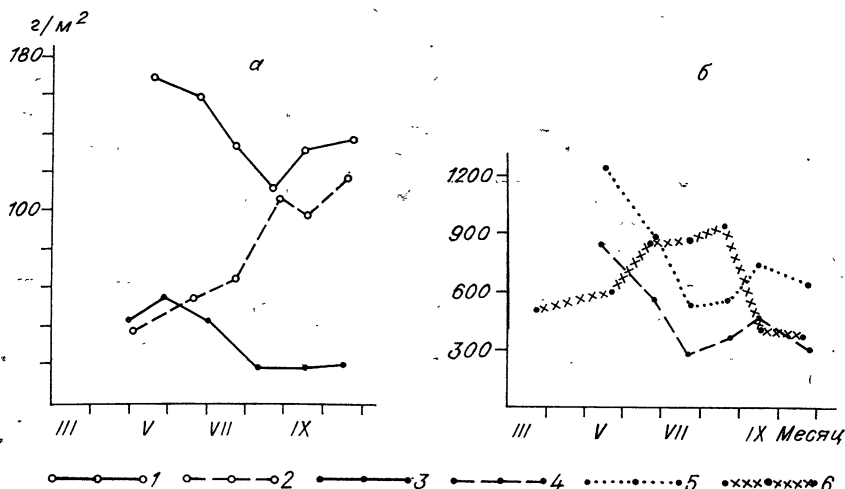
Компонент	28.III	24.V	22.VI	19.VII	22.VIII	20.IX	22.X
G	0 *	30,0	58,8	68,8	144,0	103,6	118,5
D	53,4±1,4	Не опр.	40,6±1,0	66,3±3,0	31,6±0,9	24,8±2,2	20,0±3,3
L	0	»	14,0±0,2	6,3±1,1	6,5±0,6	0,8±0,0	1,8±0,1
Наземная масса	22,5±0,5	»	86,3±2,5	85,3±4,3	60,4±0,7	33,4±0,2	24,1±2,4
$M_0(G+D+L)$	75,8	»	199,6	226,6	209,6	162,7	164,5
Подземная масса ($R+V$)							
в слое, 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.

Средние по сезону запасы растительного вещества в сухой степи Дагестана, г/м² Т а б л и ц а 10

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

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



Р и с. 4. Динамика запасов растительного вещества в сухой опустыненной степи Дагестана.

а — надземная; б — подземная. 1 — G в 1982 г., 2 — G в 1983 г., 3 — G в 1984 г., 4 — R в 1982 г., 5 — $(R + V)$ в 1982 г., 6 — $(R + V)$ в 1984 г.

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. 9, рис. 4). 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 подстилки 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 лет-

него 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. 4). 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 основном 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 (табл. 10). В благоприятные годы средние запасы G могут достигать 130 г/м². В засушливый 1984 г. запас $G_{\text{ав}}$ 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 $(R + V)$ 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/м².

Средняя величина $G_{\max}$ сухой степи Дагестана (см. табл. 10) 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 эфемеро-белопопынной ассоциации Терско-Кумской низменности $G_{\max}$ меняется от 87 до 269 г/м², $(R + V)$ в слое 0—40 см — от 810 до 1530 г/м² [Яруллина и др., 1978]. В полынно-солянково-эфемерных ассоциациях подгорных равнин Азербайджана при

Показатели продукционного процесса в сухой степи Дагестана

Год	Продукция, г/(м ² ·год)			BNP/ANP	Запасы, г/м ²	
	ANP	BNP	NPP		G _{max}	(R+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	687	3,4	119	960
1985	335	1319	1654	3,9	200	1260
Среднее . . .	250	867	1117	3,5	147	1060

$G_{\max}$ 277—365 г/м² в средней зоне и 214—325 г/м² в верхней зоне масса подземных органов в слое 0—40 см составляет 589—955 и 505—1395 г/м² соответственно [Абдуев, 1978].

По нашим наблюдениям в годы с благоприятными погодными условиями величина $\bar{R}/G_{\text{ав}}$ составила 3,1 и 3,6; величина $R_{\max}/G$, где G запас фитомассы в момент $R_{\max}$, была выше — 4,4. По сравнению с настоящими и сухими, но более северными степями отношение R/G в сухих опустыненных степях Дагестана ниже, 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. 11). В среднем за 5 лет чистая первичная продукция сухой степи составила 1117 г/м²·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.

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 $(R+V)_{\max}$ 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 про-

дукции создается растениями весеннего и раннелетнего ритма развития, значительная роль принадлежит эфемерам и эфемероидам. Второй пик продукции обязан в основном позднелетнему длительно-вегетирующему 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 полгорных 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 обуславливает 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.

Сухая степь Казахстана, Целиноградская область

Исследованная 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 (см. табл. 4) и большая доля разнотравья, наиболее обильного весной, в составе фитоценоза. Ассоциация определяется как ксерофитно-типчаково-ковыльковая 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. На одной и той же пробной площади в каждый срок случайным образом выбирались 10 площадок по 0,25 м², 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

Динамика растительного вещества в сухой степи Казахстана, г/м²

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

(по 10 см) до глубины 40 см и в отдельных случаях — 1 м. Объем каждого монолита — 1 дм³.

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 (*R + V*) в слоях 0—20 и 20—40 см была различной, мы рассчитывали *BNP* исходя из положительных приращений (*R + 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 (*R + 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 (*R + 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 *R*, судя по четырем определениям (см. табл. 12), меняется син-

Таблица 13

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

хронно с запасом ($R + V$); доля его в общем запасе уменьшалась с июня по сентябрь от 57 до 51 %. Масса R и ($R + V$) понижалась за этот период не более чем на 30—40 % от массы $R_{\max}$ и ($R + V$)_{max} соответственно.

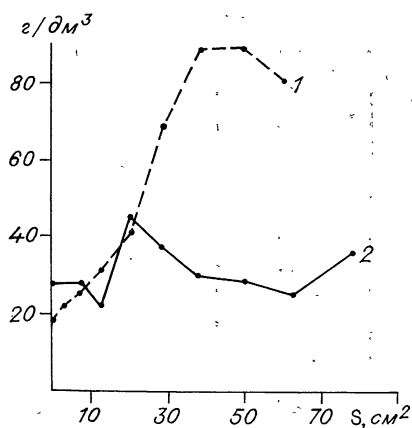
Следовательно, динамика подземного растительного вещества в сухой степи отличается постоянством доли R , максимальными запасами R и ($R + V$) в начале лета и довольно невысокими амплитудами изменения массы живых и мертвых подземных органов.

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. 13). Свыше половины единиц покрытия было представлено очень мелкими дерновинками (площадью 1—5 см²) ковылей, типчака, тонконога и основаниями стеблей разнотравья, в следующую размерную группу (5—35 см²) входило 30 ед., в основном дерновинки ковылей, тонконога, типчака. Самая крупная размерная группа (55—120 см²) насчитывала 5 дерновин ковыля на 1 м².

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 см² была наиболее представительна — 30 экз./м² и состояла в основном из дерновин типчака. «Ковыльная» группа дерновин (55—120 см²) включала в себя всего 3 экз./м².

В связи с различной численностью растений в размерных группах менялись истинное покрытие и его относительное распределение (см. табл. 13). Истинное покрытие в настоящей степи было в



Р и с. 5. Зависимость корневой массы ($R + V$) в монолите от площади дернины (S).
1 — сухая степь, 2 — настоящая степь.

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 см²). В настоящей степи более 50% истинного покрытия приходилось на крупные размерные группы (35—

120 см²), 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. 5). Как в монолите, взятом на участке почвы с нулевым покрытием, так и в монолите, взятом с дерновиной, имеющей площадь 50—80 см², масса корней колебалась около 30 г/дм³. В сухой степи фоновое количество корней (монолит с нулевым покрытием) составляло около 18 г/дм³. Масса корней под дерновинами возрастала с увеличением размера дерновины и достигала 90 г/дм³ при площади дерновины 40 см². С дальнейшим увеличением дерновины масса корней на 1 дм² не менялась.

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. 14).

Таким образом, при близких запасах подземных органов в метровой толще почвы сухая степь ($3100-4600 \text{ г/м}^2$) отличается от настоящей ($2800-4100 \text{ г/м}^2$) 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.

Продукционно-деструкционные процессы. Нарастание зеленой массы в сухой степи начинается в апреле (см. табл. 12). К концу июня создается 30—40% *АНР*. 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 *R* от выпадающих осадков в первой половине сезона: максимум *BNP* совпал в 1976 г. с влажным периодом, в 1977 г. —

Таблица 14

Распределение подземных органов (*R* + *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

Таблица 15

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

Период	<i>АНР</i>	<i>BNP</i>	<i>AM</i>	<i>BM</i>
V—IX 1976 г.	205	1245	69	1372
IX 1976 г.—IX 1977 г.	145	1563	274	921
Среднее . . .	175	1404	172	1147

с сухим. Второй подъем *BNP* осуществлялся во время вторичной вегетации злаков во влажный период (август 1977 г.).

Разложение подстилки *АМ* 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 (*ВМ*) 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. 15). В то же время величины *АМ* могли отличаться от среднего на 60%, *ВМ* — на 20%.

Основные характеристики биологического круговорота экосистемы сухой степи Казахстана следующие:

$$\begin{array}{cccccccc} \frac{R+V}{G_{\max}+D+L} & \frac{G_{\max}}{D+L} & \frac{R}{V} & \frac{R}{G_{\max}} & \frac{BNP}{ANP} & \frac{G_{\max}}{ANP} & \frac{D+L}{ANP} & \frac{R}{BNP} & \frac{V}{BNP} \\ 7,5 & 0,4 & 1,1 & 22,0 & 8,0 & 0,4 & 1,1 & 1,1 & 1,0 \end{array}$$

Соответственно полученным оценкам параметров, описывающих структуру и функционирование круговорота углерода, сухая разнотравно-типчаково-ковыльковая 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*), *R* и *V*.

Оценок продукции сухих степей, кроме представленных в данной книге, нет. Структура же растительного вещества исследована для сухих степей в различных регионах страны (табл. 16). Сухие

Структура растительного вещества сухих степей

Параметр	Равнина						Предгорье			Межгор- ная кот- ловина	Средние данные по всем экосис- темам	
	Украин- ская ССР	Саратов- ская обл.	Калмыц- кая АССР	Казахская ССР			Алтайский край	Азербайд- жанская ССР	Нахиче- ванская АССР	Тувинская АССР		
				4	5	6						
												1
Запас, г/м ² $G_{\max}$ $D + L$ R V $R + V$	200 370 Не опр. » 2000	Не опр. » 650 420 1070	100 Не опр. » 1440 2030	120 Не опр. » » 2140	71 318 1556 1364 2920	244 224 1570 645 2215	140 225 Не опр. » 840	180 243 800 1270 2070	240 Не опр. 700 460 1160	76 91 653 3700 4353	152 244—71 245 370—91 931 1570—590 1328 3700—420 2080 4353—840	
Соотношение запасов $(R + V)/(G_{\max} + D + L)$ R/V I/G	3,5 Не опр. »	Не опр. 1,5 Не опр.	Не опр. 0,4 5,9	Не опр. » »	7,5 4,1 21,9	4,7 2,4 6,4	2,3 Не опр. »	4,9 0,6 4,4	Не опр. 1,5 2,9	26,2 0,2 8,6	5,2 0,7 6,1	26,2—2,3 2,4—0,2 21,9—2,9

Примечание. 1 — типчаково-ковыльная; черном южный; Херсонская обл., Аскания-Нова (Базилевич, 1962, цит. по [Титлянова, 1977]); 2 — типчаково-ковыльная; каштановая почва. Саратовская обл. [Савинков, Панкова, 1942]; 3 — типчаково-ковыльная с широким; каштановая почва; Калмыцкая АССР [Титова, 1972]; 4 — типчаково-ковыльная; темно-каштановая почва (данные Першиной, Яковлевой, цит. по [Родин, Базилевич, 1965]); 5 — разнотравно-типчаково-ковыльная; каштановая почва; Целиноградская обл. (данные А. А. Титляно-вой); 6 — изенев-белополосно-типчаковая; каштановая почва; Северный Прикаспий (Фарушина, 1986); 7 — полынно-ковыльно-типчаковая; каштановая почва; Алтайский край (Базилевич, 1962, цит. по [Титлянова, 1977]); 8 — полынная с бороздами; каштановая почва; Азербайджанская ССР (Шипанова, 1974, цит. по [Титлянова, 1977]); 9 — ассоциация не указана; каштановая почва; Нахичеванская АССР (Рзаев, 1973, цит. по [Титлянова, 1977]); 10 — разнотравно-злаковая; каштановая почва; Тувинская АССР, Улуг-Хемская котловина (Дымча, 1982).

степи характеризуются широкой вариабельностью величины $G_{\max}$, ($D + L$), R (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 ($R + V$) 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 R 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.

ПОДЗОНА НАСТОЯЩИХ СТЕПЕЙ

Настоящая степь Казахстана, Целиноградская область

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 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. 17 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. 18). 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%.

Динамика запасов растительного вещества в разнотравно-ковылково-красноковыльной степи Казахстана, г/м²

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																	
<i>G</i>	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
<i>D</i>	150	119	105	101	206	119	214	183	145	145	115	133	118	108	150	185	294
<i>L</i>	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																	
<i>R</i>	1210	2090	2060	2660	2223	1620	1263	2512	1980	2000	2196	1988	1070	2080	2152	2370	1943
<i>V</i>	1100	1258	1062	725	953	1192	1261	838	1154	1084	1350	1718	1080	1270	1523	1600	1700
$R + V$	2310	3348	3122	3385	3176	2812	2524	3350	3134	3084	3546	3706	2150	3350	3675	3970	3643
$R/(R + V)$, %	52	62	66	78	70	58	50	75	63	65	62	54	50	62	59	60	53
Фитомасса ($G + R$)	1281	2188	2194	2781	2293	1660	1268	2622	2084	2080	2261	2033	1082	2200	2323	2485	1943
Мертмасса ($D + L + V$)	1700	1777	1565	1232	1551	1663	1870	1381	1739	1759	1825	2336	1623	1738	2043	2205	2494
Вся растительная масса ($G + D + L + R + V$)	2981	3965	3759	4013	3844	3323	3138	4003	3823	3839	4086	4369	2705	3938	4366	4690	4437

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

Показатель	1976	1977	1978	1979	Средне-много- летнее
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
$\Sigma t_{\text{в}} > 10^{\circ}\text{C}$					
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 $t_{\text{в}} > 5^{\circ}\text{C}$					
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 м²— 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. 19). В 1976 г. весенне-раннелетний период был теплый, с относительно хорошим увлажнением. Вегетация растений была дружной. В мае яркий аспект создавали эфемеры и ве-

Продукционный процесс по периодам учета в разнотравно-ковылково-красноковыльной степи, г/м² за период

Год	Показатель	Период				За год
		весенний	раннелетний	среднелетний	позднелетний	осенний
1976	ANP	До 20.V 48	21.V—22.VI 50	23.VI—2.VIII 36	3—23.VIII 54	24.VIII—30.IX 98
	BNP	Не опр.	1040	600	0	0
	NPP	—	1090	636	54	98
1977	ANP	До 31.V 110	1—20.VI 36	21.VI—20.VII 66	21.VII—20.VIII 0	21.VIII—20.IX 123
	BNP	1250	0	20	470	160
	NPP	1360	36	86	470	283
1978	ANP	До 6.VI 120	7.VI—8.VII 103	9.VII—10.VIII 69	11.VIII—20.IX 34	
	BNP	1200	320	300	0	0
	NPP	1320	423	369	34	34
1979	ANP	До 26.VI 163	До 27.VI—8.VIII 172		9.VIII—5.IX 60	
	BNP	713	143		794	
	NPP	867	285		854	

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

сенные виды: *Adonis vologensis*, *Anemone sylvestris*, *Taraxacum officinale*, *Potentilla humifusa*, виды астрагала. В первой декаде июня отмечалось массовое цветение раннелетних злаков — *Stipa zaleskii*, *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 убывала, 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. 18). 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 цветения — 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 $G_{\text{max}} 134 \text{ г/м}^2$, в подземной в слое почвы (0—40 см) — 1640 г/м^2 при $R_{\text{max}} 2660 \text{ г/м}^2$. 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 обуславливая 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 средненоголетнему), 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 средненоголетними 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 годовичная 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 средненоголетнюю 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 кушения у растений не было. При учете 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 кушения злаков.

В 1979 г., несмотря на хорошие условия увлажнения, развитие фитоценоза было запоздалым, растянутым, цветущих растений было мало. Весеннее кушение 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 кушение и наибольший прирост ковыля отмечены в средне-позднелетний период (15. VII — 8. VIII), когда одновременно с продолжающимся ростом весенних листьев происходило кушение 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 кушением. Второй максимум BNP , как обычно, был после летне-осеннего кушения.

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 кушения 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 кушением 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 Тьунг, 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 $R_{\max}$ 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, плодотворения. 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 «кобыльно 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 R 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. $R_{\max}$ отмечается во время или сразу после $G_{\max}$. В конце вегетации растений отмирают не только мелкие, но и крупные корни и запас R 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/м² и лишь в три наиболее влажных года — 206—236 г/м². Продукция ANP колебалась в пределах 200—368 г/(м²·год), в большинстве лет составляя более 300 г/(м²·год).

Из анализа оценок среднегодовых запасов и прироста растительного вещества (табл. 20) следует, что годовичная продукция

Т а б л и ц а 20

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					
R	1977	1990	1923	1670	1951
V	1048	1234	1434	1840	1316
$R + V$	3025	3224	3357	3510	3267
Фитомасса ($G_{av} + R$)	2061	2065	2014	1790	2044
Мертмасса ($D + R + V$)	1581	1818	2019	2256	1844
Вся растительная масса ($G_{av} + D + L + R + V$)	3642	3883	4033	4046	3888
Соотношение запасов					
$(D + L)/G_{av}$	6,3	7,8	6,4	3,5	5,6
$R/(R + V)$, %	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
$BNP/\bar{R}$	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/(м²·год).

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%.

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 R был высоким и почти одинаковым, в прохладном 1979 г. понизился. Сезонные изменения запаса R (от 1070 до 2660 г/м²) значительно превышали колебания его в разные годы (см. табл. 20), 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/м²), основная доля которого (до 85%) сосредоточена в подземной сфере. Фитомасса ($G + R$) 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/м² растительного вещества, 16% образует зеленая фитомасса. Обменные процессы протекают очень быстро: вся фитомасса обновляется в течение одного года ($NPP/(G_{\text{ав}} + \bar{R}) \simeq 1 \text{ год}^{-1}$). 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].

Сукцессия восстановления в настоящей степи Хакасии

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. 21). Данные о запасах и структуре растительной массы сообществ, приуроченных к основным элементам мезорельефа по катене, приведены в табл. 22.

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-бескильничевых 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/м² (см. табл. 25).

На выположенной вершинной поверхности условия увлажнения более благоприятные, но в середине лета также отмечается

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-солончаковая
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 (<i>Stipa krylovii</i> , <i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Artemisia glauca</i> , <i>A. frigida</i> , <i>Leymus chinensis</i> , <i>Caragana pygmaea</i>)	Мелкодерновинно-злаково-тырсовое с караганой в комплексе с фрагментами осочково-вострецового (<i>Stipa krylovii</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Caragana pygmaea</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Leymus chinensis</i>)	Разнотравно-бескильнищевое в комплексе со сведовыми (<i>Puccinellia tenuiflora</i> , <i>Triglochium maritima</i> , <i>Suaeda corniculata</i> и др.)
Общее проективное покрытие, %	70	50	100
Средняя высота травостоя, см	30	25	20

* По Б. И. Кочурову [1976].

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										
R	Не определялось				1134	Не опр.		2280	1703	1822
V	»				2356	»		2190	2565	1972
$R + V$	»				3490	»		4470	4268	3794
Общая растительная масса $(G_{\max} + D + L + R + V)$	»				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
$R/G_{\max}$	—	—	—	—	14	—	—	9	7	10
$R/(R + V)$, %	—	—	—	—	33	—	—	51	40	49
$(R + V)/(G_{\max} + D + L)$	—	—	—	—	28	—	—	12	10	11

значительное иссушение почв. Запас зеленой массы сообщества в условиях выпаса достигает 100—144 г/м².

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 (Эль-Ак), в котором значительную роль играют крупнотравянистые 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-вострещовых 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./м², через 12 лет число дерновин на 1 м² достигало 24—35 (табл. 23, 24). В начале процесса

Т а б л и ц а 23

Динамика численности дерновинных злаков в мелкодерновинно-злаково-тырсовом сообществе, дерновин/м²

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

Изменение числа (экз./м²) и размеров дерновин после снятия пастбищной нагрузки

Вид	Год	Мелкие $S=1-10 \text{ см}^2$	Средние $S=11-50 \text{ см}^2$	Крупные $S=51-100 \text{ см}^2$	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

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%.

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. 6).

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. 6). 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.

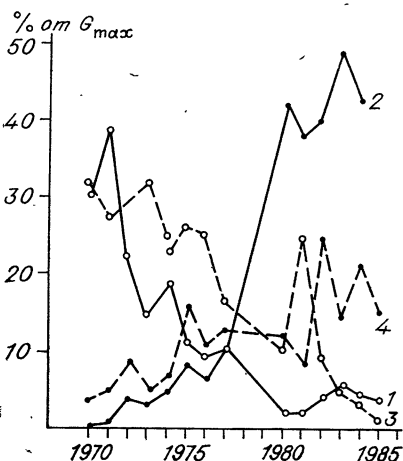
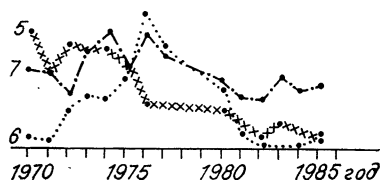


Рис. 6. Изменение состава травостоя в ходе восстановительной сукцессии в Хакасии.

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. 25). 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/м², в то время как общий запас надземного растительного вещества возрос от 150 до 800 г/м².

Структура и запасы подземного растительного вещества изменились менее значительно. Средний запас ($R + V$) за годы восстановления колебался от 1900 до 3300 г/м² 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 $\bar{R}/\bar{V}$ при этом уменьшилось до 0,6—0,8.

Соотношение живых корней и максимальной зеленой массы в годы восстановления существенно колебалось. Высокие значения $\bar{R}/G_{\max}$ (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 $\bar{R}/G_{\max}$.

Общая масса подземного вещества превышала массу надземного в период наблюдений в 5—9 раз. В 1984—1985 гг. в связи

Изменение запасов и структуры растительной массы мелководноинвно-злаково-тырсового сообщества после снятия пастбищной нагрузки

Показатель	1970	1971	1972	1973	1974	1975	1976	1977	1978	1984**	1985**
Средний запас, г/м ²											
Наземная ($G_{\max} + D + L$)	152	200	204	312	329	437	463	389	350	554	799
В том числе:											
G^*	122	129	129	188	109	205	134	154	121	154	155
$G_{\max}$	12	41	50	54	89	52	74	67	109	177	234
D	19	30	25	70	131	180	255	168	120	223	410
L											
Подземная ($R + V$) в слое 0—30 см	Не опр.	Не опр.	1936	3265	2778	2356	2863	Не опр.	3306	1920	2310
В том числе:											
R	»	»	Не опр.	1691	1164	1076	1776	»	1830	1130	1450
V	»	»	»	1574	1614	1280	1087	»	1476	787	860
Фитомасса ($G_{\max} + R$)	»	»	»	1879	1273	1281	1910	»	1951	1284	1605
Мертмасса ($D + L + V$)	»	»	»	1698	1834	1512	1416	»	1705	1187	1504
Вся растительная масса ($G_{\max} + D + L + R + V$)	»	»	2140	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
$R/(R + V)$, %	Не определялось	Не определялось		52	42	46	62	Не опр.	55	59	63
$R/G_{\max}$	»	»	9,4	8,9	10,7	5,2	13,2	»	15,1	7,4	9,3
$(R + V)/(G_{\max} + D + L)$	»	»		12,6	8,4	5,4	6,2	»	9,5	3,5	3,9

* Включая многолетние побеги караганы.

** Данные Н. П. Роговой.

Таблица 26

Надземная продукция мелкодерновинно-злаково-тырсового сообщества Койбальской степи

Год	$\Sigma t_{\text{в}} < 5^{\circ}\text{C}$	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

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. 26). 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.

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 Говий, 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 (см. табл. 5). По соотношению температуры и осадков период исследований включал годы хо-

Гидротермическая характеристика Харанорской степи (по Г. Н. Мартыановой [1980])

Характеристика года	Год	$\Sigma t^{\circ} > 10^{\circ} \text{C}$	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

лодные и влажные, холодные и умеренно влажные, холодные и сухие, умеренно теплые и умеренно влажные, теплые и влажные (табл. 27).

В растительном покрове господствуют степные ассоциации, относящиеся к криоксерофильному центрально-азиатскому варианту настоящих степей с господством злаков — типчака (*Festuca lenensis*), востреца (*Leymus chinensis*), тырсы (*Stipa baicalensis*); в разнотравье преобладает пижма (*Tanacetum vulgare*). Флористи-

Характеристика степных экосистем

Показатель	Хамеродосово-типчаковая степь, т. 1	Пижмовая степь, т. 2	Злаково-разнотравная луговая степь, т. 3
Положение в рельефе	Вершина сопки	Средняя часть северного склона сопки	Днище пади
Растительная ассоциация	Типчаково-хамеродосовая	Разнотравно-пижмовая	Осоково-вострецово-разнотравная
Виды-доминанты	<i>Festuca lenensis</i> , <i>Chamaerhodos trifida</i> , <i>Papaver nudicaule</i> , <i>Carex duriuscula</i>	<i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Hemerocallis minor</i> , <i>Melissitus ruthenicus</i> , <i>Oxytropis myriophylla</i>	<i>Leymus chinensis</i> , <i>Carex drymophila</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Sanguisorba officinalis</i>
Средняя высота травостоя, см	10—15	40—45	80—90
Проективное покрытие, %	30—35	50—60	90—100
Почва	Чернозем бескарбонатный слабообразитый	Чернозем мучнисто-карбонатный обычный маломощный	Лугово-черноземная мерзлотная бескарбонатная мощная
Занесен С гумуса в слое 0—100 см, т/га	65	127	263

ческий 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 крупнотравные степи тяготеют к южным районам. Объектами детальных стационарных исследований на полигоне-трансекте являлись шесть экосистем, образующих катены северного и южного склонов сопки (табл. 28).

Запасы и структура растительного вещества отражают различия экосистем, связанные с изменением пространственного размещения на ландшафтном профиле, являются важнейшими характеристиками. Большие запасы фитомассы ($G + R$) 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/м². Распределение растительного вещества в пространстве было подчинено четкой топологической закономерности (табл. 29): минимальные запасы отмечены в экосистемах элювиальной позиции (т. 1, 6), максимальные — трансаккумулятивной (т. 3).

Основные запасы растительного вещества для всех экосистем полигона-трансекта были сосредоточены в подземной сфере сообщества. Корневая масса превышала надземную в 13—45 раз.

Т а б л и ц а 28

полигона-трансекта Харанорского стационара

Встречно-тырсовая степь, т. 4	Разнотравно-тырсовая степь, т. 5	Тырсово-пижмовая степь, т. 6
Нижняя часть южного склона сопки	Средняя часть южного склона сопки	Древняя поверхность выравнивания
Тырсово-разнотравно-встречевая	Богаторазнотравно-тырсовая	Тырсово-пижмовая
<i>Leymus chinensis</i> , <i>Stipa baicalensis</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Festuca lenensis</i>	<i>Stipa baicalensis</i> , <i>Leymus chinensis</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Koeleria cristata</i>	<i>Stipa baicalensis</i> , <i>Tanacetum vulgare</i> , <i>Festuca lenensis</i> , <i>Carex pediformis</i>
60—70	50—65	35—45
60—65	70—80	50—60
Чернозем мучнисто-карбонатный глубоко-вскипавший солонцеватый маломощный 180	Чернозем мучнисто-карбонатный обычный солонцеватый средний 141	Чернозем мучнисто-карбонатный глубоко-вскипавший маломощный 71

Структура растительного вещества в степных экосистемах Забайкалья (среднегоголетние данные)

Показатель	Настоящие степи		Луговая злаково-разнотравная степь, днище пади, т. 3	Настоящие степи		
	Хамеродово-типчаковая, вершина, т. 1	Пижмовая, сечерный склон, т. 2		Востречно-тырсовая, т. 4	Разнотравно-тырсовая, т. 5	Тырсово-пижмовая, плато, т. 6
				южный склон		

Средний запас, г/м²

Надземная масса						
$G_{\max}$	72	108	189	183	173	89
$G_{\text{ав}}$	40	66	107	105	100	54
$D + L$	30	87	204	182	155	80
Подземная масса в слое почвы 0—50 см						
R	820	960	1120	1060	1080	720
V	2310	2980	3020	3090	3110	2960
Фитомасса ($G_{\text{ав}} + R$)	860	1026	1227	1165	1180	774
Общая растительная масса ($G_{\text{ав}} + D + L + R + V$)	3200	4093	4451	4437	4445	3814

Соотношение запасов

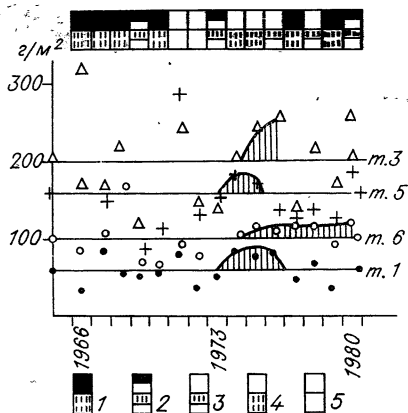
$R/G_{\text{ав}}$	20	15	10	10	11	13
$(D + L)/G_{\text{ав}}$	0,8	1,3	1,9	1,7	1,5	1,5
V/R	2,8	3,1	2,7	2,9	2,9	4,1
$(R + V)/(G_{\text{ав}} + D + L)$	45	26	13	14	16	27

Для фитомассы это проявлялось менее резко: отношение $\bar{R}/G_{\text{ав}}$ 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, $(\bar{D} + \bar{L} + \bar{V})/(G_{\text{ав}} + \bar{R}) \geq 1,5$, 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, экосис-

Р и с. 7. Изменение $G_{\max}$ 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-пижмовая на плато. Линии, параллельные оси абсцисс, обозначают среднеемноголетнюю величину $G_{\max}$; выделенные области — периоды урожайных лет.



темные различия проявляются лишь в абсолютных значениях и сроках накопления наибольшей массы [Снытко, 1978].

Колебания надземной фитомассы по годам были значительными (рис. 7). 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 ($R + V$), R и V была выражена четко. Обычно наблюдался один пик запасов ($R + V$) — в начале или конце вегетации. Наименьшие колебания как подземной, так и надземной массы за 15 лет исследования обнаружены в хамеродосово-типчаковой степи. Существенные ритмические изменения наблюдались в сообществах с позднелетним периодом развития травостоя [Снытко, 1978].

Максимальный запас R , составляющий в разных экосистемах 20—40% от величины ($R + V$), отмечался в конце сезона — в ав-

Динамика запасов растительного вещества в степных экосистемах Забайкалья, г/м²

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-типчакковая степь, т. 1

<i>G</i>	0	15	16	28	44	60	1	24	32	45	39	7
<i>D + L</i>	12	14	16	6	4	5	51	46	40	40	59	91
<i>R</i>	Не опр.	1000	1600	1200	1200	1750	Не опр.	310	630	790	310	Не опр.
<i>V</i>	»	2250	2500	2300	2250	3250	»	2160	2080	2130	2580	»

Пижмовая степь, т. 2

<i>G</i>	0	35	37	51	62	76	1	17	35	51	56	19
<i>D + L</i>	69	36	48	54	62	101	81	82	78	82	75	109
<i>R</i>	Не опр.	1250	1250	1000	1000	1400	Не опр.	460	860	1370	680	Не опр.
<i>V</i>	»	3250	3250	3500	3100	3600	»	3350	2840	2300	2940	»

Луговая злаково-разнотравная степь, т. 3

<i>G</i>	0	50	93	97	100	115	1	65	92	122	133	38
<i>D + L</i>	109	83	155	198	89	149	187	185	176	150	165	253
<i>R</i>	Не опр.	1000	1250	1350	1200	1350	Не опр.	390	930	1180	1520	Не опр.
<i>V</i>	»	3250	3250	3150	3100	3750	»	3620	3970	2220	2340	»

Вострецово-тырсовая степь, т. 4

<i>G</i>	0	32	61	74	136	130	1	44	83	136	163	51
<i>D + L</i>	122	75	91	65	69	86	184	184	179	179	190	304
<i>R</i>	Не опр.	1000	1300	1200	1300	1500	Не опр.	430	560	730	1130	Не опр.
<i>V</i>	»	3000	3500	3250	3000	4050	»	3530	3030	2820	3110	»

Разнотравно-тырсовая степь, т. 5

<i>G</i>	0	34	41	56	99	118	1	67	83	127	92	30
<i>D + L</i>	97	110	96	80	66	40	138	138	132	118	182	242
<i>R</i>	Не опр.	1200	1250	1000	1200	1300	Не опр.	320	520	970	1380	Не опр.
<i>V</i>	»	3300	3250	3250	3000	4200	»	3230	2660	2720	2810	»

Тырсово-пижмовая степь, т. 6

<i>G</i>	0	30	33	42	69	59	1	24	38	62	43	8
<i>D + L</i>	46	47	35	28	21	48	91	92	92	84	96	148
<i>R</i>	Не опр.	700	1250	950	1000	1250	Не опр.	250	500	690	780	Не опр.
<i>V</i>	»	3100	4000	3250	3000	4500	»	3040	3090	2640	2700	»

густе или сентябре (табл. 30). Сезонные колебания запаса *R* довольно значительны: величина $R_{\max}/R_{\min}$ в разные годы в ряду экосистем менялась от 1,3 до 4,3. Колебания наиболее велики в луговой разнотравно-злаковой и разнотравно-тырсовой степях: среднееголетняя величина $R_{\max}/R_{\min}$ достигала здесь 2,7—2,8. Минимальные колебания запасов *R*, как и (*R* + *V*), характерны для хамеродосово-типчакковой степи (в 2,1 раза).

Сезонная динамика отмерших подземных органов выражена менее четко. Максимум V наблюдался обычно или в конце, или в начале сезона (см. табл. 30). В течение летнего периода (до августа) запас V чаще всего снижался. Отношение $V_{\max}/V_{\min}$ было ниже, чем $R_{\max}/R_{\min}$, и колебалось в сезоне в разных экосистемах от 1,1 до 1,8.

Наряду с сезонной динамикой запасов ($R + V$), R и V наблюдались также их колебания в многолетнем ряду. Изменчивость массы ($R + V$) от года к году была довольно низка, она не превышала в разных экосистемах 10—15% от среднеемноголетнего запаса. Запас R в отдельные годы может меняться очень сильно. Особенно резко в многолетней динамике отличались величины $R_{\min}$ — в 2—3 раза в разных экосистемах. Масса R 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 ($R + V$).

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 $\bar{R}/G_{\max}$ 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.

Средние запасы растительного вещества ($G + D + L + R + V$) 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 (пихма, 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/(м²·год) растительного вещества (табл. 31). Наиболее продуктивными являются широко распространенные в ландшафте зональные тырсовые степи, а также богаторазнотравные луговые степи, расположенные по днищам падей. Их годовичная продукция NPP достигает 2000 г/(м²·год) и более. К началу августа формируется около 80% ее величины. Зональные пижмовые степи имеют среднюю для олон-аргунского ландшафта продуктивность, создавая за год около 1600 г/м² растительного вещества. Основная часть годовичной 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/(м²·год).

Основная часть растительного вещества продуцируется подземными органами, BNP варьирует от 1400 до 2100 г/(м²·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

Продукция степей Забайкалья, г/(м²·год)

Показа- тель	Настоящие степи		Луговая зла- ково-разно- травная степь	Настоящие степи		
	Хамеродосо- во-типчако- вая	Пижмо- вая		Вострепово- тырсовая	Разно- травно- 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	1930

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 влажным, последовавшим также за теплым и влажным. В экосистемах южного склона *АНР* достигла максимальной величины в холодном и сухом 1971 г., в экосистеме северного склона минимум *АНР* 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 гидро-термическими условиями критических периодов развития растений.

ПОДЗОНА ЛУГОВЫХ СТЕПЕЙ

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°C, январская минус 9,1, июльская 19°C; годовое количество осадков 565 мм, 70% из них выпадает за теплое полугодие.

Метеорологические условия 1980 г. были близки к среднеголетним; в 1981 г. сумма осадков составила 600 мм, средняя температура июля достигала 23°C; 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 Тьонга [1976] за два года. Эти данные были обработаны ранее по методу минимальной оценки [Титлянова, 1977]. В совокупности с результатами нашей работы были получены среднеголетние 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 среднеголетней 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 R формировался после максимума запаса G (табл. 32). 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. 33). 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/м² (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/R , а также $(D + L + V)/(G_{\max} + R)$ 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

Динамика запасов растительного вещества в луговых степях Русской равнины, г/м²

Дата учета	Надземная масса			Подземная масса					
	G	D	L	R в слое почвы, см			V в слое почвы, см		
				0-20	20-40	0-40	0-20	20-40	0-40
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 определялось					
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.		706	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
1983 г.									
16.IV	90	325	193	414	Не опр.		471	Не опр.	
19.V	178	261	269	753	»		621	»	
18.VI	615	97	509	809	»		1364	»	
21.VII	503	129	545	856	»		493	»	
13.VIII	446	314	613	562	»		684	»	
15.IX	176	384	184	528	»		750	»	
15.X	73	528	315	1338	»		1000	»	
1972 г.									
15.V	110	120	280	623	»		1085	»	
15.VI	290	70	230	970	»		942	»	
15.VII	360	120	210	913	»		937	»	
15.VIII	300	90	290	913	»		1204	»	
15.IX	150	250	280	826	»		1471	»	
15.X	90	200	300	Не опр.	»		Не опр.	»	
15.XI	30	160	310	663	»		1557	»	

Характеристика производственного процесса луговых степей Русской равнины

Показатель	1981	1982	1983	1972	Среднее*
Средний запас, г/м ²					
Надземная масса					
$G_{\max}$	424	770	615	360	362
$G_{\text{ав}}$	277	407	298	190	177
$D + L$	643	509	666	421	768
Подземная масса R в слое почвы, см					
0—20	760	921	751	820	772
0—40	820	1165	Не опр.		868
V в слое почвы, см					
0—20	800	665	769	1200	801
0—40	1150	1127	Не опр.		1206
Фитомасса ($G_{\text{ав}} + R$)	1097	1572	1238	1121	1045
Соотношение запасов					
$(D + L)/G_{\text{ав}}$	2,3	1,3	2,2	2,2	4,3
$R/G_{\text{ав}}$	3,0	2,9	3,2	3,7	4,9
V/R	1,4	1,0	1,0	1,5	1,4
$(D + L + V)/(G_{\text{ав}} + R)$	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, см					
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
Соотношение продукции и запасов, год ⁻¹					
$ANP/G_{\max}$	2,1	1,5	1,7	1,2	2,1
BNP/R	2,3	2,3	3,0	1,0	2,0
Среднесуточная скорость производства, г/(м ² ·сут)	12	21	17	6	11

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

характерная черта степных формаций [Базилевич, Титлянова, 1978].

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 про-

дукцией в 1981—1983 гг. и составляла в среднем $900 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$. В экстремально засушливом 1972 г. величина ANP составила всего $420 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, а NPP — $1550 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$ (с ориентировочным учетом корней в слое почвы 20—40 см), что меньше среднегогодовой.

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 $1430 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$, во второй — 951 и $1350 \text{ г/м}^2 \cdot \text{год}$.

Установлено, что среднесуточные скорости продукционного процесса достигают высоких значений в интервале среднесуточных температур воздуха $11\text{--}18^\circ\text{C}$ 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 $18\text{--}25^\circ\text{C}$ 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 $7\text{--}14^\circ\text{C}$), чем для надземной массы при таких же влагозапасах.

Важнейшим компонентом ландшафта луговой степи являются балки. Склоны южной и юго-восточной экспозиции занимают разнотравно-прямокострово-вейниковые лугово-степные фитоценозы на типичном черноземе, склоны северной и северо-западной экспозиции — разнотравно-коротконожково-вейниковые луга на черноземе оподзоленном, а на днище балки — разнотравно-чемеричевый луг на лугово-черноземной почве.

На всех трех участках во влажном 1982 г. величины как среднего запаса зеленой массы, около 600 г/м^2 , так и максимального, $1200\text{--}1300 \text{ г/м}^2$, оказались близкими (табл. 34). Накопление подстилки и ветоши в этот год на склонах шло наиболее интенсивно в начале и в конце вегетационного периода, на днище балки — в середине лета. Максимум запаса надземной фитомассы на участках модельного трансекта отмечался последовательно: в июне — на юго-восточном склоне, в августе — на днище балки и в сентябре — на северо-западном склоне.

В 1983 г. максимальные запасы фитомассы отмечались уже к середине мая: на склонах — $510\text{--}560 \text{ г/м}^2$, на днище балки — 1040 г/м^2 . В этот период среднесуточная температура воздуха

* Сумма осадков за определенный отрезок вегетационного периода (включая влагу, задерживаемую растениями — около 30%) и влагозапаса почвы в слое 0—50 см на начало данного отрезка.

Динамика запасов растительного вещества в фитоценозах балки, г/м²

Т а б л и ц а 34

Дата учета	Юго-восточный склон					Северо-западный склон					Днище				
	G	D	L	R	V	G	D	L	R	V	G	D	L	R	V

1982 г.															
21.IV	12	331	220	213	1330	5	399	170	417	701	26	272	233	836	1754
18.V	238	310	218	571	1548	119	327	239	622	1206	318	164	469	175	1933
18.VI	687	37	326	729	648	634	72	325	659	781	1021	56	299	608	735
15.VII	1374	84	182	561	655	800	60	278	693	683	1167	136	404	1445	973
15.VIII	930	165	144	500	841	1098	113	363	483	868	1210	248	209	1018	999
13.IX	623	394	209	467	1041	1183	220	332	402	999	309	208	183	968	1072
15.X	115	261	363	349	988	211	301	353	422	1068	104	222	182	967	1099

1983 г.															
20.IV	170	485	250	210	1200	200	570	180	300	1100	330	230	210	1040	1400
18.V	560	200	440	780	1280	510	250	300	970	890	1040	250	240	740	1000
21.VI	500	80	620	1050	1310	440	100	350	750	1260	860	510	640	1300	810
20.VII	400	130	450	900	300	340	140	270	500	500	800	400	380	1930	1570
20.VIII	300	250	310	750	350	260	230	290	420	340	920	490	200	1640	1350
22.IX	190	380	120	650	560	230	290	430	400	360	1010	210	220	1520	1010
20.X	100	210	370	200	850	220	320	590	380	380	200	310	130	1010	750

Примечание. Запасы R и V даны для слоя почвы 0—20 см.

была на $2,5^{\circ}\text{C}$ выше нормы при количестве осадков, близком к среднемноголетнему. Средний запас зеленой массы оказался ниже, чем в 1982 г., и составил на склонах около 300 г/м^2 , а на днище балки — около 700 г/м^2 . Запасы ветоши на склонах были максимальны в самом начале вегетационного периода (около 500 г/м^2), а на дне балки — в июне, после максимума развития травостоя (510 г/м^2). Подстилка накапливалась менее интенсивно, чем в предыдущем году, поскольку и продукция была ниже. Разложение подстилки происходило наиболее интенсивно во влажном 1982 г.

Средние за вегетационный период запасы живых подземных органов в 1982 г. на склонах балки были ниже, чем зеленой массы, а на днище — несколько больше (табл. 35). Отсюда и отношение $\bar{R}/G_{\text{ав}}$ оказалось на склонах меньше 1, а на днище балки —

Т а б л и ц а 35

Основные характеристики продукционного процесса растительности запovedной балки

Показатель	Юго-восточный склон		Северо-западный склон		Днище балки	
	1982	1983	1982	1983	1982	1983
Средний запас, г/м^2						
Надземная масса						
G_{max}	1374	560	1183	510	1201	1040
$G_{\text{ав}}$	568	317	579	314	594	737
D	226	248	213	271	187	343
L	337	366	294	306	283	289
Подземная масса в слое почвы 0—20 см						
R	484	649	528	531	860	1310
V	1003	836	901	690	1224	1127
Соотношение запасов						
$(D + L)/G_{\text{ав}}$	1,0	1,9	0,9	1,8	0,8	0,9
$R/G_{\text{ав}}$	0,8	2,0	0,9	1,7	1,4	1,8
V/R	2,1	1,3	1,7	1,3	1,4	0,9
Продукция, $\text{г/(м}^2\cdot\text{год)}$						
ANP	1422	600	1441	880	1530	1860
BNP в слое почвы 0—20 см	1025	1060	920	860	1449	2170
NPP	2447	1660	2361	1740	2979	4030
ANP/G_{max}	1,0	1,1	1,2	1,7	1,3	1,8
Средняя скорость продуцирования, $\text{г/(м}^2\cdot\text{сут)}$:						
надземной массы	7	4	8	5	8	10
подземной »	5	7	5	4	8	11

больше 1. В менее влагообеспеченном, чем 1982 г., 1983 г. запасы $\bar{R}$ были выше запасов G_{av} во всех местообитаниях и их отношение колебалось от 1,7 до 2,0.

Средние запасы мертвых подземных органов превышали средние запасы живых (в 1,5—2,0 раза). Существенной спецификой динамики их запасов в 1982 г. явилась двухвершинная кривая: весенний максимум создавался отмиранием прошлогодних подземных органов, а осенний следовал за максимумом запаса живых.

В 1983 г. максимум запаса R на северо-западном склоне отмечен в мае (970 г/м^2), на юго-восточном — в июне (1050 г/м^2), на днище балки — в июле (1930 г/м^2). По сравнению с 1982 г. второй максимум запаса V на склонах был выражен слабее, чем на днище балки, где максимумы наблюдались в апреле (1400 г/м^2) и июле (1570 г/м^2). Средние запасы V были ниже, чем в 1982 г. Отношение $\bar{V}/\bar{R}$ было выше на склонах, чем на днище балки, и выше в 1982 г., чем в 1983 г. Сужение отношения в 1983 г. позволяет высказать предположение о большем соответствии его погодных условий оптимальным для функционирования транзитных лугово-степных экосистем.

В фитоценозах склонов интенсивность продукционно-деструкционных процессов в 1982 г. была существенно выше, чем в 1983 г. В надземной сфере во влажном году ход изменения интенсивностей образования D и L и разложения L был обратным ходу изменения прироста G , т. е. когда интенсивность продукционного процесса возрастала, интенсивность деструкционного падала, и наоборот. В подземной сфере отмечалось запаздывание фазы разложения мертвых подземных органов на 30 дней по сравнению с фазой нарастания живых. Деструкционные процессы имели высокие скорости в начале и в конце вегетационного периода. В менее обеспеченном влагой 1983 г. величины, характеризующие формирование и разрушение надземной фитомассы, на склонах оказались существенно ниже, чем в 1982 г. Ход приращения подстилки в целом повторял таковой для зеленой массы, а разложение ее интенсифицировалось во второй половине лета.

В фитоценозе днища балки в 1983 г. абсолютные величины продукции зеленой массы и подземных органов и большинство количественных характеристик деструкционных процессов оказались выше, чем в более влажном 1982 г. Отмечено также значительное опережение формирования продукции подземных органов над приращением запаса подземной мортмассы и интенсивностью ее разложения. В противоположность этому в 1982 г. минерализация подземных растительных остатков происходила с более высокой скоростью, чем в 1983 г.

Итогом изучения особенностей продукционно-деструкционного процесса экосистем заповедной балки в разные по гидротермическим условиям годы явилось представление о специфике структуры и функционирования здесь автотрофного блока. Так,

отношение $\bar{R}/G_{av}$ заметно сужалось во влажном году и увеличивалось при дефиците влаги; величина $\bar{R}/\bar{V}$ в 1982 г. была существенно выше 1, а в 1983 г. — ниже 1, менялась она и от положения экосистемы в рельефе. Величина продукции в 1982 г. на склонах оказалась на 600—800 г/м² выше, а на дне балки — на 1000 г/м² ниже, чем в 1983 г. В менее влагообеспеченном вегетационном периоде 1983 г. продукция фитоценозов на склонах приблизилась к среднегодовой для плакорной луговой степи, но величина ANP/G_{max} была здесь ниже, чем на плакоре. В 1983 г. разница продукционных характеристик экосистем склонов и дна балки была контрастнее.

При оценке влияния рельефа на изменение характеристик продукционного процесса выявляется, что общая продукция надземных и подземных органов на северных склонах балок меньше, чем на плакоре, но продукция зеленой части выше. Продукция лугов днищ балок выше, чем плакорных. Это связано с лучшей влагообеспеченностью северных склонов и днищ балок. Общая продукция фитоценозов южных склонов меньше, чем плакорных, а продолжительность летней паузы в нарастании зеленой массы больше.

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; и др.].

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 эврикерофитов. 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 жизнеспособность, осоки выпали. Господствующими являются прямокострово-мятликовая и типчаково-мятликовая ассоциации с участием бо-

Динамика запасов растительного вещества в экосистемах с разной пастбищной нагрузкой, г/м²

Дата учета	G	D	L	R в слое почвы, см		V в слое почвы, см	
				0-20	20-40	0-20	20-40
1	2	3	4	5	6	7	8

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.	»

1	2	3	4	5	6	7	8
1982 г., умеренный выпас							
22.IV	24	144	350	980	Не опр.	1330	Не опр.
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	»

бовых 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/м² (табл. 36). 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/м²), что на 100 г/м² 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/м², а с усиленным выпасом — всего лишь 40 г/м², 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 на-

чале вегетационного сезона составляли до 800 г/м^2 , что в 5—8 раз больше, чем на пастбище с усиленным выпасом.

Весьма большими в начале вегетационного периода оказались запасы подземных органов растений, особенно мертвых (см. табл. 36). Так, весной запасы R на пастбище со слабым выпасом составляли около 900 г/м^2 , а V — 1900 — 2000 г/м^2 . При усилении пастбищной нагрузки запасы R 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 сапрофитных 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 R 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 образова-

ния 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/м²). При возрастании нагрузки до усиленной прирост R 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/м², 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/м² 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 R 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 R 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/м², что в 2 раза выше, чем при усиленном выпасе. Однако превалировали процессы отмирания зеленой массы, поэтому запасы G продолжали снижаться, запасы D и от-

части 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 R , 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 отмечаются 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. 37).

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 м², 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 ($R + V$) на пастбищах со слабой и умеренной нагрузкой практически равны и составляют около 2400 г/м². Эта величина всего на 400 г/м² больше, чем в абсолютно заповедной степи, с одной стороны, и на пастбище с сильной нагрузкой — с другой. На пастбище происходят уменьшение глубины массового распрост-

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

Показатель	Пастбище с выпасом			Лог с сильным выпасом			Сенокос
	слабым	умеренным	усиленным	юго-восточный склон	северо-западный склон	двигше	
Запас, г/м²							
Надземная масса							
$G_{\max}$	350	268	417	36	42	71	306
$G_{\text{ав}}$	217	169	425	23	19	44	167
D	265	207	54	14	20	31	60
L	428	324	106	7	4	7	119
$G_{\text{ав}} + D + L$	910	700	285	44	43	82	346
Подземная масса							
R	903	879	668	88	157	162	1026
V	1593	1576	1384	41	47	55	1090
$R + V$	2496	2455	2052	129	204	217	2116
$R/G_{\text{ав}}$	4,2	5,2	5,3	3,8	8,3	3,7	6,1
Продукция, г/(м²·год)							
ANP (с учетом стравленного скотом)	695	647	528	187	183	206	554
BNP	1901	1368	1046	99	174	162	1496
NPP	2596	2015	1574	286	357	368	2050
Соотношение продукции и запасов							
$ANP/G_{\max}$	2,0	2,4	2,9	5,2	4,4	2,9	1,8
BNP/R	2,1	1,6	1,6	1,1	1,1	1,0	1,5
$NPP/(G_{\text{ав}} + R)$	2,3	1,9	2,0	2,6	2,0	1,8	1,7

ранения подземных органов и концентрация их в верхних почвенных горизонтах.

На фоне небольших различий в запасах ($R + V$) при усилении пастбищных нагрузок от слабой до умеренной количество R уменьшается, а V не меняется. При дальнейшем повышении интенсивности выпаса запас R уменьшается незначительно, в то время как запас V сокращается более резко. Доля R в общем запасе ($R + V$) 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. 37).

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 ($1900 \text{ г/(м}^2 \cdot \text{год)}$), она понижается по мере увеличения интенсивности выпаса. Продукция подземных органов превышает запас $\bar{R}$ 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].

Показатели продуктивности пастбищ, расположенных по склонам и днищам балок и находящихся под сильным выпасом, резко отличаются от таковых для аналогичных плакорных пастбищ и особенно для заповедных экосистем, приуроченных к балкам (табл. 38).

В относительно засушливых условиях вегетационного периода 1983 г. максимальные запасы G отмечены на склонах лога в мае, и на его днище — в июле. Максимальные запасы D и L на всем модельном профиле отмечены осенью. Это существенно отличается от соответствующих характеристик для плакорных пастбищ (см. табл. 36). Максимум запаса R наблюдался на северо-западном склоне в апреле, на юго-восточном — в июле, на днище лога — только в сентябре.

Почти половина продукции зеленой массы создается за весенний период; затем как на юго-восточном, так и на северо-западном склоне продукционный процесс в надземной сфере имел выраженную летнюю депрессию; второй пик продуцирования отмечен на юго-западном склоне в августе, на северо-западном — в сентябре. Иной была динамика продуцирования подземных органов растений: на юго-восточном склоне прирастание корневой массы начиналось лишь с середины лета и достигало пика к его концу; на северо-западном склоне почти половина продукции подземных органов растений создавалась уже к маю, а заканчивался при-

Динамика растительного вещества в экосистемах сильновыпасаемого лога в 1983, г/м²

Дата учета	G	D	L	R	V	Дата учета	G	D	L	R	V
				в слое почвы 0—20 см						в слое почвы 0—20 см	
Юго-восточный склон						15.VII	27	11	4	168	46
15.IV	19	4	8	54	34	15.VIII	23	11	2	196	65
15.V	36	5	2	3	31	15.IX	7	29	0	144	62
15.VI	27	5	3	81	19	15.X	1	56	5	116	40
15.VII	19	5	2	146	19	Днище лога					
15.VIII	32	6	5	119	61						
15.IX	17	27	17	94	67						
15.X	11	46	7	120	58						
Северо-западный склон						15.IV	28	4	7	154	48
15.IV	10	12	5	212	37	15.V	40	12	4	144	46
15.V	42	6	2	134	42	15.VI	47	10	5	157	50
15.VI	26	14	2	127	42	15.VII	71	45	10	138	42
						15.VIII	54	29	4	156	108
						15.IX	38	50	11	222	65
						15.X	34	66	11	162	70

рост к концу августа. Для пастбища, расположенного на днище лога, был свойствен летний пик нарастания как надземной, так и подземной фитомассы. К концу лета здесь создавалось 90% *АНР* и 100% *ВНР*.

В целом показатели продуктивности пастбищ на склонах и днище лога имели близкие абсолютные величины, но в то же время сильно отличались от таковых заповедного лога (см. табл. 34, 35). Так, запас $G_{\max}$ на пастбище лога составил лишь 6—8% от такового в заповедном логу. В этих же пределах изменялся и запас D . Наиболее контрастные данные получаются при сравнении запасов L , накопление которой на пастбище минимально. Запас $\bar{R}$ на днище лога под выпасом составлял лишь 12% от такового на днищах заповедного лога, а на северо-западном склоне — почти 30%. Также несколько ниже оказались средние запасы фитомассы ($G_{\text{ав}} + R$) и подземной массы ($R + V$).

При столь малых абсолютных величинах запаса зеленой массы на пастбище величина ее продукции достаточно высока (см. табл. 37), что обеспечивается высоким уровнем отчуждения фитомассы при выпасе, но много ниже, чем на заповедных участках. Общая продукция на склонах лога примерно в 5 раз, а на днище лога — в 10 раз ниже, чем в заповеднике.

Таким образом, под влиянием выпаса крупного рогатого скота хозяйственная и биологическая продуктивность кормовых угодий лугово-степных логов при их длительном интенсивном использовании становится крайне низкой. При этом средние и максимальные запасы зеленой массы составляют лишь 6—8% от тако-

вых в условиях заповедника, а продукция зеленой массы — 10—13%. В процессе пасквальной дигрессии происходит существенная унификация экосистем склонов и днища лога и практически отсутствует разница величин продуктивности пастбищ склонов и днища лога. Это касается как абсолютных, так и относительных величин.

В заключение рассмотрим продукционный процесс в сенокосной экосистеме.

Растительный покров ежегодно косимой степи характеризуется значительной видовой насыщенностью — до 115 видов на 1 м². Наибольшее распространение имеют типчаково-прямокустово-разнотравная и кустово-типчаково-разнотравная ассоциации.

За весенний период прирост зеленой массы колебался от 160 г/м² в 1981 г. (табл. 39), что близко к среднемуголетнему, до 260 г/м² 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/м² (в слое почвы 0—40 см).

К середине июня запасы *G* достигали 260—370 г/м². 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*.

Средняя величина ежегодно скашиваемой зеленой массы в луговой степи составляет 210 г/м² [Семенова-Тан-Шанская, 1966]. В годы наших исследований эта величина была выше и колебалась

Таблица 39

Динамика запасов растительного вещества в экосистеме ежегодно косимой степи, г/м²

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

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

от 240 до 370 г/м². Со скашиваемой травой отчуждалось также 40—50 г/м² ветоши. После покоса на корню оставалось в среднем 80 г/м² 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/м².

Во время отрастания отавы шел довольно активный прирост подземных органов растений. В 1983 г. максимальный запас R 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/м² зеленой массы, что на 150 г/м² меньше, чем в экосистеме заповедной степи (см. табл. 37). Суммарный запас ($R + V$) 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/(м²·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.

Луговые степи

и остепненные луга Западной Сибири, Новосибирская область

Динамика растительного вещества и продукционно-деструкционные процессы в степных экосистемах Западной Сибири изучались в двух регионах: Барабе (средняя лесостепь, стационар Карачи) и Новосибирском Приобье (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 *АНР* 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. 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.,

Т а б л и ц а 40

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

на т. 126 — 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.

Эколого-биологические спектры выделенных сообществ почти одинаковы, однако структура травостоя отличается (табл. 40). 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. 41) и в целом приближались к среднемноголетним. Только 1972 г. отличался малым количеством осадков и низкими температурами ($\Sigma t^\circ > 10^\circ\text{C}$ соответствовала подзоне южной тайги).

После засушливых лет, а также систематического выкашивания травостой разнотравно-бобово-злакового фитоценоза (т. 12а) в 1968 г. был очень разрежен, растения были низкорослыми, в результате величина G_{max} — низкой (160 г/м^2). Продукционный процесс в надземной сфере характеризовался двумя периодами

Т а б л и ц а 41

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

Показатель	1968	1969	1970	1971	1972	Средне-многолет-нее
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
$\Sigma t^\circ > 10^\circ\text{C}$						
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, ограни- ченный средне- суточными $t^\circ > 5^\circ\text{C}$						
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

прироста: весенне-раннелетним и позднелетним (табл. 42). Это обуславливалось биологией доминирующих видов, образующих две генерации листьев, а также условиями увлажнения — благоприятными в ранне- и позднелетний периоды и засушливыми в среднелетний. В подземной сфере прослеживался один максимум прироста в среднелетний период, когда был достаточно высок запас фотосинтезирующей массы и заторможены ростовые процессы в надземной сфере. Поскольку травостой был очень разрежен, растения угнетены, величина NPP оказалась низкой (см. табл. 42).

Примерно так же происходили развитие сообщества и формирование фитомассы в 1969 г. Продукционный процесс характеризовался двумя максимумами ANP и BNP . Величина второго максимума была больше первого, что связано, по-видимому, с лучшим увлажнением в позднелетний период (за июль — август выпало 40% годовой суммы) и с тем, что раннелетнее развитие у растений было прервано засухой. Благодаря улучшению жизненности растений величина G_{max} и продукция в 1969 г. были выше, чем в 1968 г.

В фитоценозе 126 в 1971 г. благодаря хорошей подготовке растений во влажный и теплый осенний период 1970 г., а также высоким температурам и достаточному увлажнению в раннелетний период текущего года растения развивались бурно, фенологические фазы быстро сменяли друг друга. К середине июля травостой достиг наибольшей сложности. Величина G_{max} была наиболее высокой за годы наблюдений (304 г/м^2). Продукция ANP в среднелетний период была ниже, чем в раннелетний, так как она формировалась лишь одной группой видов — летней, а виды эти находились в фазе бутонизации — цветения, когда снижается активный рост. Продукция в подземной сфере в этот период была высокой. Этому благоприятствовали как внешние, так и внутренние факторы. Большой запас фотосинтезирующей массы и высокие температуры воздуха обеспечивали интенсивный фотосинтез. Но ростовые процессы в надземной сфере у большинства растений к этому времени были завершены, поэтому продукты фотосинтеза транслоцировались в корни.

В летне-осенний период величина ANP была крайне мала, поскольку преобладающие в фитоценозе летне-позднелетние растения завершали фазы цветения — плодоношения. Прирост корней в этот период был наиболее высоким за сезон. Этому благоприятствовали те же условия, что и в предыдущий период. Осеннее купание растений было очень слабым.

Таким образом, погодные условия 1971 г. — жаркий, влажный раннелетний и жаркий, засушливый летне-осенний периоды — были благоприятны в первую половину сезона для роста и развития надземных органов растений, во вторую — подземных. Продукционный процесс в надземной сфере характеризовался одним, раннелетним, максимумом, в подземной сфере — двумя максимумами: среднелетним (G_{max}) и позднелетне-осенним во время завер-

Т а б л и ц а 42

Продукционный процесс по периодам учета в ственных экосистемах Барабы, г/м² за период
(BNP — в слое 0—60 см)

Точка, год	Показатель	Период				За год
		весенний	раннелетний	среднелетний	позднелетний	осенний
Т.12а, 1968	ANP	До 2.VI 119	2.VI—3.VII 47	3.VII—10.VIII 0	10.VIII—9.IX 160	9—30.IX 0
	BNP	130	30	670	0	0
	NPP	249	77	670	160	0
Т.12а, 1969	ANP	До 19.V 24	19.V—23.VI 164	23.VI—15.VII	15.VII—19.X	416
	BNP	—	—	385 *	228	1085
	NPP	—	—	573	700	1501
Т.32, 1968	ANP	До 2.VI 162	2.VI—12.VII 0	12.VII—10.VIII	10.VIII—9.IX	9—30.IX
	BNP	70	1960	0	210	0
	NPP	232	1960	60	210	0
Т.126, 1971	ANP	До 25.V 41	25.V—20.VI 196	20.VI—15.VII	15.VII—15.VIII	15.VIII—7.X
	BNP	0	95	87	0	28
	NPP	41	291	445	0	720
Т.126, 1972	ANP	До 25.V 46	25.V—25.VI 203	25.VI—20.VII	20.VII—15.VIII	15.VIII—15.IX
	BNP	0	194	27	83	0
	NPP	46	397	164	83	435

* IX.1968—15.VII 1969,

шения фаз генеративного цикла и вторичного, хотя и слабого кущения растений.

В 1972 г. развитие растений на т. 126 было запоздалым, особенно с генеративными побегами после 1971 г. было мало, фенологические фазы оказались растянутыми. Аспект степи был злаковым. Перерыва в вегетации растений не было. Максимальный запас G сформировался лишь в середине августа и был ниже, чем в 1971 г., но продукция ANP была выше, так как разные по ритму развития растения постепенно сменяли друг друга в фитоценозе.

Прирост корней прослеживался одновременно с приростом зеленой массы, однако максимум его отмечен после максимума G . Величина BNP в 1972 г. была в 2 раза ниже, чем в 1971 г. Эти особенности были обусловлены как внешними, так и внутренними факторами. Погодные условия 1972 г. отличались невысокими, без резких перепадов температурами воздуха, равномерным увлажнением и невысокой испаряемостью (влажность почвы в слое 0—50 см в течение всего сезона оставалась выше ВЗ). Большинство особей растений в предыдущем году прошли полный цикл развития, имели высокую семенную продукцию, а в текущем году находились в вегетативной фазе. Благоприятные условия обеспечивали активное кущение этих растений, а также одновременный прирост надземных и подземных органов. Продукция BNP , а следовательно, и NPP в этом году была самой низкой (см. табл. 42).

В фитоценозе остепненного луга (т. 32) в связи с лучшим увлажнением в травостое преобладали более высокорослые и продуктивные летние растения, чем в луговых степях (тт. 12а и б). В 1968 г. в надземной сфере отмечалось два периода прироста зеленой массы (как и на т. 12а), но большая доля ANP образовалась в позднелетний период. Максимальный запас G сформировался также в августе, во время полного развития летних видов. Прирост корней прослеживается лишь в первую половину вегетационного сезона (от начала вегетации до 12.VII). Факторы, обуславливающие интенсивный прирост корней, были те же, что и в 1971 г. на т. 126: значительный запас фотосинтезирующей массы, высокие температуры воздуха, нарушение ростовых процессов в надземной сфере. Кроме того, после снятия нагрузки фитоценоз находился в переходном режиме. Улучшение условий выразилось в обильном кущении растений и восстановлении корневой системы. Общая продукция NPP на т. 32 в 1968 г. была значительно выше, чем на т. 12а (см. табл. 42).

Основные характеристики продукционного процесса в исследуемых экосистемах приведены в табл. 43. Полученные данные свидетельствуют о том, что в луговых степях Барабы (тт. 12а и 12б) в разные по погодным условиям годы максимальный запас зеленой массы варьирует шире (от 166 до 304 г/м², или в 2 раза), чем ее продукция (от 326 до 416 г/(м²·год), или в 1,3 раза). В подземной сфере, наоборот, даже при близких среднегодовых запасах R продукция изменялась в 2 раза. Запасы фитомассы $G_{\max}$ и R

Показатели продукционного процесса в степных экосистемах Барабы

Показатель	Луговая степь					Остепненный луг
	т. 12а		т. 12б		Среднее	т. 32, 1968
	1968	1969	1971	1972		
$G_{\max}$, г/м ²	166	188	304	273	260 *	207
R »	935	1478	1532	1520	1520	1680
ANP , г/(м ² ·год)	326	416	351	364	364	430
BNP »	830	1085	1260	633	952	2030
NPP »	1156	1500	1611	997	1316	2460

* 1968 г. не учтен как первый год после снятия нагрузки.

и продукция определялись в значительной мере жизненностью растений; при улучшении последней эти величины возрастали. Продукция, кроме того, существенно зависела от биологии преобладающих в травостое видов — при увеличении числа растений с двойной генерацией листьев она возрастала. Продукция подземных органов коррелировала с температурой и запасом фотосинтезирующей массы, возрастая при увеличении этих показателей. Общая продукция фитоценозов изменялась в годы исследований от 1000 до 1600 г/(м²·год), составляя в среднем 1316 г/(м²·год). В фитоценозе остепненного луга (т. 32) вследствие лучших условий увлажнения все показатели продукционного процесса значительно выше, особенно BNP , чем в фитоценозах луговой степи.

Продукционный процесс в степях 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. Кумина [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. 40) почти такие же, как зональных сообществ Барабы. По сложности структуры травостоя, преобладанию высокорослого разнотравья, в том числе зонтичных, данное сообщество

**Гидротермическая характеристика луговой степи Приобья
(метеостанция г. Искитим)**

Показатель	1982	1983	1984	Средне- голетнее
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
$\Sigma t_v > 10^\circ\text{C}$				
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 $t_v >$ $> 5^\circ\text{C}$				
даты перехода	15.IV—1.X	1.V—20.X	1.V—1.X	28.IV—4.X
длительность, сут	170	173	154	158

сходно с фитоценозом остепненного луга (т. 32). Большая доля позднелетних видов свидетельствует об активном функционировании сообщества в позднелетний период.

Климат Приобья по сравнению с климатом Барабы отличается меньшей амплитудой суточных, сезонных и многолетних температур и меньшим количеством часов солнечного сияния. Погодные условия в 1983—1984 гг. в целом приближались к средне-голетним, 1982 г. отличался ранним и жарким летом — $\Sigma t_v > 10^\circ\text{C}$ соответствовала подзоне засушливых степей (табл. 44).

Динамика запасов растительного вещества и продукционный процесс по периодам между учетами приведены в табл. 45, 46. 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 (см. табл. 46) 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 уже описанных нами степях Барабы и Казахстана, а также в степях других регионов [Базилевич, Семенюк, 1982; Базилевич, Шма-

Динамика растительного вещества в луговой степи Приобья в 1982—1984 гг., г/м²

Компонент	1982					1983					1984				
	20. V	16. VI	18. 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
Наземная масса <i>G</i>	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
бобовые	31	39	5	7	2	0	72	100	102	0	0	55	112	43	33
разногравье	58	65	26	43	22	50	133	117	115	3	3	76	88	113	28
<i>D</i>	42	56	88	94	206	77	46	160	153	406	192	182	152	276	392
<i>L</i>	200	324	404	397	407	472	342	403	337	375	228	177	183	236	412
<i>G + D + L</i>	379	557	549	603	676	639	729	915	811	838	435	610	681	815	1007
Подземная масса в слое 0—60 см															
<i>R</i>	1078	1308	1961	1555	2068	1384	1500	1877	1786	1396	2031	1966	1696	2450	2510
<i>V</i>	2087	2169	2102	2588	2874	3200	2680	3200	2738	2645	3010	2176	1967	2270	2880
<i>R + V</i>	3165	3477	4063	4143	4942	4584	4180	5077	4524	4041	5041	4142	3663	4720	5390
<i>R/(R + V)</i> , %	34	38	48	37	42	30	36	37	39	35	40	47	46	52	47
Фитомасса (<i>G + R</i>)	1215	1485	2018	1667	2131	1474	1841	2229	2107	1453	2046	2217	2042	2753	2713
Мертмасса (<i>D + L + V</i>)	2329	2549	2594	3079	3487	3749	3068	3763	3228	3426	3430	2535	2302	2782	3684
Вся растительная масса (<i>G + D + L + R + V</i>)	3544	4024	4612	4746	5618	5223	4909	5992	5335	4879	5476	4752	4344	5535	6397

Примечание. Травостой выкошен 10.VII; перед выкапыванием $G_{\text{тах}} = 210$ г/м²; вывезено 50 г/м².

Продукционный процесс по периодам учета в луговой степи Приобья, г/м² 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
	З а г о д	480	1840	2320
1983	До 27.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
	З а г о д	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
	З а г о д	671	1720	2391

кова, 1984; и др.]. Рассмотрим ход продукционного процесса¹ по годам.

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/м². В результате годичная продукция BNP в 1983 г. составила 1960 г/м².

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 verum*, *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 степного фитоценоза Приобья в разные по погодным условиям годы и при разных режимах использования оставалась довольно стабильной: 2300—2500 г/(м²·год). Недостаточное увлажнение и выкашивание травост

стоя 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 R изменялся волнообразно, с тенденцией повышения от 1982 к 1984 г. Каждый год сезонная динамика запаса R имела свои особенности, которые определялись соотношением и развитием разных по биологии групп растений. В целом при завершении

Т а б л и ц а 47

Основные характеристики продукционного процесса в луговых степях

Показатель	Прибыль			Бараба, т. 32*	Курская обл. **
	1983	1984	Среднее		
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
$G_{\text{av}} + D + L$	793	713	752	985	945
Подземная масса в слое почвы 0—60 см					
R	1590	2130	1860	1680	868
V	2880	2460	2670	880	1206
$R + V$	4470	4590	4530	2560	2074
Фитомасса ($G_{\text{av}} + R$)	1795	2345	2070	2008	1045
Мортмасса ($D + L + V$)	3467	2958	3212	1390	1974
Вся растительная масса ($G_{\text{av}} + D + L + R + V$)	5262	5303	5282	3400	3019
Соотношение запасов					
$(D + L)/G_{\max}$	1,7	1,4	1,5	1,6	4,3
$R/(R + V)$, %	36	46	41	66	42
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
$BNP/\bar{R}$	1,2	0,8	1,0	1,2	2,0
ANP/NPP , %	22	28	25	17	34

* Для $G_{\max}$, D , L — средние данные за 1971—1972 гг. в период $G_{\max}$; для R , V и продукции — за 1968—1969 гг. [Вагина, Шабохина, 1976].

** [Базилевич, Шмакова, 1984].

малого жизненного цикла у растений отмирали мелкие и часть крупных корней и запас R в конце вегетации снижался.

Сравним среднегодовые оценки запасов и прироста растительного вещества для степей Приобья и мезофитных вариантов степей других регионов: Барабы и Курской обл. (табл. 47). 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 R 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

Назаровская 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. 48).

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 состоянию 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 м². 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. zaleskii*). Основу травостоя пойменных лугов составляют злаки (полевица, овсяница, мятлик, пырей, бескильница) и осоки.

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

П р и м е ч а н и е. В числителе — сумма активных температур, °С; в знаменателе — сумма осадков, мм.

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.

Болота на данной территории представлены травяными типами (осоковые, лабазниково-осоковые).

Для сравнительной характеристики пространственно-временного изменения продуктивности все изученные экосистемы отнесены к трем типам: степные, луговые, болотные (табл. 49). 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 — болото 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. 50).

Величина $G_{\max}$ изменяется в 4 раза — от 750 г/м² в травяном болоте до 180 г/м² в петрофитной степи. Наиболее стабильная величина — запас фитомассы ($G_{\text{ав}} + \bar{R}$), пределы колебаний которого в разных типах экосистем составляют 1000—1500 г/м². 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 R и их доля в общей фито-

Показатель	Степь		Луг
	петрофитная, т. 20*	луговая, т. 3	настоящий, т. 6
Положение в рельефе	Склон террасы р. Чулым	Выровненная поверхность	Блюдцеобразное понижение на выровненной поверхности
Растительная ассоциация	Полынно-овсцово-кобыльная	Тимофеевково-баторазнотравная	Вейниково-горопково-крово-хлебковая
Средняя высота травостоя, см	40—60	40—50	80—90
Проективное покрытие, %	50—60	60—70	90—100
Почва	Дерново-карбонатная типичная среднemocная супесчаная на пестропочвенных песчаниках	Чернозем обыкновенный луговатый мощный среднесуглинистый на карбонатных покровных суглинках	Лугово-черноземная мощная среднесуглинистая на покровных суглинках

* Точки 19, 20 — Назаровский участок.

массе. Отношение $\bar{R}/G_{av}$ увеличивается от 1,6 до 8,8 в ряду травяное болото — луговая степь, настоящий и лесной луга — пойменный луг — петрофитная степь.

Запасы мертвых надземных растительных остатков ($\bar{D} + \bar{L}$) 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/м². Судя по величине отношения $(\bar{D} + \bar{L})/G_{av}$, 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 $\bar{V}/\bar{R}$ возрастает от петрофитной степи к лугам и далее к болоту.

Динамика растительного вещества в травяных экосистемах носит колебательный характер и в целом согласуется с ходом показателей тепло- и влагообеспеченности периода наблюдений (табл. 51, 52). 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). В травяном болоте величина G_{max} была близка

Назаровской впадины

лесной, т. 2	пойменный		Болото травяное, т. 4
	т. 11	т. 19*	
Склон грядобразного повышения	Пойма р. Береш	Пойма р. Чулым	Днище лога
Мятликово-кровохлебово-подорожниковая	Пырейно-осоковая	Мятликово-овсянищевая	Лабазниково-осоковая
50—60	60—65	50—60	90—95
50—60	90—100	80—100	60—70
Темно-серая лесная контактно-луговатая глубокоовскиная тяжелосуглинистая на двухчленных отложениях	Дерновая луговая аллювиальная зернисто-глинистая	Лугово-аллювиальная поверхностно-карбонатная мощная среднесуглинистая	Торфяно-болотная иловатая слоистая

к среднемноголетней, лишь в 1982 г. здесь отмечены экстремально низкие запасы растительного вещества. Сложившаяся в цикле засухливых лет экологическая обстановка отрицательно сказалась на функционировании болотных растений, поэтому запасы $G_{\max}$ и $(\bar{R} + \bar{V})$ были ниже среднемноголетних в 1,7—2 раза и приближались к таковым в экосистеме настоящего луга.

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, $\Sigma t^{\circ} > 10^{\circ}\text{C}$ 1628°, ГТК 1, 9), и минимумом в 1982 г., завершающем цикл засухливых лет.

Общие черты внутрисезонной динамики G в большинстве одноклассных экосистем совпадают: характерны одновершинные кривые с максимумом в июле или августе. В степных и болотных 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. 51, 52). В многолетнем плане высокую варьированность запасы $(\bar{D} + \bar{L})$ имеют в луговых

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

Показатель	Степь		Луг				Всего гра- вяное, т. 4
	петрофит- ная, т. 20	луговая, т. 3	настоя- щий, т. 6	лесной, т. 2	пойменный		
					т. 11	т. 19	
Средний запас, г/м²							
Надземная масса							
$G_{\max}$	179	449	672	401	368	268	749
$G_{\text{ав}}$	129	313	388	287	283	191	498
$D + L$	354	313	289	191	204	265	823
Подземная масса в слое почвы 0— 20 см							
R	1133	797	815	704	1244	1040	798
V	1104	1211	2267	1165	1569	1485	3922
Фитомасса ($G_{\text{ав}} + R$)	1262	1110	1203	991	1527	1231	1296
Вся растительная масса ($G_{\text{ав}} + D +$ $+ L + R + V$)	2720	2634	3759	2347	3300	2981	6041

Соотношение запасов

$(R + V)/(G_{\text{ав}} + D +$ $+ L)$	4,6	3,2	4,6	3,9	5,8	5,5	3,6
$R/G_{\text{ав}}$	8,8	2,5	2,1	2,5	4,4	5,4	1,6
$(D + L)/G_{\text{ав}}$	2,7	1,0	0,7	0,7	0,7	1,4	1,7
V/R	1,0	1,5	2,8	1,7	1,3	1,4	4,9

экосистемах, минимальную — в травяном болоте: величина $(D + L)_{\max}/(D + L)_{\min}$ в лугах — 4,1, в степях — 3,3, на болоте — 1,8. Экосистеме травяного болота свойствен «плавный», сглаженный ход кривой динамики запасов $(\bar{D} + \bar{L})$.

Изменение общих запасов подземного растительного вещества в луговой степи, пойменных и материковых лугах, травяном болоте имеет одинаковую тенденцию: наибольшие запасы $(R + V)$ отмечены в 1984 г., минимальные — в 1982 г. Сравнение динамики запасов $G_{\max}$ и $(\bar{R} + \bar{V})$ по годам показало ее идентичность в травяном болоте, луговой степи и пойменных лугах (см. табл. 51, 52). Среднегодовые запасы $(R + V)$ 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. В травяном болоте запас R составляет всего 13—28% в общем запасе $(R + V)$, но эта масса корней позволяет образовывать наибольшую величину надземной фитомассы.

Динамика запасов растительного вещества в экосистемах Назаровской впадины в сухие годы, г/м²

Фракция	1981		1982		Фракция	1981		1982	
	15. VI	15. VII	15. VI	15. VII		15. VI	15. VII	15. VI	15. VII
Петрофитная степь, т. 20					Лесной луг, т. 2				
G	Не определялось		307		G	147	190	150	279
D + L	»		369		D + L	132	134	76	173
R + V	»		4050		R + V	1751	1658	1505	1610
Итого	»		4726		Итого	2020	1982	1731	2062
Луговая степь, т. 3					Злаково-осоковый пойменный луг, т. 11				
G	172	217	116	143	G	Не определялось		229	277
D + L	114	215	109	210	D + L	»		152	126
R + V	1831	2701	1120	1404	R + V	»		1156	1640
Итого	2117	3133	1345	1757	Итого	»		1537	2043
Настоящий луг, т. 6					Травяное болото, т. 4				
G	214	295	203	285	G	272	723	209	394
D + L	31	61	151	246	D + L	1247	1070	694	977
R + V	3600	4128	3024	2280	R + V	4384	5158	2683	2563
Итого	3845	4484	3378	2811	Итого	5903	6951	3586	3934

Наиболее узкий диапазон изменений $R_{\max}$ и $R_{\min}$ в многолетнем плане отмечен в пойменных лугах и травяном болоте, 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 R во всех экосистемах имеет один или два максимума и коррелирует с динамикой надземной фитомассы. Запасы R повышаются к середине вегетационного периода, и $R_{\max}$ 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. 53).

Продукция надземной фитомассы во влажные годы минимальна в петрофитной степи — 240 г/(м²·год), повышается до 400—500 г/(м²·год) в пойменных и лесных лугах, до 750—930 г/(м²·год) — в луговой степи и на настоящем лугу и достигает

Т а б л и ц а 52

Динамика запасов растительного вещества в экосистемах Назаровской впадины во влажные годы, г/м²

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
R	Не опр.	1370	»	852	»	1028	Не опр.	»	1464	»	907	1403
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	»
R	»	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	»
R	»	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	Не опр.
D + L	»	66	89	113	»	408	»	304	387	306	»
R	»	551	280	1847	»	1324	»	372	409	450	»
V	»	1005	1210	1380	»	1600	»	1358	1247	1139	»
Итого . . .	—	1764	1934	3720	—	3454	—	2169	2405	2399	—

Заково-осоковый пойменный луг, т. 11

G	Не опр.	243	Не опр.	321	Не опр.	158	Не определялось	315	459	Не опр.
D + L	»	308	»	214	»	214	»	320	253	»
R	»	1532	»	1961	»	2000	»	1034	458	»
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.	113
D + L	423	207	»	540	»	271	445	194	200	»	379
R	Не опр.	857	»	1076	»	1190	Не определялось	»	1152	»	1411
V	»	1391	»	1474	»	1749	»	»	1653	»	1871
Итого . . .	—	2536	—	3349	—	3495	—	—	3293	—	3774

Травяное болото, т. 4

G	Не опр.	242	486	619	644	860	Не опр.	185	503	618	Не опр.
D + L	»	771	984	658	294	767	»	497	822	623	»
R	»	740	529	985	821	950	»	465	739	1213	»
V	»	5660	5364	4533	4337	4225	»	5610	3300	1990	»
Итого . . .	—	7413	7363	6795	6036	6802	—	6757	5364	4444	—

Продукция травяных экосистем Назаровской впадины, г/(м²·год)

Показатель	1983	1984	1985	Среднее	Показатель	1983	1984	1985	Среднее
<i>Петрофитная степь, т. 20</i>					<i>Злаково-осоковый пойменный луг, т. 11</i>				
<i>ANP</i>	244	233	232	236	<i>ANP</i>	436	321	Не опр.	378
<i>BNP</i>	1133	497	1005	878	<i>BNP</i>	1326	1626	»	1476
<i>NPP</i>	1377	730	1237	1114	<i>NPP</i>	1762	1947	»	1854
<i>Луговая степь, т. 3</i>					<i>Разнотравно-злаковый пойменный луг, т. 19</i>				
<i>ANP</i>	462	1008	774	748	<i>ANP</i>	484	643	374	500
<i>BNP</i>	1170	1504	506	1060	<i>BNP</i>	416	691	1533	880
<i>NPP</i>	1632	2512	1280	1808	<i>NPP</i>	900	1334	1907	1380
<i>Настоящий луг, т. 6</i>					<i>Травяное болото, т. 4</i>				
<i>ANP</i>	643	1436	716	932	<i>ANP</i>	866	1546	953	1122
<i>BNP</i>	669	2211	769	1216	<i>BNP</i>	1788	2927	2300	2338
<i>NPP</i>	1312	3647	1485	2148	<i>NPP</i>	2654	4473	3253	3460
<i>Лесной луг, т. 2</i>									
<i>ANP</i>	404	469	587	487					
<i>BNP</i>	1088	1737	168	998					
<i>NPP</i>	1492	2206	755	1485					

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

максимума в травяном болоте — 1100 г/(м²·год). 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 (1,4).

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/(м²·год) (в слое почвы 0—20 см). Она минимальна в петрофитной степи и на разнотравно-злаковом пойменном лугу, максимальна — в травяном болоте. Величина *BNP* варьирует по годам сильнее, чем *ANP* (см. табл. 53). 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, минимальная — для травяного болота.

Установлено, что период обновления запаса живых корней колеблется незначительно. Величина отношения $\bar{R}/BNP$ меняется во всех экосистемах, кроме болота, в пределах 1,2—0,7, т. е. период обновления в среднем близок к 1 году. В болотах же оборот корней очень быстрый — около трех раз за год. Для одной и той же экосистемы отношение $\bar{R}/BNP$ — величина постоянная.

Ритм продуцирования надземной и подземной массы имеет во всех экосистемах свои особенности. Условно можно выделить три типа ритмики создания продукции: степной, луговой и болотный, 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 и травяном болоте продуцируется около 40%, а в лугах — половина *ANP*. С середины июля в степных и луговых экосистемах интенсивность продукционных процессов снижается, в болотной — становится максимальной. 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, а в луговых — ритмика нарастания зеленой массы была схожа с таковой для травяных болот.

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 и болотной — 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, настоящие луга и травяные болота. Их годичная продукция составила в среднем 1800—3500 г/(м²·год). Далее следуют пойменные и лесные луга — 1400—1850 г/(м²·год), минимальной величиной продукции характеризуется петрофитная степь — 1100 г/(м²·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.

Сенокосный луг на техногенном субстрате, Красноярский край

Создание объектов угольной промышленности требует решения сложнейших задач рационального природопользования. Важнейшим этапом является изучение техногенного воздействия на природную среду. Сюда входит изучение как влияния выбросов ТЭЦ на естественные экосистемы, так и скорости формирования устойчивых, продуктивных агрофитоценозов на породных отвалах после рекультивационных мероприятий.

Объектом нашего исследования явилась часть назаровского транспортного отвала, предназначенная под сельскохозяйственное использование. Субстрат отвала — хаотически перемешанные четвертичные глины и суглинки, юрские песчаники с примесью аргиллитов, алевролитов и бурого угля. Содержание легкорастворимых солей низкое, pH близок к нейтральному.

При рекультивации на спланированную поверхность наносился почвенный слой, представляющий собой смесь гумусовых горизонтов почв черноземного вида с примесью лессовидных пород. Среднее содержание гумуса 11,4%, толщина почвенного слоя до 20 см. Рекультивированные почвы имеют одинаковое строение профиля и отличаются только мощностью гумусового слоя, глубина которого меняется от 10 до 25 см [Шугалей и др., 1985].

При вскрыше разреза гумусовый слой складывается в бурты, отсюда его и берут при рекультивации отвалов. В нашем случае вскрыша производилась на участках, занятых ранее культурными сенокосами, поэтому почва в буртах была насыщена семенами многолетних трав. В 1977 г. на рекультивированном участке посеяна смесь люцерны и донника. С 1979 г. участок используется как сенокос. Подсева трав не производилось.

На 9-й год после посева агрофитоценоз превратился в многовидовое сообщество (18 видов) с преобладанием люцерны в верхнем ярусе. Появились ценные кормовые злаки (овсяница, тимopheевка, костер, пырей) и бобовые (клевер, вика). Анализ продуктивности показал, что надземная фитомасса в 1985 г. перед покосом достигала 307 г/м², причем ценные в кормовом отношении верховые злаки (овсяница, тимopheевка, костер) составляли около 35% общего запаса, низовые злаки (мятлик, полевица) — 9%. После сенокосения доля люцерны в отаве резко возрастала — до 70%, доля верховых злаков снижалась до 19%, низовых — до 6% (табл. 54).

Видовой состав травостоя сенокосного луга, % от общей массы

Группа, вид	1984		1985		
	После покоса		До покоса	После покоса	
	июль	сентябрь		июль	сентябрь
Бобовые:					
люцерна	28,0	70,9	48,8	20,8	69,7
клевер, донник, горошек	2,2	0,4	0,9	16,2	0,6
Разнотравье	21,6	6,5	5,4	12,7	5,4
Злаки:					
овсяница	13,8	13,4	6,0	19,7	8,6
тимopheевка	17,5	1,8	2,5	5,9	6,5
костер	—	2,5	23,7	1,7	1,3
пырей	4,2	0,5	3,4	0,7	2,4
полевица + мятлик	12,7	4,0	9,3	22,3	5,5

Накопление зеленой массы в течение сезона шло неравномерно (табл. 55). После сенокосения (4.VII) к концу августа отросшая зеленая фитомасса достигала 410—420 г/м². Количество ветоши к осени уменьшилось, так как часть ее летом перешла в подстилку. Образование же новой ветоши после сенокосения снижалось, в агрофитоценозе шла вторая волна роста растений. Количество подстилки на сенокосном участке достигло около 300 г/м² и мало менялось в течение сезона.

Таким образом, структура надземного растительного вещества девятилетнего сеяного сенокоса характеризуется довольно высокими запасами зеленой фитомассы и подстилки и низкими запасами ветоши.

Общее количество подземных органов (табл. 56) в слое почвы 0—20 см изменялось от 1100 до 2500 г/м². В слое 20—40 см содержалось около 500 г/м². Распределение корневой массы было не-

Таблица 55

Динамика запасов надземного растительного вещества на техногенном сенокосном лугу, г/м²

Фракция	1984		1985			
	После покоса		До покоса 26.VI	В день покоса 4.VII	После покоса	
	19.VII	3.IX			20.VII	1.IX
G	85±12	411±45	238±18	307	190±36	420±41
D	60±6	114±13	204±39	170	112±8	122±5
L	198±18	200±23	292±29	292	341±19	320±25
G + D + L	343	725	734	769	643	862

Примечание. 5.VII.85 г. (G + D) = 109 г/м² (послеубоные остатки).

Динамика запасов подземных органов ($R + V$) на техногенном сенокосном лугу, г/м²

Слой почвы, см	1984		1985		
	19.VII	3.IX	26.VI	20.VII	1.IX
0—10	1449±285	1880±421	956±73	842±73	1084±109
10—20	577±107	590±94	258±14	230±27	422±62
20—30	349±121	Не опр.	335±71	158±19	Не опр.
30—40	142±37	»	212±71	104±13	»
0—20	2026±335	2470±535	1214±87	1072±94	1506±143
0—40	2616±474	Не опр.	1761±148	1334±105	Не опр.

равномерным по площади, о чем свидетельствуют большие отклонения от средних значений.

Доля живых корней была минимальна в начале вегетационного сезона 1985 г. (30%), увеличивалась в середине лета (53%) и достигала максимума осенью (60%). Запас R нарастал в течение сезона от 400 до 840 г/м², в то время как запас V упал с 840 до 560 г/м² (табл. 57).

В 1985 г. к середине июля продукция корней достигла всего 192 г/м² (табл. 58). В августе после покоса продукционный процесс шел крайне интенсивно, отавность достигла 435 г/м², такой же величиной характеризовался прирост корней. Очень близкие оценки продукции в период образования отавы были получены в 1984 г. Основной прирост подземных органов приходился на период позднелетнего прироста зеленой фитомассы, стимулированного летним отчуждением травостоя. Процесс разложения корневой массы в основном был приурочен к весенне-раннелетнему периоду и продолжался в июле, особенно активно в слое почвы 20—40 см.

Таким образом, сеяный луг на спланированном отвале является высокоурожайным сенокосным угодьем. Травостой его достаточно устойчив, о чем свидетельствует высокая доля в нем люцерны. Этот сенокосный луг не требует в течение длительного времени агротехнических мероприятий. Надземная продукция на 9-й год использования высока — 740 г/(м²·год) и превышает в годы ис-

Таблица 57

Динамика запасов R и V в слое почвы 0—20 см на техногенном сенокосном лугу, г/м²

Фракция	1984	1985			Среднее
	3.IX	26.VI	20.VII	1.IX	
R	1448±358	377±21	569±65	888±97	820
V	1022±221	837±58	503±52	618±50	745

Интенсивности продукционно-деструкционных процессов в экосистеме техногенного сенокосного луга, г/м² за период

Период	Надземная		Подземная	
	ANP	AM	BNP	BM
19.VII—3.IX 1984	382	0	440	0
3.IX 1984—26.VI 1985	238	0	0	1256
26.VI—20.VII 1985	69	34	192	619
20.VII—1.IX 1985	435	0	434	0
1.IX 1984—1.IX 1985	742	34	626	1875

следований подземную продукцию (626 г/(м²·год)). При сенокосении отчуждается 370 г/м² надземной массы. Благодаря высокой отавности доминирующих видов отава превышает основной укос.

Сравнение с результатами, представленными в предыдущем разделе, показывает, что сенокосный луг на отвале характеризуется специфическими чертами, отличающими его от естественных травяных экосистем Назаровской впадины: пониженным запасом V и низкой величиной BNP . По величине $G_{\max}$ агрофитоценоз близок к пойменному лугу, по запасу R и величине ANP — к луговой степи.

ЛЕСНАЯ ЗОНА

Травяные болота Приамурья,
Хабаровский край

Изучавшиеся нами травяные болота расположены в северной (бассейн оз. Эворон) и южной (пос. Славянка Нанайского района) частях Среднего Приамурья. Травяные болота в бассейне оз. Эворон формируются на приозерной аккумулятивной равнине в поймах небольших рек; в окрестности п. Славянка — в долине р. Амур, на плоских поверхностях террас и поймы, а также в понижениях рельефа; относятся они к транзитно-аккумулятивным экосистемам.

Климат территории — континентально-муссонный, с продолжительной ясной и сухой зимой, влажным и коротким летом. Характерной особенностью климата является частая смена сухих и влажных периодов как в пределах вегетационных сезонов, так и в многолетнем разрезе. В период с мая по сентябрь выпадает 80—85% годовой суммы осадков, при этом первая половина периода довольно засушливая, а вторая — очень влажная (коэффициент муссонности около 50% [Прозоров, 1985]). Чередование засушли-

вых и влажных лет носит циклический характер [Тростников, 1967].

Почвы травяных болот Среднего Приамурья по классификации Ю. С. Прозорова [1985] — аллювиально-дерново-торфянистые с переменнно-застойным переувлажненным водным режимом. Мощность органогенного слоя не более 40—50 см; подстилаются они тяжелыми, практически водонепроницаемыми глинами; объемный вес при степени разложения торфянистого горизонта 20—30% составляет 0,15—0,20 г/см³. Почвы характеризуются повышенной кислотностью по сравнению с почвами травяных болот Сибири и Европы: рН (солевой вытяжки) колеблется от 4,1 до 4,8 [Прозоров, 1974]. Содержание гумуса (по Тюрину) в 50-сантиметровом горизонте почв травяных болот Нижнего Приамурья довольно высокое — 28,6%, а азота (по Кьельдалю) — 1,37%. Характерной особенностью режима увлажнения почв в Приамурье является чередование периодов застойного переувлажнения с засушливыми периодами.

В растительном покрове травяных болот насчитывается 61 вид, из них 40 — травянистых растений [Прозоров, 1985]. Преобладают гигрофиты и гигромезофиты, но в засушливые годы могут господствовать мезофиты. Нашими исследованиями было выделено 3 вида кустарников и 22 вида травянистых растений, из которых 9 видов — более или менее ярко выраженные мезофиты, 13 — гигрофиты. Доминантом растительного покрова является *Calamagrostis kangdorfii*, содоминантами — *Carex appendiculata*, *C. lasiocarpa*, *C. kirganica*, иногда *Glyceria spiculosa*.

Среди травяных болот, широко распространенных в Приамурье, наиболее часто встречаются вейниковые и осоково-вейниковые, которые и послужили объектами наших исследований. Они широко используются под пастбища и сенокосы вблизи населенных пунктов и являются основным мелиоративным фондом при сельскохозяйственном освоении.

В 1978—1982 гг. мы провели режимные фитоценоотические наблюдения на осоково-вейниковых болотах с целью выяснения влияния характерных для Приамурья колебаний условий увлажнения на величину продукции, интенсивность и ритмику продукционно-деструкционных процессов в фитоценозах травяных болот. При сборе материалов и описании обменных процессов использовались методы, описанные в методическом разделе данной монографии и опубликованные нами ранее [Копотева, 1980, 1986].

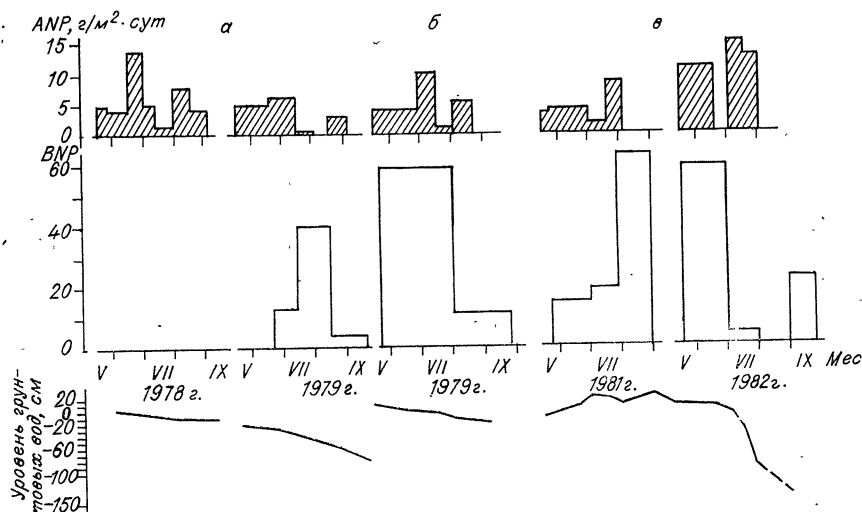
Погодные условия 1978—1982 гг. сильно отличались по количеству осадков (табл. 59). Особенно контрастными были 1981 и 1982 гг. На Славянском стационаре за летний период в 1981 г. выпало в 4 раза меньше осадков, чем в 1982 г.

Наблюдения за уровнем почвенно-грунтовых вод показали, что гидрологический режим почв меняется как по годам, так и в течение одного сезона (рис. 8). На осоково-вейниковом болоте в 1978 г. и на манниково-осоково-вейниковом в 1979 г. (Эворон)

Климатические показатели районов исследований (Среднее Приамурье)

Показатель	Эворон					Славянка			
	1977	1978	1979	1980	Средне-многолетнее	1980	1981	1982	Средне-многолетнее
Сумма осадков, мм									
за год	680	458	680	584	536	692	951	574	686
за VI—VIII	307	197	293	115	250	138	595	146	300
Сумма температур воздуха									
выше 5°C	2151	2175	2430	2290	2078	2625	2588	2623	2574
» 10°C	1980	1939	2012	2069	1771	2399	2364	2347	2300
Продолжительность вегетационного периода, сут	183	186	181	178	183	182	198	206	199

уровень почвенно-грунтовых вод был относительно высоким почти все лето, лишь в августе он начал постепенно снижаться. Резко отличался гидрологический режим осоково-вейникового болота в 1979 г., поскольку осенью 1978 г. низовой пожар уничтожил ветошь и подстилку, которые задерживают зимнюю влагу. В результате пожара произошло переосушение болота и уровень почвенно-грунтовых вод в течение всего вегетационного сезона 1979 г. залегал ниже корнеобитаемого слоя.



Р и с. 8. Динамика надземной и подземной продукции в травяных болотах Приамурья.

а — осоково-вейниковое, Эворон; б — манниково-осоково-вейниковое, Эворон; в — осоково-вейниковое, Славянка.

Динамика надземного растительного вещества

Компонент	1980			1981		
	6. VIII	27. VIII	15 IX	22. V	30. VI	17. VII
<i>G</i>	383	316	38	24	173	189
В том числе:						
вейник Лангсдорфа	257	207	0	0	76	82
осоки и пушицы	108	95	38	24	90	100
разнотравье	18	14	0	0	7	7
<i>D</i>	399	432	783	580	325	311
<i>L</i>	262	209	317	465	522	550
<i>D + L</i>	661	641	1100	1045	847	861
<i>G + D + L</i>	1044	957	1138	1069	1020	1050

Другая ситуация сложилась на болотах Славянского стационара. Здесь осоково-вейниковое сообщество находилось в условиях переувлажнения в течение всего вегетационного сезона 1981 г. и первой половины лета 1982 г.

Соответственно гидрологическим условиям менялись видовой состав болотных сообществ и запасы растительного вещества (табл. 60, 61). В связи с переосушением в осоково-вейниковом сообществе на Эворонском стационаре к концу 1979 г. уменьшилась видовая насыщенность, из травостоя выпали гидрофильные виды болотного разнотравья, доля гигрофитов (осоки и пушицы) снизилась с 30 до 19%, доля мезофитного разнотравья увеличилась. На Славянском стационаре в переувлажненном 1981 г. доля гигрофитов в период максимального развития травостоя достигла 50%. Со снижением уровня грунтовых вод в 1982 г. участие гигрофитов упало до 20%. Резко возросла роль гигромезофита — вейника Лангсдорфа, за счет которого сформировалось 80% фитомассы

Динамика запасов подземного растительного вещества

Фракция	Слой почвы, см	1980			1981	
		6. VIII	27. VIII	15. IX	22. V	30. VI
<i>R</i>	0—10	1 410	1 162	1 076	980	1 393
	10—20	507	501	537	639	600
	20—30	140	143	275	116	317
	0—30	2 057	1 806	1 888	1 735	2 310
<i>V</i>	0—10	3 422	3 070	3 978	2 605	1 759
	10—20	5 550	6 071	5 553	4 691	4 312
	20—30	3 967	3 323	4 515	2 695	3 747
	0—30	12 939	12 464	14 046	9 991	9 818
<i>R + V</i>	0—10	4 832	4 232	5 054	3 585	3 152
	10—20	6 057	6 572	6 090	5 330	4 912
	20—30	4 107	3 466	4 790	2 811	4 064
	0—30	14 996	14 270	15 934	11 726	12 128

осоково-вейникового болота (Славянка), г/м²

			1982					
2.VIII	27.VIII	20.IX	18.VI	2.VII	15.VII	1.VIII	29.VIII	24.IX
256	164	69	339	202	381	394	331	25
110	64	0	194	108	298	292	239	25
137	94	69	137	90	76	95	81	0
9	6	0	8	4	7	7	11	0
379	380	377	153	56	12	197	117	415
439	437	422	623	649	537	555	649	492
818	817	799	776	705	549	752	776	907
1074	981	868	1115	907	930	1146	1097	932

в период второго пика ее развития. Фазы развития вейника Лангсдорфа представлены на рис. 9. Величина $G_{\max}$ на осоково-вейниковом болоте Эворонского стационара снижается в связи с переусушением с 440 до 320 г/м², на осоково-вейниковом болоте Славянского стационара уменьшается под влиянием переувлажнения от 400 до 260 г/м² (табл. 62).

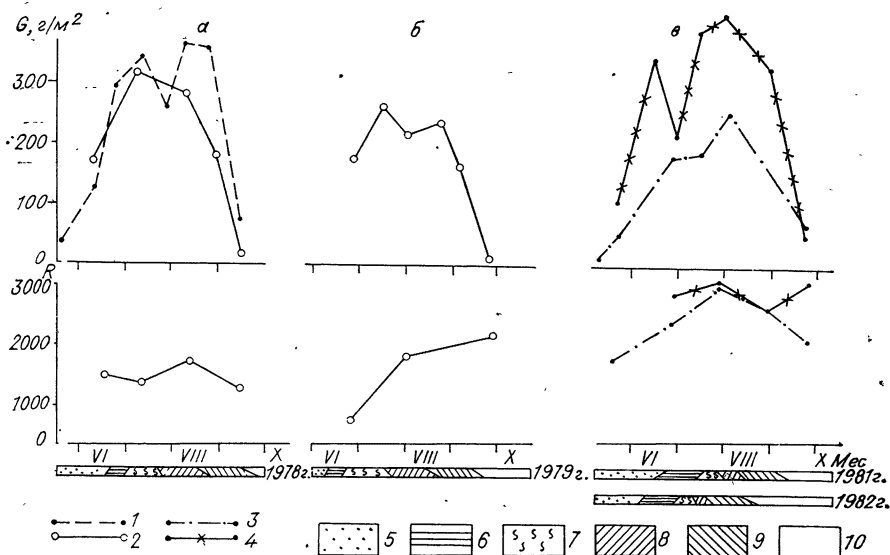
В благоприятные годы в развитии травостоя наблюдалось два пика зеленой фитомассы — в июне и августе. Переусушение или переувлажнение болота изменяли развитие травостоя, и образовывался лишь один пик фитомассы: в июле — начале августа (см. рис. 9).

Динамика запасов ветоши и подстилки зависит от динамики зеленой массы и гидрологических условий. Запас D на осоково-вейниковом болоте Эворонского стационара, уничтоженный палом, восстановился за один сезон, на восстановление запаса L требуется не менее двух лет. Запас D на осоково-вейниковом бо-

Таблица 61

осоково-вейникового болота (Славянка), г/м²

			1982			
30.VII	29.VIII	24.IX	2.VII	29.VII	31.VIII	25.IX
1 564	1 668	1 107	1 723	1 883	1 437	1 850
743	812	749	738	809	853	1 041
578	171	254	339	220	135	95
2 885	2 651	2 110	2 800	2 912	2 425	2 987
2 134	2 373	2 213	2 734	2 114	2 406	2 351
4 020	4 972	4 451	6 556	6 600	6 377	5 856
3 552	4 490	3 535	3 017	3 320	1 622	1 685
9 706	11 835	10 199	12 307	12 034	10 405	9 892
3 698	4 041	3 320	4 457	3 997	3 843	4 201
4 763	5 784	5 200	7 294	7 409	7 230	6 897
4 130	4 661	3 789	3 356	3 540	1 757	1 781
12 591	14 486	12 309	15 107	14 946	12 830	12 879



Р и с. 9. Динамика запасов зеленой фитомассы и живых подземных органов в травяных болотах Приамурья.

a — осоково-вейниковое, Эворон: 1 — 1978 г., 2 — 1979 г.; b — манниково-осоково-вейниковое, Эворон, 1979 г.; g — осоково-вейниковое, Славянка: 3 — 1981 г., 4 — 1982 г. Под осью абсцисс — фенологические фазы вейника Лангсдорфа: 5 — кушение, 6 — колошение, 7 — цветение, 8 — плодоношение, 9 — вторая генерация надземных органов, 10 — опад.

лоте Славянского стационара в 1982 г. был значительно ниже, чем в переувлажненном 1981 г. Динамика запасов L на этом болоте в разные годы существенно не отличается, повторяя в целом ход динамики запасов G .

Динамика запасов живых подземных органов подчинена динамике надземной фитомассы (см. рис. 9). В 1979 г. на осоково-вейниковом болоте (Эворон) наблюдался один максимум R — в августе, после достижения $G_{\max}$. К концу сезона запасы живых подземных органов снижались. На более гидрофильном манниково-осоково-вейниковом болоте (Эворон) в 1979 г. динамика запасов G характеризовалась двумя максимумами, соответственно в динамике запасов R выделялись два периода прироста и запас R увеличивался до конца сезона. На осоково-вейниковом болоте Славянского стационара в 1981 г. наблюдался один максимум запаса R , который совпал по времени с $G_{\max}$ (начало августа). В 1982 г. отмечено два максимума запаса R — в июле и сентябре, каждый после соответствующего пика надземной фитомассы.

Динамика подземной мортмассы зависит от колебаний уровня грунтовых вод и влажности почвы. На Эворонском стационаре с осени 1978 г. к концу 1979 г. запас V снизился на 2000 г/м^2 — из-за переусушения усиленно шли процессы деструкции растительного вещества. На Славянском стационаре в переувлажненном 1981 г. запас V возрос к концу сезона, в 1982 г. — падал в течение

Структура растительного вещества в травяных болотах Приамурья

Показатель	Эврон			Славянка			Средне-годовые
	Осоково-вейниковое		Манниково-осоково-вейниковое	Осоково-вейниковое			
	1978	1979		1979	1980	1981	
Средний запас, г/м ²							
Надземная масса							
$G_{\max}$	440	320	250	380	260	400	350
$G_{\text{ав}}$	234	213	176	246	146	279	224
D	383	89	172	Не опр.	392	188	290
L		0	266	»	473	584	529
$G_{\text{ав}} + D + L$	617	301	614	1 047	1 011	1 051	1 043
Подземная масса в слое почвы 0—30 см							
R	2 014	1517	1593	1 917	2 338	2 781	2 352
V	7 628	5886	7010	13 150	10 310	11 160	11 540
$R + V$	9 642	7403	8603	15 067	12 648	12 941	13 892
Вся растительная масса ($G_{\text{ав}} + D + L + R +$ $+ V$)	10 259	7705	9217	16 114	13 659	14 992	14 935

Соотношение запасов

$R/G_{\text{ав}}$	8,6	7,1	9,0	7,8	16,0	10,0	10,5
$(D + L)/G_{\text{ав}}$	1,6	0,4	2,5	Не опр.	5,9	2,8	3,7
V/R	3,8	3,9	4,4	6,9	4,4	4,0	4,9
$(R + V)/(G_{\text{ав}} + D + L)$	15,6	24,5	14,0	14,4	12,5	13,3	13,3

всего сезона, особенно быстро в августе — сентябре, одновременно со снижением уровня почвенно-грунтовых вод.

Болота Эворона накапливают меньше растительного вещества, чем болота Славянки (см. табл. 62). Они отличаются по запасам всех компонентов, в особенности мортмассы, как надземной, так и подземной.

Средние за сезон запасы G различных болот отличаются, на болотах Славянки они больше, чем на болотах Эворона. В то же время динамика по годам выражена резко. Так, запасы всех компонентов растительного вещества на болотах Славянки в разные по увлажнению 1981 и 1982 гг. имели большие различия, в динамике запасов G , R и V четко прослеживалась связь с гидротермическими условиями года.

Ритмика продуцирования надземной фитомассы во всех фитоценозах одинакова: первый максимум продукции на Эвороне наблюдался в июне — первой половине июля, на Славянке — в июне. Продукцию в основном создавали гигрофиты (осоки и пушицы) и вейник Лангсдорфа, который проходил в это время ста-

дии кущения — колошения (см. рис. 9). В июле, когда вейник находился в фазе цветения, происходило резкое падение продуцирования; иногда оно полностью прекращалось. В августе на Эвороне и в июле на Славянке наблюдался второй максимум продукции, в 1981 г. даже превысивший по величине первый. Его величина определялась развитием второй генерации надземных органов у вейника. Самый низкий прирост в осоково-вейниковом сообществе Эворона в 1979 г. был связан с отсутствием второй генерации вейника. Прирост создавался только позднелетним разнотравьем. Во всех остальных случаях второй максимум образуется за счет разнотравья (в основном *Sanguisorba paryiflora* — кровохлебки мелкоцветковой) и второй генерации вейника. В 1981 г. на болотах Славянки вейник был угнетен в связи с переувлажнением, и основная доля продукции была образована разнотравьем. Таким образом, ритмика надземной продукции определяется биологией развития видов. Рисунок ее сохраняется в разные годы, происходит лишь сдвиг максимумов продуцирования в зависимости от смещения фенофаз под влиянием погодных условий.

Величина надземной продукции, являющаяся функцией количества фотосинтезирующей фитомассы, сильно зависит от погодных и других внешних условий. Так, продукция осоково-вейникового сообщества на Эвороне в 1979 г. была почти в 2 раза меньше, чем в 1978 г. (табл. 63). Это снижение объясняется дефицитом влаги в почве, обусловленным, во-первых, падением уровня почвенно-грунтовых вод ниже корнеобитаемого слоя, во-вторых, отсутствием уничтоженной пожаром подстилки. Переосушение болота затормозило продукционный процесс вейника в период кущения — колошения и обусловило отсутствие второй генерации надземных органов. Влияние погодных условий особенно хорошо видно на болотах Славянки, где надземная продукция в более сухом 1982 г. была в 2 раза выше, чем в переувлажненном 1981 г. Величина продукции во второй период прироста отличалась в эти годы в 3 раза (см. рис. 8). Таким образом, при благоприятных условиях увлажнения, особенно во второй половине вегетационного сезона, надземная продукция травяных болот может достигать 700—800 г/(м²·год).

Т а б л и ц а 63

Продукция растительного вещества в экосистемах травяных болот Приамурья, г/(м²·год)

Сообщество	Год	ANP	BNP	NPP
Осоково-вейниковое, Эворон	1978	618	Не опр. 1680	Не опр. 2068
	1979	387		
Манниково-осоково-вейни- ковое, Эворон	1979	456	4620	5075
Осоково-вейниковое, Сла- вянка	1981	338	3045	3383
	1982	744	3472	4216

Ритмика прироста подземных органов связана с ритмикой надземной продукции. Максимум *BNP* либо соответствует максимуму *ANP*, либо запаздывает (см. рис. 8). Основная доля продукции создается корневищами и мелкими корнями вейника. Большая величина *BNP* на манниково-осоково-вейниковом болоте (Эворон) и на осоково-вейниковом (Славянка) в августе 1981 г. и в июне 1982 г. определялась высоким уровнем стояния почвенно-грунтовых вод. В это время корнеобитаемый слой был залит водой. При снижении уровня почвенно-грунтовых вод и улучшении условий аэрации продукция подземных органов резко падала. Самая низкая величина *BNP* наблюдалась на Эвороне в 1979 г., когда болото было переосушенным (см. рис. 8).

Таким образом, реакция на переувлажнение в надземной и подземной сферах травяных болот противоположна: с переувлажнением надземная продукция падает, подземная — резко увеличивается. В среднем величина продукции подземных органов травяных болот Приамурья колеблется в пределах 3000—4000 г/м² в зависимости от погодных условий года. В условиях пульсирующего увлажнения почв Приамурья прирост подземных органов сильно меняется в течение сезона и может достигать 600 г/м² в месяц.

Потери вещества за счет разложения, рассчитанные для сообществ Славянки, в течение вегетационного сезона 1981 г. составили 480 г/м² в надземной сфере и 2460 г/м² в подземной; в 1982 г. — 540 и 2900 г/м² соответственно. Деструкционные процессы в суммарном 1982 г. шли интенсивнее, чем в 1981 г.

Условия увлажнения вегетационного сезона 1982 г., весьма близкие к среднегодовым, можно считать, по-видимому, относительно благоприятными для функционирования осоково-вейниковых сообществ Приамурья, сформировавшихся в пульсирующем режиме.

Таким образом, на основе приведенных материалов можно сделать следующие выводы:

1. Травяные болота Приамурья характеризуются высокой продуктивностью (3000—5000 г/(м²·год)) за счет большой продукции подземных органов.

2. Неблагоприятные условия увлажнения, к числу которых относятся ксеризация под влиянием низовых пожаров и застойное переувлажнение, приводят к снижению надземной продукции. В то же время подземная продукция в условиях переувлажнения возрастает.

ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ

В нашей стране в период с 1968 по 1985 г. достаточно полно в продукционном аспекте было изучено около 50 травяных экосистем равнин и предгорий. Среди них имеются как заповедные, так и сенокосно-пастбищные варианты. Для обобщающего

анализа материала отобрано 27 заповедных экосистем (табл. 64—66); в их числе 19 сообществ, подробные данные о которых приведены в настоящей монографии, а также три степные экосистемы катены Северного Прикаспия [Фартушина, 1986], лиманы Дагестана [Яруллина, 1983] и Северного Прикаспия [Грищенко, 1972], влажный луг и травяные болота Барабы [Шатохина, Вагина, 1976]. Выбор экосистем определялся тем, что для них величины чистой первичной продукции оценены или авторами [Фартушина, 1986; Шатохина, Вагина, 1976], или нами на основании динамики запасов, полученной авторами [Яруллина, 1983; Грищенко, 1972]. Кроме того, включение последних материалов дополнило набор травяных экосистем сообществами полупустыни (Сев. Прикаспий), а также лугами и болотами тех регионов, для которых в настоящей монографии публикуются данные по степям (Дагестан, Бараба). При вычислении среднегодовое запасов $G_{\max}$, R и V и мер их варьирования для определенного типа травяных экосистем использованы также экспериментально полученные разными авторами величины, приведенные в сводке Н. И. Базилевич с соавторами [1986].

Все травяные экосистемы, исходя из степени их увлажнения, разбиты нами на 8 типов (групп): опустыненные, сухие опустыненные, сухие, настоящие, луговые степи, объединенные в одну группу остепненные и мезофитные луга, влажные луга, травяные болота. Лугово-степные экосистемы, приуроченные к глубокому солонцам (Бараба), лугово-черноземным (Забайкалье) и лугово-каштановым почвам (Сев. Прикаспий), рассматриваются как остепненные луга, хотя авторы [Н. Г. Шатохина, данная монография; В. А. Снытко с соавторами, там же; Фартушина, 1986] относят их по растительности к луговым степям.

Как уже указывалось в разделе «Методология и методы изучения продукционно-деструкционных процессов в травяных экосистемах», количественная оценка величин ANP , BNP , NPP зависит от метода их определения. В данной работе всеми авторами был применен единый метод «минимальной оценки» по динамике запасов различных фракций растительного вещества [Титлянова, 1977]. Это обстоятельство позволяет сравнивать продукцию различных экосистем и выявлять разницу, обусловленную гидро-термическими или эдафическими условиями, а также биологическими особенностями доминирующих видов.

Рассмотрим для различных типов травяных экосистем средние запасы $G_{\max}$, R и V , величины продукции, изменчивость этих показателей во времени и пространстве, а также динамику продукционного процесса на примере наиболее полно изученных экосистем.

Среднегодовое величина $G_{\max}$ (рис. 10) меняется от 120 до 560 г/м², повышаясь от опустыненных степей к лугам; в группах «остепненные и мезофитные луга», «влажные луга» она одинакова и максимальна для травяных экосистем, в травяных болотах снижается до 450 г/м². Разброс значений $G_{\max}$ внутри каждой

Характеристика продукционно-деструкционных процессов в степных экосистемах

Показатель	Сухая опустынившаяся		Сухие		Настоящие			Луговые		
	Плакор		Плакор	Склон	Плакор		Склон	Плакор		Склон
							север- южный			
	Сев. При- каспий	Дагестан	Казахстан	Сев. При- каспий	Казахстан	Казахстан	Забайкалье	Курская обл.	Бара- ба	При- обье
$\bar{R}/G_{\max}$	5,0	2,9	34,2	6,5	13,9	8,0	6,4	2,4	5,8	5,8
$\bar{R}/\bar{V}$	4,0	4,3	4,1	2,4	4,5	0,2	0,3	0,7	4,6	0,7
Соотношение запасов										
Продукция, г/(м ² ·год)										
ANP	310	250	180	440	340	140	250	150	370	610
BNP	690	870	1420	1060	1930	1820	1750	1440	950	1840
NPP	1000	1120	1600	1500	2270	1930	2000	1590	1320	2450
BNP/ANP	2,3	3,5	8,0	2,4	5,7	16,5	7,0	9,6	2,6	3,0
Скорость оборота, год										
$G_{\max}$	0,5	0,6	0,3	0,5	0,4	0,8	0,7	0,7	0,7	0,6
$\bar{R}/BNP$	1,1	0,5	1,1	1,5	1,0	0,4	0,6	0,7	1,6	1,0
$\bar{V}/BNP$	1,1	0,4	1,0	0,6	0,7	1,6	1,8	2,0	1,0	1,5
$(G_{\max} + \bar{D} + \bar{L} + \bar{R} + \bar{V})/NPP$	1,8	1,2	2,0	1,8	1,7	2,0	2,3	2,6	2,3	2,2
								1,3		1,5

Характеристика продукционно-деструкционных процессов в луговых экосистемах

Показатель	Остепенные и мезофитные луга						Влажные луга			
	Пониже- ние	Склон		Склон	Пониже- ние на плакоре	Днище пади	Тиманы		Дно луга	Приозер- ная тер- раса
		северо- западный	юго-во- сточный				Дажестан	Сев. При- каспий		
	Сев. При- каспий	Курская обл.		Бараба	Назаров- ская впа- дина	Забай- калье	Дажестан	Сев. При- каспий	Курская обл.	Бараба
Соотношение запасов										
$\bar{R}/G_{\max}$	3,0	0,6	0,6	5,1	1,2	5,9	5,0	4,6	1,0	7,5
$\bar{R}/\bar{V}$	4,1	0,7	0,6	1,9	0,4	0,4	0,8	0,8	0,9	0,4
Производство, г/(м ² ·год)										
ANP	840	1160	1040	430	930	310	560	840	1700	540
BNP	1860	890	1040	2030	1220	2080	4560	3040	1800	2930
NPP	2700	2050	2050	2460	2150	2390	5120	3880	3500	3470
BNP/ANP	1,1	0,8	1,0	4,7	1,3	6,7	8,0	3,5	1,1	5,5
Скорость оборота, год										
$G_{\max}/ANP$	0,8	0,7	1,0	0,8	0,7	0,6	0,7	0,6	0,7	0,4
$\bar{R}/BNP$	1,1	0,6	0,5	0,8	0,7	0,5	0,4	0,7	0,6	0,6
$\bar{V}/BNP$	1,0	0,9	0,9	0,4	1,9	1,5	0,5	0,9	0,7	1,5
$(G_{\max} + \bar{D} + \bar{L} + \bar{R} + \bar{V})/NPP$	1,9	1,3	1,5	1,4	1,9	1,9	1,0	Не опр.	1,1	1,9

Характеристика продукционно-деструкционных процессов в экосистемах травяных болот

Показатель	Приозер- ная тер- раса	Приозер- ная пойма	Депрессия	Приозер- ная аккумуля- тивная рав- нина	Речная терраса
	Бараба		Назаров- ская впа- дина	Приамурье	
				Эврон	Славянка

Соотношение запасов

$\bar{R}/G_{\max}$	11,4	2,4	1,1	6,1	6,9
$\bar{R}/\bar{V}$	0,3	0,6	0,2	0,2	0,2

Продукция, г/(м²·год)

ANP	470	1070	1120	460	540
BNP	5900	2120	2340	4620	3260
NPP	6370	3190	3460	5080	3800
BNP/ANP	14,7	2,0	2,0	10,0	6,0

Скорость оборота, год

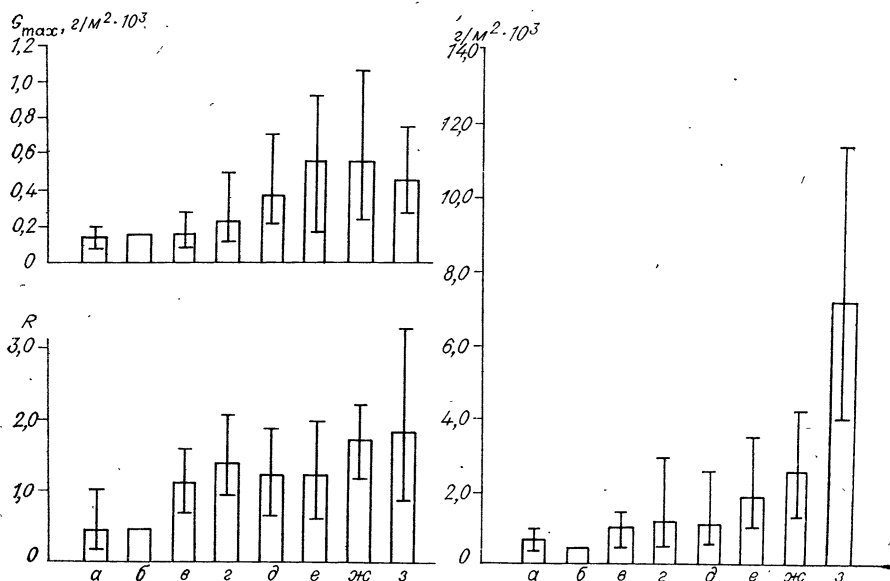
$G_{\max}/ANP$	0,6	0,5	0,7	0,6	0,6
$\bar{R}/BNP$	0,6	0,6	0,3	0,3	0,7
$\bar{V}/BNP$	1,9	1,0	1,7	1,5	3,5
$(G_{\max} + \bar{D} + \bar{L} + \bar{R} +$ $+ \bar{V})/NPP$	2,4	1,5	1,8	1,8	4,0

группы огромен: так, например, нижняя оценка в луговых степях равна средней в настоящих степях и меньше, чем верхняя оценка в сухих степях.

Среднемноголетняя величина запаса живых подземных органов в слое почвы 0—50 см повышается от 450 г/м² в опустыненных степях до 1400 г/м² в настоящих степях, снижается в лугово-степных экосистемах и вновь увеличивается во влажных лугах и болотах, достигая наибольшей величины — 1800 г/м². Минимальное значение запаса $\bar{R}$ в опустыненных степях (200 г/м²) отличается от максимального в болотах (3500 г/м²) в 17 раз, средние значения по группам различаются лишь в 4 раза.

Среднемноголетняя величина запаса подземной мортмассы равномерно растет с увеличением увлажнения, достигая 2500 г/м² в экосистемах влажных лугов и резко поднимаясь до 7300 г/м² в травяных болотах. Сухие, настоящие и луговые степи в среднем имеют одинаковую величину запаса $\bar{V}$, при том что максимальные запасы подземной мортмассы наблюдаются в настоящих степях.

Таким образом, зависимость величин $G_{\max}$, $\bar{R}$ и $\bar{V}$ от увлажнения нелинейна. Максимальная зеленая фитомасса образуется в



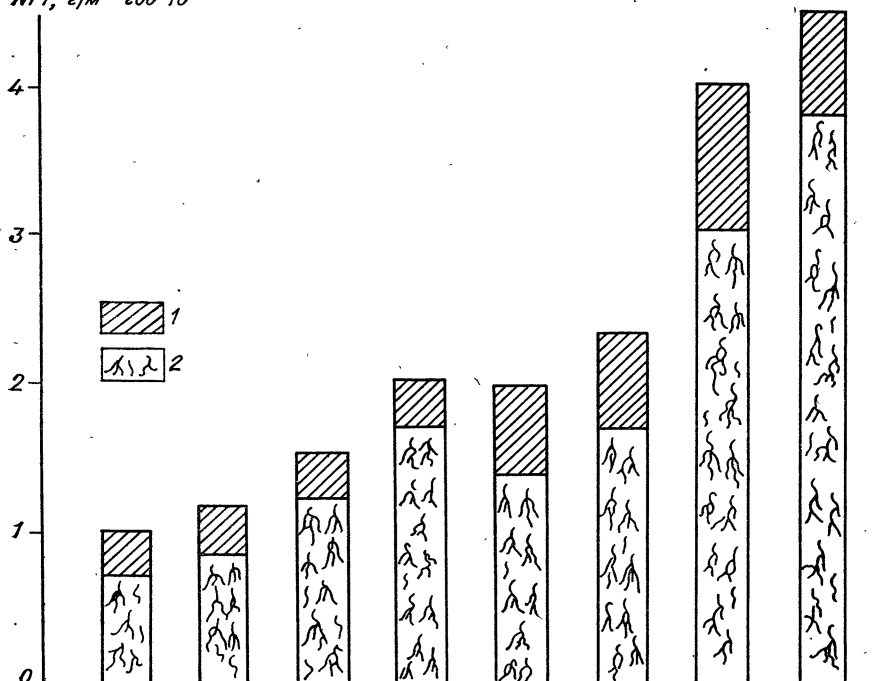
Р и с. 10. Среднегодовые запасы $G_{\max}$, R и V в различных типах травяных экосистем.

Степи: а — опустыненные, б — сухие опустыненные, в — сухие, г — настоящие; д — луговые; е — остепненные и мезофитные, ж — влажные; з — травяные болота. Вертикальные отрезки — минимальные и максимальные значения.

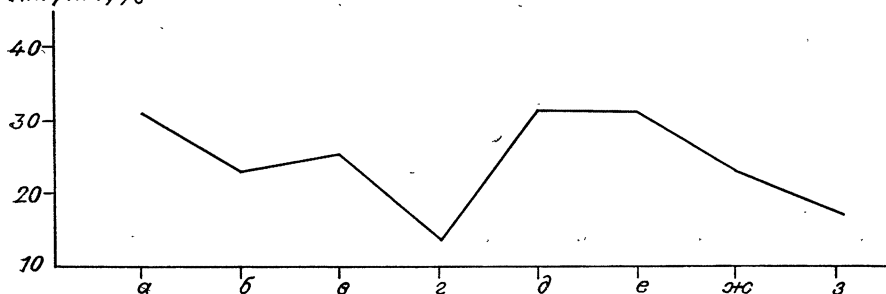
лугах, запас живых корней повышен в настоящих степях, влажных лугах и болотах; запас подземных растительных остатков в сухих, настоящих и луговых степях колеблется без видимой закономерности. Снижение запаса $G_{\max}$ в болотах, увеличение запаса R в настоящих степях, резкие колебания запаса V и общая нелинейность изменения этих величин по градиенту увлажнения неоднократно отмечались в литературе [Титлянова, 1977; Базилевич и др., 1986; Grassland ecosystems..., 1979].

Снижение зеленой фитомассы при одновременном повышении запаса живых корней в болотах и настоящих степях по сравнению с луговыми степями обусловлено биологией доминантных видов, складывающих данные сообщества. В первом случае растения страдают от недостатка кислорода, во втором — от недостатка воды в почве. И в том и другом случае преимущества получают растения, развивающие мощные системы подземных органов: болотные растения, образующие массу мелких всасывающих корешков, степные крупнодерновинные злаки с глубоко проникающей и разветвленной корневой системой. Если же доминантом в болотной экосистеме является тростник, который обладает развитой воздухоносной тканью и не страдает от недостатка кислорода в почве, то запас $G_{\max}$ в такой экосистеме резко возрастает, а запас R снижается. Соответственно в степях во влажные годы, когда доля мезофитов в травостое возрастает, зеленая фитомасса увели-

$NPP, \text{г/м}^2 \cdot \text{год} \cdot 10^3$



$ANP/NPP, \%$



Р и с. 11. Чистая первичная продукция травяных экосистем и доля в ней надземной продукции.

1 — надземная продукция, 2 — подземная. Обозначения экосистем а—з — см. рис. 10.

чивается, а масса живых корней снижается [Титлянова, 1977; Базилевич и др., 1986].

Чистая первичная продукция травяных экосистем возрастает с увеличением увлажнения от 1000 в опустыненной степи до 3400 $\text{г/м}^2 \cdot \text{год}$ на травяных болотах (рис. 11). Зависимость между величиной NPP и степенью увлажнения является линейной.

Величина NPP сухой опустыненной степи Дагестана лишь незначительно выше, чем опустыненной степи Северного Прикаспия, и значительно ниже, чем сухих степей (см. табл. 64). Л. А. Магомедовой (данная монография) подчеркивалось, что по целому ряду свойств изучаемая степь Дагестана близка к опустыненной. Интегральная характеристика экосистемы — первичная продукция — отражает опустыненность сухой степи Дагестана. Величины NPP двух сухих степей — Северного Прикаспия и Казахстана — очень близки друг к другу, хотя первая из них расположена на склоне катены в полупустыне, вторая — на плакоре в сухостепной подзоне.

Близки также между собой величины NPP настоящих степей, занимающих плакорные позиции (Казахстан, Забайкалье) и южные склоны сопок (Забайкалье). В то же время величина NPP степи северного склона на той же самой катене Забайкалья ниже (см. табл. 64). Переход от опустыненных степей к сухим увеличивает NPP на $500 \text{ г}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$, от сухих к настоящим — на $400 \text{ г}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$.

Дальнейшее смещение в лесостепную зону не приводит к увеличению продукции (см. рис. 11). Первичная продукция настоящих и луговых степей колеблется от 2500 до $1300 \text{ г}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$ (см. табл. 64), составляя в среднем около $2000 \text{ г}/(\text{м}^2 \cdot \text{год})$. Зависимость ее от степени увлажнения нелинейна. Причиной этого является изменение в структуре фитомассы, происходящее на границе настоящих степи — луговые степи.

Общий запас фитомассы (усредненный по сезону, годам и по экосистемам) равен $1320 \text{ г}/\text{м}^2$ в настоящих степях и $1480 \text{ г}/\text{м}^2$ в луговых, при этом доля G_{av} составляет лишь 7% в настоящих и 20% в луговых степях. Дыхательная способность зеленой фитомассы в 2—2,5 раза выше, чем корней [Наумов, 1981]. Следовательно, чем выше доля G , тем больше затраты на дыхание фитоценоза. Исходя из баланса углерода для настоящей степи [Наумов, 1985], можно рассчитать, что затраты на дыхание за сезон составляют $1300 \text{ г С}/\text{м}^2$ в настоящей степи и $1660 \text{ г С}/\text{м}^2$ в луговой степи. Разница выражается в $700 \text{ г}/\text{м}^2$ органического вещества за сезон. Вероятно, тот прирост фотосинтеза (чистая первичная продукция + затраты на дыхание), который обусловлен в луговых степях увеличением листовой поверхности, расходуется на увеличение дыхания растений. В результате между фотосинтезом и затратами на дыхание складываются такие отношения, что разность $Ph - Resp = NPP$ оказывается одного порядка в настоящих и луговых степях.

Луговые степи значительно отличаются друг от друга по величине NPP . Мера вариабельности (табл. 67) достигает здесь 0,6. Степь в Барабе характеризуется наименьшей продукцией, в то время как степь в Приобье имеет ту же продукцию, что и в Курской области. Причина, по-видимому, заключается в водном режиме этих степей. Степь в Барабе лежит на вершине гривы и теряет со стоком около 30% осадков. Степь в Приобье располагается

Меры вариабельности характеристик продукционного процесса
для степных экосистем, $\alpha = (X_{\max} - X_{\min})/\bar{X}$

Показатель	Тип варьирования	Степи		
		опустынен- ные и сухие	настоящие	луговые
<i>R</i>	Внутрисезонное	0,8	0,7	0,5
	Межгодовичное	0,3	0,4	0,3
	Межэкосистемное	1,2	0,8	1,1
<i>V</i>	Внутрисезонное	0,7	0,4	0,4
	Межгодовичное	0,3	0,5	0,5
	Межэкосистемное	1,3	2,2	2,0
<i>G_{max}</i>	Межгодовичное	0,8	0,7	0,6
	Межэкосистемное	1,6	1,5	1,2
<i>ANP</i>	Межгодовичное	0,8	0,7	0,5
	Межэкосистемное	0,9	1,1	0,6
<i>BNP</i>	Межгодовичное	0,8	0,7	0,7
	Межэкосистемное	0,9	0,3	0,6
<i>NPP</i>	Межгодовичное	0,7	0,7	0,6
	Межэкосистемное	0,6	0,3	0,6

на склоне и получает за счет стока дополнительную влагу. Переход к остепненным и мезофитным лугам отражается в увеличении величины *NPP* еще на 300 г/(м²·год). Разброс в величинах *NPP* невелик (мера вариабельности равна 0,3), хотя луга резко отличаются друг от друга по растительности и количеству получаемого тепла.

На следующей ступени увлажнения (влажные луга) *NPP* увеличивается на 1600 г/(м²·год) и достигает 3990 г/(м²·год) за счет резкого возрастания подземной продукции. Разброс величин *NPP* между экосистемами вновь увеличивается. Максимальной величиной *NPP* характеризуются лиманные луга Дагестана.

Разница в продукции влажных лугов и болот составляет всего лишь 400 г/(м²·год), разброс между величинами *NPP* в этой группе достигает максимума (мера вариабельности 0,9). Наибольшая разница наблюдается не между географически удаленными друг от друга болотами, а между болотами Барабы, находящимися на одной и той же катене, но отличающимися доминирующими видами. Светлуха — доминант болота на приозерной террасе — создает высокую надземную и низкую подземную продукцию; вейник и осоки — доминанты болота на приозерной пойме — низкую надземную и очень высокую подземную. Данный пример ярко иллюстрирует вклад доминирующих видов в создание продукции.

Подводя итоги, отметим, что величина *NPP* — интегральная характеристика экосистем — обусловлена в травяных экосистемах режимом увлажнения. В зональных сообществах от подзоны

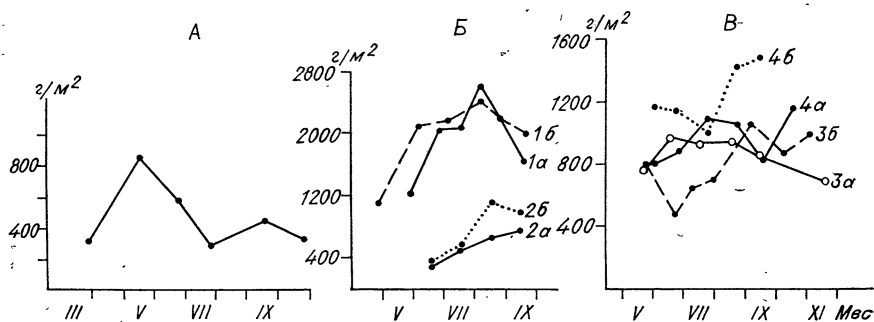
опустыненных степей (годовые осадки 230 мм) к луговым (годовые осадки 500—700 мм) величина NPP возрастает в среднем от 1000 до 2000 г/(м²·год). Дальнейшее увеличение увлажнения за счет перераспределения стока на катене и подпитывания грунтовыми водами приводит к повышению продукции до 2400—4000 г/(м²·год) в лугах различного типа и до 4400 г/(м²·год) в травяных болотах. Как показано Н. И. Базилевич [1976], на катене Карачи травяные болота получают в 3 раза больше осадков, чем луговые степи. Этому увеличению количества осадков отвечает возрастание продукции от 1300 до 4800 г/(м²·год).

Естественно, что количество тепла влияет на величину продукции, однако имеющихся материалов все еще недостаточно, чтобы оценить роль среднегодовой температуры на фоне одного и того же количества осадков. Тип травяной экосистемы в растительности и почвах отражает общий гидротермический режим, величина NPP соответствует типу экосистемы, т. е. определенному гидротермическому режиму. В этом интегральном влиянии режима наибольший вес принадлежит увлажнению, что и приводит к линейной зависимости величины NPP от степени увлажнения почв. Все другие показатели продуктивности (см. табл. 64—66, рис. 10, 11) проявляют нелинейную зависимость и могут резко колебаться от региона к региону в пределах одного и того же типа экосистем.

Отношение $\bar{R}/G_{\max}$, показывающее, сколько граммов корней необходимо для обеспечения водой и питательными элементами 1 г надземной фитомассы, максимально в сухих типчаково-ковыльных и настоящих разнотравно-ковыльных степях Казахстана (см. табл. 64—66). Оно снижается как в сторону более сухих, так и более влажных (до определенного предела) местообитаний. В первом случае снижение обусловлено доминированием ксерофитных полыней, формирующих значительную надземную фитомассу, во втором случае — доминированием мезофитного разнотравья, не имеющего мощной корневой системы. Величина $\bar{R}/G_{\max}$ минимальна (0,6) в лугах Курской области. Во влажных лугах и особенно болотах это отношение вновь повышается за счет увеличения подземной фитомассы злаков и в особенности осок.

Отношение $\bar{R}/\bar{V}$ отражает соотношение скоростей процессов отмирания корней и разложения мертвых подземных остатков. Если скорости равны, то $\bar{R}/\bar{V} = 1$; если скорость разложения превышает скорость отмирания, то $\bar{R}/\bar{V} > 1$; если разложение заторможено — $\bar{R}/\bar{V} < 1$.

Для сухих опустыненных, сухих и большинства настоящих степей $\bar{R}/\bar{V} > 1$, что говорит о быстрой минерализации мортмассы в теплых регионах. На фоне этой общей закономерности резко выделяются степи Забайкалья, где накапливается огромное количество подземной мортмассы. Торможение разложения вызвано, по-видимому, малой продолжительностью теплового периода, когда микрофлора работает активно. Накопление подземной



Р и с. 12. Динамика запаса живых подземных органов в степных экосистемах.

А — сухая опустыненная степь Дагестана; Б — настоящие степи, В — луговые степи; 1 — Казахстан: а — сухой, теплый год; б — влажный, теплый; 2 — Забайкалье: а — умеренно теплый, умеренно влажный год; б — холодный, влажный; 3 — Курская обл.: а — сухой год, б — влажный; 4 — Новосибирское Приобье: а — умеренно влажный год, б — влажный.

мортмассы — отличительная особенность центрально-азиатских экстраконтинентальных степей, что подтверждается данными Г. Д. Дыминой [1982] для степей Тувы. Отношение $\bar{R}/\bar{V}$ составляет здесь 0,2 для опустыненной, сухой и луговой степей, т. е. еще меньше, чем в Забайкалье.

В луговых степях запас мертвых корней больше запаса живых, разложение несколько заторможено. Среди этих экосистем выделяется наиболее сухая — степь Барабы, где минерализация протекает очень быстро, вероятно, в связи с хорошим летним прогревом почвы.

В экосистемах большинства лугов $\bar{R}/\bar{V} < 1$, и только в Северном Прикаспии и Барабе $\bar{R}/\bar{V} > 1$. В болотах в связи с переувлажнением и недостатком кислорода процесс разложения заторможен, отношение $\bar{R}/\bar{V}$ для большинства болот около 0,3.

Итак, разложение подземной мортмассы замедляется с увеличением увлажнения и сопутствующим ему понижением температуры почвы. Во всем степном ареале выделяется провинция холодных центрально-азиатских степей, где, несмотря на теплое лето, минерализация V протекает медленно.

Доля надземной продукции от общей (рис. 11) падает от опустыненных степей к настоящим, затем поднимается до максимума в луговых степях, остепненных и мезофитных лугах и вновь понижается к травяным болотам. Наименьшая доля ANP характерна для степей Забайкалья, где подземная продукция превышает надземную в 7—16 раз. В луговых степях отношение BNP/ANP колеблется от 1,4 до 3,0; в остепненных и мезофитных лугах — от 0,8 до 6,7; во влажных лугах — от 1 до 8 и в болотах от 2 до 15. В очень редких случаях наблюдаются равные величины надземной и подземной продукции. Таким примером являются все три (очень разные по составу травостоя) луга в Курской области.

Одной из важнейших характеристик углеродного цикла является время оборота органического вещества отдельных компонентов — $G_{\max}/ANP$, $\bar{R}/BNP$, $\bar{V}/BNP$ — или всего растительного вещества — $(G_{\max} + \bar{D} + \bar{L} + \bar{R} + \bar{V})/NPP$. Время оборота измеряется в годах и показывает, за какой период образуется (или расходуется) количество вещества, равное его запасу в соответствующем компоненте. Время оборота $G_{\max}$ во всех травяных экосистемах меньше года, оно практически одинаково для всех степей (в среднем 0,5—0,6 года) за исключением забайкальских, где оно больше (0,7 года). Наибольшим временем оборота отличаются остепненные и мезофитные луга (0,8 года), во влажных лугах и болотах время оборота снова снижается (0,6 года). Короткое время оборота связано с тем, что прирост и отмирание зеленой фитомассы происходят в течение всего сезона, длинное время оборота обусловлено синхронностью роста большинства видов и одновременным достижением ими $G_{\max}$. Действительно, в степях и болотах наблюдается двухвершинная кривая роста травостоя, в лугах — одновершинная.

Время оборота $\bar{R}$ максимально (в среднем 1 год) в степях различного типа, оно снижается в дальнейшем от луговых степей к лугам и достигает минимального значения (0,6—0,3 года) в болотах. Подземные органы степных растений прирастают и отмирают медленно, болотных — быстро и непрерывно. Время оборота 1 год означает, что величина BNP равна среднему запасу живых корней. Это справедливо для многих, но далеко не для всех степных экосистем (см. табл. 64). Так, например, в сухой опустыненной степи Дагестана BNP в 2 раза превышает $\bar{R}$, а в сухой степи Казахстана в 1,5 раза ниже. Аналогично величина отношения $BNP/\bar{R} > 1$ в луговых степях Курской области и < 1 в луговых степях Барабы. Отдельные степи внутри группы отличаются по времени оборота сильнее, чем группы между собой. Скорости прироста и отмирания корней в первую очередь определяются биологией видов: многолетние подземные органы полыни, например, имеют большую продолжительность жизни, чем мелкие и очень тонкие корни болотных видов растений.

Время оборота $\bar{V}$ минимально в опустыненных и сухих степях — 0,8 года, резко колеблется в настоящих и луговых степях — от 0,7 года до 2 лет, максимально в степях Забайкалья, где накапливаются, как уже отмечалось, большие запасы подземной мортмассы. В лугах разного типа время оборота — в среднем около 1 года, с отклонением от 0,4 до 1,9 года. Максимально время оборота $\bar{V}$ в болотах — от 1 года до 3,5 лет. Таким образом, общая тенденция выражается в увеличении времени оборота от опустыненных степей к болотам, однако провинциальные отличия могут быть больше типологических.

Время оборота всего растительного вещества меняется от 1 года до 4 лет. Медленнее всего происходит круговорот в болотах, быстрее всего — в лугах, степи занимают промежуточное положение.

Таким образом, все параметры продуктивности, кроме величины NPP , меняются в зависимости от увлажнения нелинейно. Хотя общие тенденции, такие как уменьшение времени оборота живых корней и увеличение времени оборота мертвых с увеличением увлажнения экосистем, и просматриваются на представленном материале, отклонения от них на региональном уровне превышают типологические различия.

Все показатели продуктивности меняются не только в пространстве, но и во времени: закономерно увеличиваются или уменьшаются в течение вегетационного сезона и колеблются от года к году. Для того чтобы количественно оценить степень изменения величин, используем простейшую меру вариабельности α (см. табл. 67). Если $\alpha = 1$, то разница между максимальной и минимальной величиной равна средней; если $\alpha = 0,5$ — разница составляет 50% от $\bar{x}$. Рассмотрим варьирование R и V в течение сезона, от года к году и между отдельными экосистемами (далее внутрисезонное, межгодичное и межэкосистемное соответственно) для каждого типа степей, а варьирование $G_{\max}$, ANP , BNP и NPP — для двух последних случаев (см. табл. 67).

Величина R мало варьирует от года к году, значительно — в течение вегетационного периода и сильно — между отдельными экосистемами. Степень сезонного изменения падает от объединенной группы опустыненных и сухих степей к группе луговых. В группе опустыненных и сухих степей сезонная динамика запаса живых подземных органов выражена наиболее резко.

Величина V в группе опустыненных и сухих степей мало варьирует от года к году и значительно — внутри сезона. В настоящих и луговых степях внутрисезонные и межгодичные изменения близки по своей величине. Степень варьирования V между отдельными экосистемами велика и максимальна в настоящих степях.

Колебания $G_{\max}$ внутри каждой группы гораздо больше, чем межгодичные. И межгодичное, и межэкосистемное варьирование снижается с увеличением увлажнения. Та же закономерность характерна для межгодичного изменения величины ANP . В то же время межэкосистемное варьирование величины ANP максимально в группе настоящих степей.

Колебания величин BNP от года к году практически одинаковы для всех групп, а межэкосистемное варьирование максимально в группе опустыненных и сухих степей и минимально в группе настоящих степей. Величина NPP колеблется от года к году с одинаковой амплитудой в опустыненных, сухих и настоящих степях и несколько меньше в луговых. Межэкосистемное варьирование NPP минимально в настоящих степях.

Таким образом, разные показатели продуктивности имеют различные амплитуды колебаний и разный характер изменения в зависимости от увлажнения.

Наиболее стабильной величиной, мало меняющейся от года к году, является средний за год запас R . Более сильны межгодичные колебания V и максимальны колебания $G_{\max}$ и ANP .

Межэкосистемное варьирование больше межгодового для всех четырех показателей и максимально для V . Противоположная картина наблюдается для BNP и NPP — колебания этих величин по годам в целом выше, чем между экосистемами.

Внутрисезонные изменения R и V , межгодовые V , $G_{\max}$ и ANP и межэкосистемное варьирование $G_{\max}$ нарастают с дефицитом увлажнения. Чем влажнее экосистема, тем стабильнее данные показатели. Группа настоящих степей отличается максимальным межэкосистемным варьированием V и ANP и минимальным варьированием BNP и NPP .

Выявленные закономерности следует рассматривать как тенденции, ибо данных по продукции для каждой группы степей недостаточно, чтобы считать эти закономерности строго установленными.

Рассмотрим внутрисезонную динамику запаса R и продукции в различных степях. Динамика G подробно рассмотрена авторами настоящей монографии. Она описывается одно- или двухвершинной кривой с максимумом обычно в середине лета и в начале осени.

Различные типы степей имеют свой характерный рисунок динамики запаса R (см. рис. 12). В сухой опустыненной степи Дагестана запас R начинает нарастать с марта и достигает основного пика, обусловленного приростом корней эфемеров и раннелетних видов, в июне; затем запас R резко падает; к концу сентября образуется второй пик R за счет прироста корней полыни.

Динамика R в настоящих степях довольно простая и отличается для разных регионов. В Казахстане прирост корней начинается в апреле или мае; запас R достигает максимума в начале августа, после пика запаса G , и в августе—сентябре снижается. Динамика R в сухой и влажный годы отличается мало. В Забайкалье корни начинают прирастать лишь в июне и непрерывно увеличивают свой запас до середины августа или середины сентября. В сентябре — октябре запас R снижается. В холодном и влажном году прирост корней был больше, чем в умеренно теплом и умеренно влажном.

Наиболее сложен в сезоне и нерегулярен по годам рисунок динамики запаса R в луговых степях. Он характеризуется обычно двумя пиками — весенним и осенним или летним и осенним. Весной может происходить как уменьшение, так и увеличение запаса R . В луговой степи Курской области сухой год отличался последовательным снижением запаса R , начиная с июня; влажный год — непрерывным увеличением запаса R с июня по сентябрь. В луговой степи Приобья в умеренно влажный год наблюдалось два пика запаса R , во влажный год интенсивный прирост шел с конца июля до конца сентября.

В динамике продукционного процесса проявляются характерные черты развития фитоценоза, обусловленные гидротермическим режимом (рис. 13). В сухих опустыненных и сухих степях продукционный процесс резко тормозится или прекращается в се-

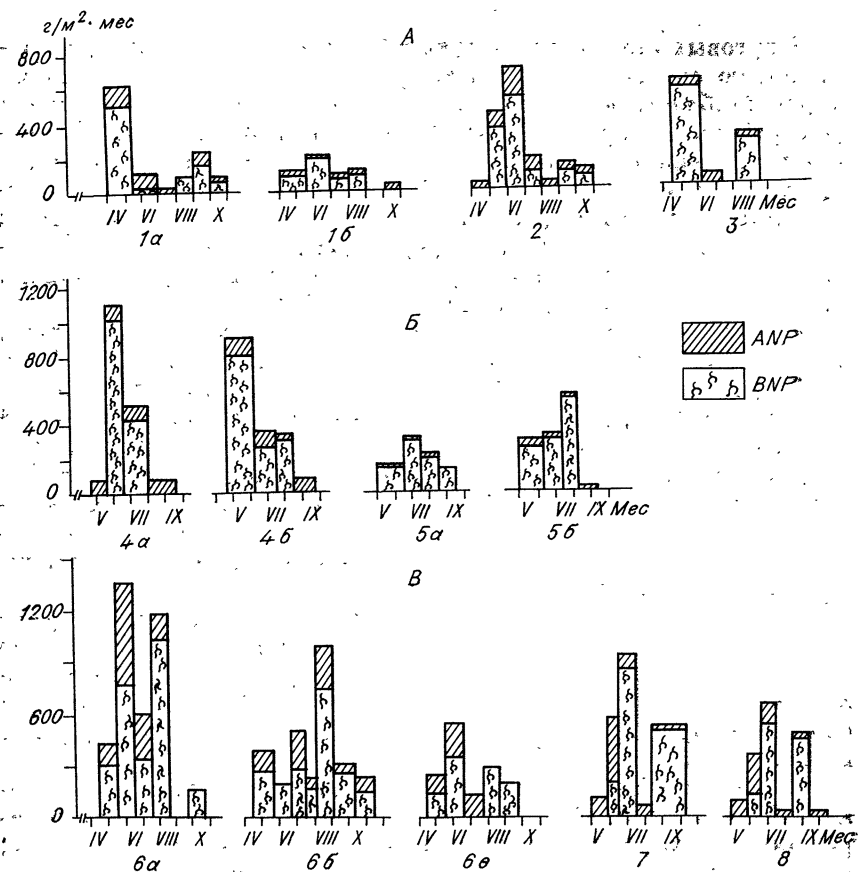


Рис. 13. Динамика продукционного процесса в степных экосистемах.

А — сухие степи; Б — настоящие степи; В — луговые степи.

1 — Дагестан (сухая опустыненная степь): а — влажный год, б — сухой; 2 — Северный Прикаспий; 3, 4 — Казахстан: а — сухой, теплый год; б — влажный, теплый; 5 — Забайкалье (плакор): а — умеренно влажный, умеренно теплый год; б — холодный, влажный; 6 — Курская обл.: а — экстремально влажный, б — влажный, в — сухой год; 7 — Новосибирское Приобье, умеренно влажный год; 8 — Бараба, сухой год.

в середине или конце лета в зависимости от силы и продолжительности летней засухи. Основная доля продукции создается весной (апрель — май) или в начале лета (июнь). Обязательно наблюдается второй период продуцирования, приходящийся обычно на конец августа — сентябрь. Засуха в сухой опустыненной степи отражается прежде всего на величине весенней продукции.

В настоящих степях в годы исследований не зарегистрировано летнего перерыва в продуцировании. В теплых степях Казахстана основная доля продукции создается весной (май) или в начале лета (июнь), в холодных степях Забайкалья — в середине лета (июль — начало августа). В Казахстане в конце сезона образуется в основном надземная фитомасса, в Забайкалье — подземная.

В луговых степях продукционный процесс пульсирует, то повышая, то снижая свою интенсивность. В теплой луговой степи Курской области вегетационный сезон длится с середины апреля до середины ноября — 7 мес. Во влажный теплый год продукционный процесс продолжается в течение всего сезона и за его первую половину (до середины июля) создается 40% *NPP*. В экстремально влажный год создание годичной продукции фактически заканчивается к середине августа, в сухой год — к середине сентября. В связи с этим за первую половину лета и в экстремально влажный, и в сухой год создается 65% *NPP*.

Структура продукции меняется в течение сезона. В первую половину сезона в любой год *ANP* составляет 40% от *NPP*, во вторую — доля *ANP* определяется погодными условиями: 30% от *NPP* во влажный год, 10% — в экстремально влажный и лишь 5% — в сухой. Во вторую половину сезона питательные вещества идут в основном в подземные органы. Максимальная интенсивность продуцирования наблюдается во влажный год в августе; в экстремально влажный и сухой годы основная доля продукции создается за два периода: раннелетний и позднелетний, с паузой в середине лета.

Таким образом, и в динамике продуцирования, и в структуре продукции луговой степи Курской области между экстремально влажным и сухим годами много общего. Вероятно, в этом проявляется действие лимитирующих эдафических факторов: в первом случае — дефицит элементов питания, во втором — дефицит влаги.

Такой же пульсирующий характер носит продукционный процесс в луговых степях Приобья и Барабы. Максимум продуцирования приходится здесь на вторую половину июня — июль, второй пик прироста наблюдается обычно в конце августа — сентябре.

Таким образом, в динамике продукции отражаются гидротермические условия региона и года исследования: резкое ранневесеннее нарастание *NPP* в сухих опустыненных степях, непрерывное в течение всего сезона увеличение ее в настоящих степях и прерывистое — в луговых степях.

Продукционный процесс может быть сжат до двух и растянут до семи месяцев. Он носит двухпиковый, непрерывный (часто) и импульсный характер в сухих, настоящих и луговых степях соответственно. Максимум продуцирования приходится на апрель — июнь в сухих степях, на май — июнь в теплых и на июль — август в холодных настоящих степях, на вторую половину июня — июля или на август, в зависимости от погодных условий, в луговых степях.

Ритмика продукционного процесса обусловлена сочетанием тепла и влаги в исследуемых регионах (см. рис. 3). В опустыненных и сухих степях засуха в середине лета прерывает продуцирование фитомассы, гидротермические условия сентября стимулируют новое нарастание надземных и подземных органов. В на-

стоящих степях благоприятное сочетание тепла и влаги в середине лета способствует непрерывному протеканию продукционного процесса, снижение влажности и температуры в сентябре (особенно резко выраженное в степях Забайкалья) тормозит продукционный процесс осенью. В луговых степях в сентябре еще достаточно тепла и влаги, что способствует образованию новой генераций листьев, стеблей, корней. Таким образом, ритмика продукционного процесса соответствует изменению гидротермических показателей в степях различных подзон. Однако в зависимости от хода погодных условий в каждом конкретном году продукционный процесс в степях любого типа может продолжаться или непрерывно в течение сезона, или прерываться летней засухой.

Погодные условия и текущего, и предыдущего года влияют как на величину, так и на динамику продукции, однако феноменология этого явления так сложна и неоднозначна, что делать определенные выводы рано.

В заключение еще раз отметим, что травяные экосистемы являются высокопродуктивными, с очень высокой скоростью оборота углерода. Чистая первичная продукция нарастает в них от 1000 до 4500 г/(м²·год) и линейно зависит от степени увлажнения почв. На долю надземной продукции приходится от 12 до 30% общей, остальная часть продукции создается и расходуется в подземной сфере экосистемы. Все остальные, кроме *NPP*, показатели биологического круговорота меняются в зависимости от степени увлажнения нелинейно, но всегда находятся под влиянием увлажнения. Варьирование показателей между провинциями одной ландшафтной зоны может быть больше, чем между зонами и типами экосистем. Травяные экосистемы чрезвычайно динамичны, все параметры продукционного процесса изменяются в течение сезона и от года к году. Степень варьирования обычно нарастает с дефицитом увлажнения.

Все травяные экосистемы находятся в настоящее время под антропогенным воздействием (сенокосным или пастбищным), меняющим в значительной степени параметры биологического круговорота.

Под влиянием выпаса происходит изменение структуры растительного вещества (табл. 68). Чем выше нагрузка, тем сильнее возникающие изменения. При слабом пастбищном воздействии величина $G_{\max}$ в европейских лугах не изменяется, но резко снижается в европейской луговой степи. Запасы подземных растительных остатков в этих экосистемах при слабом выпасе несколько увеличиваются. Масса живых подземных органов в лугах возрастает, в луговой степи не изменяется, масса мертвых подземных органов в экосистемах того и другого типа увеличивается в два раза.

При дальнейшем увеличении нагрузки до умеренной (луговая степь) запасы надземных растительных остатков и живых корней снижаются, запас подземных растительных остатков продолжает возрастать. При сильной нагрузке запасы всех фракций расти-

Т а б л и ц а 68
Структура растительного вещества в стелных экосистемах под пастбищной нагрузкой, г/м²

Экосистема	Степень нагрузки	Надземная масса		Подземная масса		R/G _{max}	V/R	Автор
		G _{max}	D+L	R	V			
Мезофитный луг, Европа, Швеция *	Без выпаса	487(370)	260	736	463	2,0	0,6	Материалы Титиновой
	Слабая	173(370)	282	960	887	2,6	0,9	
	Сильная	160	141	745	4123	Не опр.	1,5	
Луговая степь, Европа, Курск **	Без выпаса	770	509	921	665	4,2	0,7	Базилевич и др., в данной книге
	Слабая	377	689	925	1590	2,5	1,7	
	Умеренная	378	459	804	1737	2,1	2,1	
	Сильная	167	145	653	1334	3,9	2,0	
Настоящая степь Европа, Приазовье	Без выпаса	340	163	1675	792	4,9	0,5	Быстрицкая, Осычнюк, 1975
	Умеренная	157	49	1829	930	11,6	0,5	
Азия, Казахстан	Без выпаса	163	307	1990	1045	12,2	0,5	Титинова и др., 1983
	Умеренная	82	51	1180	1600	14,3	1,4	
Азия, Хакасия	Без выпаса	154	400	1220	854	7,9	0,7	Афанасьев, Рогова, 1986
	Умеренная	64	110	980	1176	15,3	1,2	
	Сильная	22	58	680	1088	30,9	1,6	

* Исследования проводились в августе, G_{max} для двух точек определен в июне.

** Данные взяты за один год (1982), когда исследования проводились одновременно в запоевой и используемой степи. R и V даны для слоя 0-20 см.

тельного вещества в этих экосистемах значительно уменьшаются. Исключением является лишь запас V на лугах, который увеличивается.

В настоящих степях уменьшение запасов $G_{\max}$ и $D + L$ с повышением нагрузки выражено резче, чем в лугах и луговых степях. Запас R при умеренном использовании пастбища может как падать (Казахстан, Хакасия), так и незначительно возрастет (Приазовье), запас V повышается во всех трех исследованных степях. Сильная нагрузка (настоящая степь, Хакасия) ведет к резкому снижению значений R и небольшому уменьшению V .

Итак, пять различных травяных экосистем (см. табл. 68) имеют один и тот же тип изменения структуры растительного вещества при повышении пастбищной нагрузки: снижение запасов G , $D + L$ и R . Запас V повышается при умеренной нагрузке и уменьшается при сильной. Закономерно изменяются характерные отношения $R/G_{\max}$ и V/R , они повышаются во всех экосистемах при любых нагрузках и тем сильнее, чем выше пастбищное воздействие. Изменение структуры растительного вещества зависит от увлажнения в экосистемах. Чем меньше увлажнение, тем резче выражены изменения.

Таким образом, представленный в книге материал по эталонным заповедным лугам и степям и выявленные изменения структуры растительного вещества и продукции под влиянием антропогенной нагрузки дают надежную основу для сравнения вариантов использования травяных экосистем и прогнозирования происходящих в них изменений.

- 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.
- Афанасьев Н. А., Ротова Н. П. Влияние пастбищной нагрузки на степные экосистемы // Продуктивность сенокосов и пастбищ.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986.— С. 59—62.
- Бажецкая А. А. Биология доминантов степных и лугостепных фитоценозов северного склона хребта Таласского Алатау.— Фрунзе: Илим, 1972.— 100 с.
- Базилевич Н. И. Обмен минеральных элементов в различных типах степей и лугов на черноземах, каштановых почвах и солончаках // 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., Семенюк Н. В. Биологическая продуктивность луговой степи Центральночерноземного биосферного заповедника при различных режимах использования // Экологический мониторинг в биосферных заповедниках социалистических стран.— Пуццано, 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 различных 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., 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., Гребенников 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.
- Борисова-Гуленкова М. А. Ритм сезонного развития растений луговой степи // Бюл. МОИП. Отд. биол.— 1960.— Т. 6.— С. 78—91.
- Быстрицкая Т. Л., Осынюк В. В. Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья.— М.: Наука, 1975.— 110 с.
- 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.
- Велкова 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.
- Горщикова А. А. Материалы к изучению степных сообществ Воронцовградской области в связи с их улучшением // Тр. Ботан. ин-та АН СССР.— 1954.— Сер. 3. Геоботаника.— С. 442—544.
- Горщикова А. А. Биология степных пастбищных растений.— М., 1966.— 272 с.
- Горщикова А. А. Пастбища Забайкалья.— Иркутск, 1973.
- Гренадер М. Б. Климат низменного Дагестана // Физическая география низменного Дагестана.— Махачкала: Дагучпедгиз, 1972.— С. 64—89.
- Грищенко О. М. Подземная фитомасса пырейных лиманов и ее роль в биологическом круговороте веществ и энергии // Материалы по флоре и растительности Северного Прикаспия.— Л., 1972.— Вып. 6, ч. 1.— С. 54—68.
- Дружинина Н. П. Фитомасса степных сообществ Юго-Восточного Забайкалья.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1973.— 150 с.
- Дружинина Н. П. Структура и фитомасса степных сообществ // Изучение степных геосистем во времени.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976.— С. 75—130.
- 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. Центрально-черноземного 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 Тьонг. Некоторые вопросы методики определения первичной продукции травяных экосистем // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга.— М.: Наука, 1983.— С. 76—81.
- Копотева Т. А. Продуктивность болотных фитоценозов бассейна оз. Эврон // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук.— 1980.— № 10.— С. 40—47.
- Копотева Т. А. Продукционно-деструкционные процессы в экосистемах травяных болот Приамурья // Экология.— 1986.— № 3.— С. 35—41.
- 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.
- Лавренко Е. М. Степи СССР // Растительность СССР.— М.; Л., 1940.— Т. II.— С. 1—206.
- Лавренко Е. М. Степи и сельскохозяйственные земли на месте степей // Растительный покров СССР.— М.; Л., 1956.— Т. II.— С. 595—730.
- Макаревич В. Н. Об изучении прироста и опада надземной части луговых растительных сообществ // Ботан. журн., 1968.— Т. 53, № 8.— С. 1160—1169.

- Мартыанова 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.
- Мордкивич В. Г., Шатохина Н. Г., Титлянова А. А. Степные катены.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1985.— 115 с.
- Наумов А. В. Сезонная динамика растворимых углеводов и дыхательного газообмена основных ценозообразователей ковыльных степей Северного Казахстана // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук.— 1981.— Вып. 2.— С. 30—38.
- Наумов А. В. Дыхательный газообмен растений как элемент продукционного процесса в степных фитоценозах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Тарту, 1985.— 23 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.
- Продуктивность луговых сообществ/Ред. В. М. Понятовская.— Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978.
- Прозоров Ю. С. Болота нижнеамурских низменностей.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1974.— 205 с.
- Прозоров Ю. С. Закономерности развития, классификация и использование болотных биогеоценозов.— М.: Наука, 1985.— 195 с.
- Работнов Т. А. Луговоеведение.— 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. Кумина.— 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., Базилиевич 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., Базилиевич 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.
- Солдатов А. С. Характеристика почв Терско-Сулакской низменности в связи с их районированием // Тр. отд-ния почвовед. Дагфил. АН СССР.— Махачкала, 1955.— Т. 2.— С. 5—83.
- Сочава В. Б., Липатова В. В., Горшкова А. А. Опыт учета полной продуктивности надземной части травяного покрова // Ботан. журн.— 1962.— Т. 47, № 4.— С. 473—484.
- Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы.— Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976.— Т. 2.— 495 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.
- Тростников М. В.** Влажные и засушливые летние сезоны в Приамурье и солнечная активность // Климат и воды: Вопросы географии Дальнего Востока.— Хабаровск: Кн. изд-во, 1967.— С. 3—22.
- Униев 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 Тьонг.** 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 Тьонг.** Динамика фитомассы надземных и подземных органов растений луговой степи // Бюл. МОИП. Отд. биол.— 1974.— Т. 29, вып. 4.— С. 139—141.
- Хоанг Тьонг.** 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.
- 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.
- Шугалей Л. С., Корсунова Т. М., Яшихин Г. И.** Гумусное состояние и биологическая активность рекультивированных почв КАТЭКа.— Изв. СО АН СССР. Сер. биол. наук.— 1985.— Вып. 2.— С. 70—75.

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-белопопынной 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.

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.

ОГЛАВЛЕНИЕ

Методология и методы изучения продукционно-деструкционных процессов в травяных экосистемах. А. А. Титлянова	3
Общая характеристика объектов исследования (по материалам авторов). А. А. Титлянова	10
Структура растительного вещества и первичная продукция в травяных экосистемах.	15
Подзона сухих степей	—
Сухая опустыненная степь Дагестана. Л. Н. Магомедова	—
Сухая степь Казахстана, Целиноградская область. А. А. Титлянова	25
Подзона настоящих степей	32
Настоящая степь Казахстана, Целиноградская область. Н. Г. Шатохина	—
Сукцессия восстановления в настоящей степи Хакасии. Ф. И. Хакимзянова	42
Настоящие степи Забайкалья, Читинская область. В. А. Снытко, Л. Г. Нефедьева	49
Подзона луговых степей	58
Травяные экосистемы Русской равнины, Курская область. Н. И. Базилевич, Е. И. Шмакова, А. А. Тишков, Гран Ти	—
Травяные экосистемы Русской равнины при хозяйственном использовании, Курская область. Н. В. Семенюк, Н. И. Базилевич, А. А. Тишков	66
Луговые степи и остепненные дуга Западной Сибири, Новосибирская область. Н. Г. Шатохина	76
Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край. В. А. Снытко, Л. Г. Нефедьева, С. С. Дубынина	88
Сенокосный луг на техногенном субстрате, Красноярский край. Н. П. Миронычева-Токарева	98
Лесная зона	101
Травяные болота Приамурья, Хабаровский край. Т. А. Коптева	—
Продуктивность травяных экосистем. А. А. Титлянова	109
Литература	128