

ЧИСТАЯ ПЕРВИЧНАЯ ПРОДУКЦИЯ СТЕПНЫХ ЭКОСИСТЕМ И ПРИЧИНЫ ЕЕ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ

© 2024 г. А. А. Титлянова^{а, *}, Е. К. Вишнякова^а, Е. Н. Смоленцева^а

^аИнститут почвоведения и агрохимии СО РАН,
пр-т Академика Лаврентьева, 8/2, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: atitlyanova@mail.ru

Поступила в редакцию 25.06.2023 г.

После доработки 16.10.2023 г.

Принята к публикации 17.10.2023 г.

Рассматривается изменение величин чистой первичной продукции: надземной (ANP, aboveground net production), подземной (BNP, belowground net production) и общей (NPP, net primary production) для луговых, настоящих и сухих степей. Исследуемые луговые и настоящие степи расположены от 36 до 116° E и от 47 до 56° N. В Тыве определена продукция сухих степей, приуроченных к различным элементам рельефа — от верхней части горы до днища пади. Величина ANP в луговых степях меняется с запада на восток от 10.2 до 3.1, в настоящих — от 5.8 до 0.7 т/га в год и зависит от многих причин, включая температуру воздуха, количество осадков и свойства почвы. Последние определяются комплексом условий, включающим положение экосистемы в рельефе, что приводит к различному увлажнению почвы. Как в луговых, так и настоящих степях имеются нарушения в закономерном уменьшении величины ANP с запада на восток. В ряду луговых степей в некоторых случаях вместо снижения наблюдаются повышения ANP, что объясняется изменением почвенных условий. Первое повышение от 4.8 (63° E) до 6.1 т/га в год (73° E) происходит при смене чернозема выщелоченного на лугово-черноземную почву, т.е. в результате дополнительного увлажнения почвы. Второе повышение от 3.6 (75° E) до 6.6 т/га в год (90° E) наблюдается при изменении почвы от чернозема обыкновенного к чернозему обыкновенному луговатому мощному. В настоящих степях наблюдалось три повышения ANP: при смене темно-каштановой каменистой почвы на чернозем обыкновенный, во втором случае при смене солонца лугово-степного среднестолбчатого на чернозем южный солонцеватый, третье повышение ANP установлено при смене почвы от чернозема малогумусного к чернозему мучнисто-карбонатному солонцеватому. Величина BNP в луговых и настоящих степях в целом снижается с запада на восток от 26.8 до 7.7 т/га в год в слое почвы 0–30 см, варьируя без видимой закономерности. В Тыве, в связи с изменением рельефа, ANP сухих степей меняется от 3.7 до 1.7, BNP — от 27.0 до 8.7 т/га в год. Следовательно, величину надземной продукции травяных экосистем определяют не только температура воздуха и количество осадков, но в такой же степени и свойства почв, меняющихся по структуре, количеству $C_{орг}$, питательных элементов и обводненности.

Ключевые слова: луговые степи, настоящие степи, сухие степи, долготный градиент, надземная продукция, подземная продукция, чернозем, темно-каштановая почва

DOI: 10.31857/S0032180X24030046, EDN: YIVFWV

ВВЕДЕНИЕ

Одними из главных биогенных элементов, определяющих жизнь на планете Земля, являются элементы: углерод, кислород, водород, азот и фосфор. В биотическом круговороте в результате фотосинтеза создается чистая первичная продукция (NPP, net primary production), т.е. органическое вещество. В процессе его создания растениями из атмосферы потребляются углерод (в виде двуокиси) и вода из почвы, а кислород выделяется

в атмосферу. В эксперименте определяется не целиком чистая первичная продукция, а две ее составляющие: надземная продукция — ANP (aboveground net production) и подземная продукция — BNP (belowground net production). $NPP = ANP + BNP$ [3].

Создание живого растительного вещества является восходящей ветвью биотического круговорота. Отмирание фитомассы, создание мертвого растительного вещества и его минерализация с выделением в атмосферу двуокиси углерода,

а воды в почву и атмосферу, является нисходящей ветвью биотического круговорота. Малый биотический круговорот в значительной части замыкается в пределах определенной экосистемы. Количество органического вещества, созданного за год зелеными растениями, называется чистой первичной продукцией и является мерой оборота углерода в данном ландшафте. Отметим, что в эмиссию двуокиси углерода из почвы входит дыхание корневых систем растений. Единицей измерения годичного потока является единица массы на единицу площади, отнесенной к году. Оба показателя — NPP и выделение CO_2 в атмосферу — могут служить мерой оборота углерода и кислорода в экосистеме.

Цель работы — проанализировать изменение величин чистой первичной продукции: надземной, подземной и общей для луговых, настоящих и сухих степей. Характерная черта представленных результатов состоит в том, что они являются средними величинами надземной и подземной продукции, которые определялись в течение нескольких лет, отличавшихся погодными условиями.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Рассмотрено изменение величин NPP, ANP и BNP в луговых и настоящих степях по долготному градиенту от 36 до 116° Е. Изученные луговые степи лежат в пределах 56–50° N, настоящие — от 54 до 47° N (табл. 1). Сухие степи изучали в разное время по различным методикам. В результате не смогли построить ряд сухих степей, подобный ряду луговых и настоящих степей. Для оценки изменения продукции сухих степей были выбраны хорошо изученные степи Тывы, находящиеся на разных формах рельефа — от вершины горы до впадины (табл. 2).

Непосредственным материалом измерений являлись укусы зеленой фитомассы, запасы ветоши, подстилки, живых и мертвых подземных органов растений в слое почвы 0–30 см. В течение сезона проводили от 3 до 5 отборов проб. По балансовым уравнениям рассчитывали минимальные величины надземной и подземной продукции. Их истинные величины могут быть на 15–30% выше. Практически все определения величин надземной, подземной и полной продукции выполняли по единой методике [3, 13]. Проводили анализ связи величин продукции с характеристиками температуры воздуха, количеством осадков и свойствами почвы.

Названия почв, на которых расположены изученные фитоценозы, определены по классификации и диагностике почв СССР (КиДП СССР) [9] и по международной классификации World Reference Base of Soil Resources (WRB) [22].

Исследования проводили в рамках Международной биологической программы, проходившей с 1964 по 1982 гг., во многих странах мира на пяти континентах. При этом в разных странах изучали различные типы травяных экосистем, соответственно, требовались разные подходы для оценки надземной и подземной продукции. В большинстве случаев подземную продукцию не определяли, а указывали лишь запасы живых и мертвых подземных органов растений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Рассмотрим изменение величины NPP луговых и настоящих степей, расположенных по долготному градиенту (рис. 1). Отметим, что все экосистемы заповедны, кроме Л2, Л3 и Н1, которые находятся под легким выпасом. В пределах от 36 до 116° Е среднегодовая температура меняется от -2.6 до $+8.0^\circ\text{C}$, годовое количество осадков уменьшается от 600 до 270 мм [29]. Линии тренда для луговых и настоящих степей близки друг другу. Отдельные показатели для луговой степи лежат ниже линии тренда для настоящей степи (Л3 и Л4). В то же время некоторые показатели для настоящей степи лежат выше линии тренда для луговой степи (Н2, Н5 и Н6). Средние величины NPP для луговых (24 т/га в год) и настоящих степей (20 т/га в год) отличаются, всего лишь на 20%. Но как по видовому составу травостоя, так и по почвам, имеются существенные различия между луговыми и настоящими степями. Так, в изученной выборке для луговых степей (табл. 1) преобладают типичные и обыкновенные черноземы (Haplic Chernozems). Для настоящих степей почвы более разнообразны и представлены как черноземами обыкновенными и южными (Calcic Chernozems), так и другими типами почв.

Расположим величины ANP изученных экосистем в ряд от большего значения к меньшему. В целом тенденция к снижению ANP с запада на восток определяется климатическими условиями, а конкретная величина ANP зависит от ряда факторов: обводненность почвы, пирогенная сукцессия, недостаток питательных элементов, мощность гумусового горизонта, структура почвы и т.д. По долготному градиенту величина ANP в луговых степях снижается в 3.3 раза.

Наибольшая величина ANP, найденная для Курской области, связана с наилучшими условиями произрастания растений (среднегодовая температура $+6^\circ\text{C}$, годовое количество осадков 610 мм [29], почва — чернозем типичный мощный тяжелосуглинистый). Следующая в ряду величина ANP принадлежит луговой степи Окско-Донской низменности. Высокие величины продукции в первых двух точках определяются не только осадками, но и свойствами почв, обладающих благоприятным

Таблица 1. Показатели продуктивности луговых и настоящих степей

Индекс	Местоположение	Координаты	Растительная ассоциация	ANP		BNP	Название почвы по классификации	
				т/га	в год		КлДП СССР [9]	WRB [22]
Луговые степи								
Л1	Курская обл.	51° N, 36° E	Ковыльно-разнотравно-прямокошарная	10.2	26.8	Чернозем типичный мощный тяжелосуглинистый	Нарlic Chernozem (Clayic, Pachic)	
Л3	Окско-Донская низменность	54° N, 39° E	Разнотравно-злаковая	8.4	12.0	Чернозем типичный мощный	Нарlic Chernozem (Clayic, Pachic)	
Л2	Курская обл.	51° N, 36° E	Разнотравно-мятликово-безострокошарная	7.0	19.0	Чернозем типичный тяжелосуглинистый	Нарlic Chernozem (Clayic, Pachic)	
Л7	Красноярский край, Назарово	56° N, 90° E	Разнотравно-злаковая	6.6	14.6	Чернозем обыкновенный луговой мощный	Нарlic Chernozem (Siltic, Pachic)	
Л5	Новосибирская обл., Прибыль, склон увала	54° N, 73° E	Разнотравно-злаковая	6.1	18.4	Лугово-черноземная среднесуглинистая	Inclingleyic Chernozem (Loamic)	
Л8	Тува, Турано-Уюкская котловина	51° N, 93° E	Ковыльно-кострцовая	5.2	21.7	Чернозем обыкновенный	Tonguic Chernozem (Siltic)	
Л4	Зауралье, Курганская обл., Шадринский р-он	56° N, 63° E	Злаково-разнотравная	4.8	15.2	Чернозем выщелоченный	Luvic Chernozem (Loamic)	
Л6	Новосибирская обл., Карачи, вершина гривы	54° N, 75° E	Разнотравно-бобово-злаковая	3.6	18.3	Чернозем обыкновенный	Tonguic Chernozem (Siltic)	
Л9	Забайкалье, Харанор, днище пади	50° N, 116° E	Осоково-вострцово-разнотравная	3.1	20.8	Лугово-черноземная мерзлотная бескарбонатная мощная	Protogleyic Phaeozem (Loamic)	
Настоящие степи								
Н1	Донецкая обл., Хомутовская степь	47° N, 38° E	Грудицево-типчакково-лессингоковыльная	5.8	20.8	Чернозем обыкновенный мощный малогумусный тяжелосуглинистый	Calcic Chernozem (Clayic)	
Н5	Казахстан, Петропавловская обл.	54° N, 69° E	Разнотравно-ковыльная	4.4	25.7	Чернозем обыкновенный	Calcic Chernozem (Siltic)	
Н2	Оренбургская обл.	51° N, 55° E	Леймусово-ковыльно-разнотравная	4.3	22.5	Чернозем южный неполноразвитый карбонатный	Calcic Chernozem (Siltic)	
Н6	Казахстан, Шортанды	52° N, 70° E	Разнотравно-ковыльно-типчакковая	3.8	23.1	Черноземно-луговая	Protogleyic Chernozem (Siltic)	
Н10	Хакасия, Шушенское	53° N, 91° E	Осоково-овсецово-тырсовая	3.6	11.6	Чернозем южный солонцеватый	Calcic Chernozem (Loamic)	
Н7	Казахстан, Шортанды	52° N, 70° E	Типчакково-ковыльная	3.5	19.9	Чернозем южный карбонатный	Calcic Chernozem (Loamic)	
Н3	Оренбургская обл.	51° N, 55° E	Злаково-разнотравная	3.3	13.5	Темно-каштановая солонцеватая карбонатная легкосуглинистая	Calcic Kastanozem (Siltic)	
Н9	Новосибирская обл., Карачи, вершина гривы	54° N, 75° E	Разнотравно-пырейно-типчакковая	2.8	20.2	Солонец лугово-степной среднестолбоватый	Нарlic Solonetz (Loamic)	
Н12	Забайкалье, Харанор, нижняя часть склона сопки	50° N, 116° E	Тырсово-разнотравно-вострцовая	2.5	17.5	Чернозем мучнисто-карбонатный солонцеватый	Calcic Chernozem (Siltic)	
Н8	Казахстан, Шортанды	52° N, 70° E	Разнотравно-ковыльная	2.3	15.9	Чернозем карбонатный	Calcic Chernozem (Siltic)	
Н4	Челябинская обл.	52° N, 59° E	Овсецово-Ковыльно-разнотравная	2.2	16.0	Темно-каштановая каменная	Skeletal Kastanozem (Siltic)	
Н13	Забайкалье, Харанор, средняя часть склона сопки	50° N, 116° E	Разнотравно-пихмовая	1.5	14.4	Чернозем мучнисто-карбонатный маломощный	Calcic Chernozem (Siltic)	
Н11	Западное Забайкалье, днище Тугнуйской котловины	51° N, 107° E	Злаково-разнотравная	1.1	12.3	Чернозем малогумусный с укороченным профилем	Mollic Leptosol (Siltic)	
Н14	Забайкалье, Харанор, вершина сопки	50° N, 116° E	Типчакково-хамедоросовая	0.7	7.7	Чернозем бескарбонатный слаборазвитый	Mollic Leptosol (Siltic)	

Примечание. Источники: Л1, Л2, Л4, Л5, Л6, Л8 – [18]; Л3 – [1]; Л7 – [8]; Л9 – [12]; Н1-Н8, Н10, Н12, Н13 – [18]; Н9 – [4]; Н11 – [19]; Н14 – [12].

Таблица 2. Показатели продуктивности сухих степей Тывы [14]

№	Положение в рельефе	Растительная ассоциация	ANP	BNP	NPP	Название почвы по классификации	
			т/га в год			КиДП СССР [9]	WRB [22]
1	Днище пади	Разнотравно-ковыльная	3.7	24.8	28.5	Каштановая средне-мощная суглинистая	Haplic Kastanozem (Loamic)
2	Склон к оз. Чагытай, близ кромки воды	Разнотравно-злаково-осоковая	3.1	27.0	30.1	Лугово-черноземная слабосолонцеватая	Protogleyic Chernozem (Siltic)
3	Склон к оз. Терехоль	Полынно-злаковая с караганой	2.4	8.7	11.1	Каштановая мало-мощная каменистая	Skeletal Kastanozem (Siltic)
4	Склон к оз. Терехоль	Лапчатково-типчачково-ковыльная	2.3	9.9	12.2	Каштановая песчаная	Haplic Kastanozem (Arenic)
5	Терраса р. Арасканыг	Полынно-злаковая с караганой	2.3	8.7	11.0	Каштановая мелко-щебнистая	Skeletal Kastanozem (Siltic)
6	Нижняя часть склона останца	Злаковая	2.2	19.2	21.4	Каштановая мало-мощная поверхностно-каменистая	Skeletal Kastanozem (Siltic)
7	Склон к оз. Терехоль	Лапчатково-полынно-ковыльная	1.9	15.8	17.7	Каштановая песчаная	Haplic Kastanozem (Arenic)
8	Горная каменистая степь близ оз. Чагытай	Злаково-разнотравно-полынная	1.8	14.6	16.4	Каштановая мало-мощная каменистая	Skeletal Kastanozem (Siltic)
9	Склон песчаного массива Цугер-Элис	Разнотравно-злаковая	1.8	14.5	16.3	Каштановая средне-мощная супесчаная	Haplic Kastanozem (Arenic)
10	Средняя часть склона невысокой сопки близ г. Кызыл	Ковыльно-полынная	1.7	24.2	25.9	Каштановая маломощная супесчаная	Haplic Kastanozem (Arenic)

водным режимом и высоким запасом элементов питания. При легком выпасе и надземная, и подземная продукция в луговой степи Курской области снижаются на 30% [18]. Следующая величина надземной продукции принадлежит луговой степи Назаровской котловины (Красноярский край), где среднегодовые температуры и количество осадков намного ниже, чем в европейской части России. В то же время надземная продукция значительна, что связано с дополнительным местным увлажнением, проявляющимся в луговатости почвы. Последняя характеризуется потечностью гумусовой окраски и увеличением мощности гумусового горизонта. Дальнейшее некоторое уменьшение ANP происходит в луговой степи в Приобье (Новосибирская область) на лугово-черноземной почве. Довольно значительное снижение надземной

продукции в Тыве связано с резким ухудшением климатических условий (среднегодовая температура $-2...-3^{\circ}\text{C}$, среднегодовое количество осадков 230 мм [11, 29]. Для таких суровых условий величина надземной продукции достаточно высока, что объясняется воздействием пала. Как было показано нами ранее [16], при пирогенной сукцессии, на ее первых стадиях, увеличивается разнообразие фитоценоза, а также надземная и подземная продукции. Дальнейшее понижение ANP в луговых степях объясняется недостатком питательных элементов в почве, в связи с ее выщелоченностью (Зауралье, Шадринский район) (Л4). Довольно значительное уменьшение ANP при дальнейшем движении на восток связано с понижением температур, количеством осадков и маломощностью чернозема обыкновенного. Самая низкая

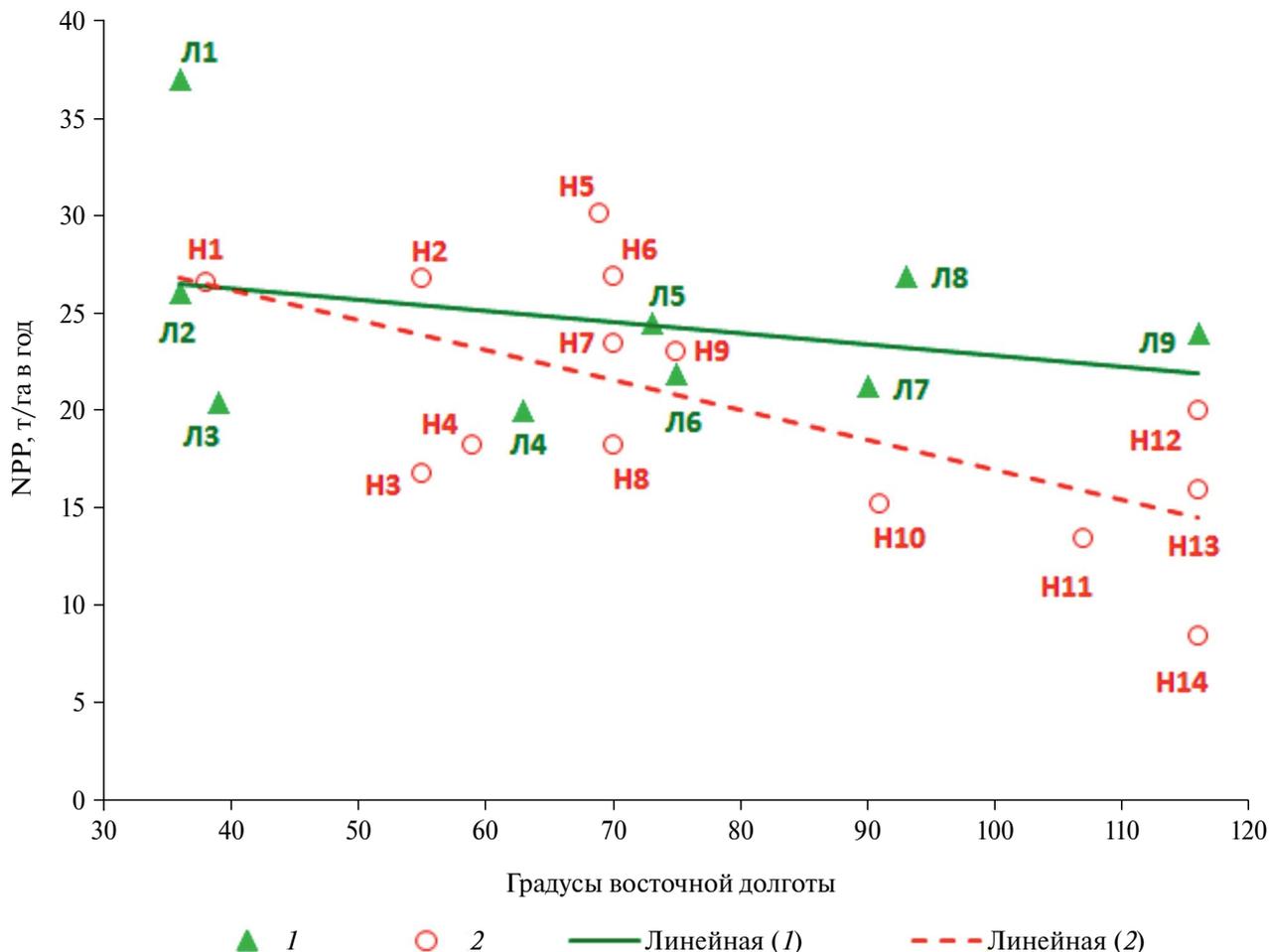


Рис. 1. Изменение чистой первичной продукции (NPP) луговых и настоящих степей по долготному градиенту: 1 – луговые степи (Л1–Л9), 2 – настоящие степи (Н1–Н14). Характеристика степей приведена в табл. 1.

величина ANP характерна для луговой степи Забайкалья (Л9), что объясняется резкой континентальностью климата и неблагоприятными почвенными условиями (мерзлотностью).

Имеется три случая незакономерного изменения ANP. Первое нарушение (понижение ANP на точках Л3 и Л2, табл. 1) связано с выпасом животных на этих участках. Второе повышение от 4.8 (Л4; 63° E) до 6.1 т/га в год (Л5; 73° E) происходит при смене чернозема выщелоченного на лугово-черноземную среднесуглинистую почву, т.е. при дополнительном увлажнении почвы. Третье повышение от 3.6 (Л6; 75° E) до 6.6 т/га в год (Л7; 90° E) наблюдается при изменении почвы от чернозема обыкновенного к чернозему обыкновенному луговатому мощному.

В этих же экосистемах величина BNP изменяется от 27 до 12 т/га в год, т.е. в 2.2 раза. Определенной закономерности изменения BNP не наблюдается. Между величинами BNP и ANP тесной

связи не просматривается. Самая высокая подземная продукция (27–21 т/га в год) найдена для трех луговых степей, географически удаленных друг от друга, с разными почвами — чернозем типичный мощный (Курская область, Л1), чернозем обыкновенный (Тыва, Л8), лугово-черноземная почва (Забайкалье, днище пади, Л9), т.е. для самых благоприятных и неблагоприятных условий роста и развития надземной фитомассы. Самые низкие значения BNP (12–15 т/га в год) установлены для Окско-Донской низменности, Зауралья и Красноярского края. Конкретные величины BNP для приведенных экосистем малообъяснимы. Как было установлено ранее, прирост подземной массы растений в течение сезона может меняться несколько раз и не совпадать с ходом развития надземной фитомассы. В ряде случаев, при улучшении условий увлажнения увеличивается и ANP, и BNP. В других случаях, при ухудшении условий увлажнения (длительного отсутствия осадков, иссушения почвы) величина BNP может возрастать,

при одновременном снижении величины ANP, что было показано нами ранее [2, 15].

Перейдем к анализу показателей продуктивности настоящих степей. Величина ANP в настоящих степях несколько ниже, чем в луговых, и меняется на том же долготном градиенте от 5.8 до 0.7 т/га в год. Как и в предыдущем случае, расположим величины ANP в ряд от большего значения к меньшему. В настоящих степях самая высокая надземная продукция установлена для экосистемы, расположенной в Донецкой области на черноземе обыкновенном мощном малогумусном тяжелосуглинистом (Хомутовская степь, Н1). Значительное понижение величины ANP в Казахстане в Петропавловской области связано с изменением свойств почвы: чернозем обыкновенный мощный сменяется черноземом обыкновенным маломощным. Переход от чернозема обыкновенного к чернозему южному карбонатному (Оренбургская область, Н2) сопровождается крайне незначительным снижением ANP. Достаточно высокая величина ANP в Оренбургской области, вероятно, объясняется положением экосистемы в транзитной части катены, что обеспечивает дополнительное увлажнение почвы. Дальнейшее снижение количества осадков и среднегодовой температуры с +5 до +1.4°C в Казахстане (Петропавловская область) [29], ведет к уменьшению ANP, однако эта величина достаточно высока, в связи с хорошим увлажнением черноземно-луговой почвы, обусловленным дополнительным поступлением влаги с вышележащих поверхностей. Дальнейшее небольшое снижение ANP в Хакасии объясняется изменением эдафических условий: степь расположена на черноземе южном солонцеватом. Смена чернозема южного солонцеватого на чернозем южный карбонатный (Казахстан, Шортанды, Н7) вызывает незначительное снижение величины ANP. Смена чернозема на темно-каштановую солонцеватую карбонатную легкосуглинистую почву (Оренбургская область, Н3) сопровождается дальнейшим уменьшением ANP (3.3 т/га в год). Последовательное понижение ANP на 15% обусловлено резким изменением эдафических условий: изучаемая степь в Барабинской низменности расположена на солонце лугово-степном среднестолбчатом (Н9). Несмотря на улучшение свойств почвы (чернозем мучнисто-карбонатный солонцеватый), уменьшение ANP до 2.5 т/га в год определяется целиком резко континентальными климатическими условиями Забайкалья (-2.6°C и 270 мм осадков [29]). Дальнейшее снижение величины ANP, несмотря на более высокие температуры и количество осадков в Целиноградской области Казахстана и Челябинской области, объясняется резким ухудшением почвенных условий. В Казахстане степь расположена в верхней части элювиальной позиции катены, где вода скатывается по склону, что приводит к недостатку влаги

на вершине. Снижение ANP в Челябинской области объясняется каменистостью почвы. Неблагоприятные климатические условия Забайкалья, недостаток тепла на северном склоне и маломощность почвы являются причинами низкой надземной продукции (1.5 т/га в год, Н13). Ухудшение эдафических условий в Западном Забайкалье, связанное с укороченностью профиля и малогумусностью чернозема, приводит к дальнейшему снижению ANP (1.1 т/га в год, Н11). Наименьшая величина ANP (0.7 т/га в год) установлена для степи, расположенной на вершине сопки (чернозем бескарбонатный слаборазвитый) в Забайкалье (Н14). Данные, приведенные выше, показывают, что надземная продукция настоящих степей изменяется в широких пределах: от 5.8 до 0.7 т/га в год, т.е. в 8 раз.

В то же время величина подземной продукции в настоящих степях меняется всего в 3 раза от 25.7 до 7.7 т/га в год и не соответствует ряду изменения надземной продукции. Самую высокую подземную продукцию (26–20 т/га в год) имеют настоящие степи, лежащие в интервале 54–47° N и 38–70° E. В данном интервале координат надземная продукция изменяется в 1.5 раза; подземная — в 1.2 раза; величина ANP последовательно снижается вдоль долготного градиента, в то время как BNP то снижается, то повышается.

Как видно из приведенного материала, снижение ANP не всегда соответствует уменьшению BNP. Так, в трех случаях (Казахстан, Петропавловская область, Н5; Казахстан, Шортанды, Н7 и Новосибирская область, Карачи, Н9) ANP снижается, а BNP повышается на 23, 37 и 67%. Следовательно, как и в луговых степях, количественные снижения или повышения ANP и BNP часто противоположны.

В настоящей статье не рассматриваются сухие степи по долготному градиенту, поскольку данных недостаточно, а также они получены различными несравнимыми методами. Часто авторами изучалась не величина продукции, а запасы надземной и подземной фитомассы. В связи с этим, для сравнения продуктивности степей в данном исследовании выбрали не ряд сухих степей, расположенных по долготному градиенту, а группу сухих степей Тывы, которые изучались в течение многих лет на разных участках рельефа и в разных котловинах. Анализируя продукцию луговых и настоящих степей, мы учитывали координаты местности, количество осадков, и характеристику почвы. Важнейшим элементом, влияющим на продукцию экосистемы, является также рельеф местности, особенно гористой. За долгие годы работы в Тыве накоплены сведения о сухих степях, лежащих на различных элементах рельефа, что позволяет провести анализ, изложенный ниже. Все рассматриваемые степи лежат в пределах 50–51° N и 90–95° E [14].

Фактически все степи Тывы испытывают пастбищную нагрузку различной интенсивности.

Как известно, Тыва находится под влиянием мощного антициклона, в связи с чем здесь наблюдается крайне суровая зима. Среднегодовая температура $-2...-3^{\circ}\text{C}$, высота снежного покрова незначительна, почва промерзает до 140 см, оттаивает — с апреля до июля. Годовое количество осадков по среднесулетним наблюдениям — около 230 мм [6, 7, 11]. Часто в мае и июне стоит засуха, максимум осадков выпадает в июле—августе. В Тыве, с ее гористостью, особое значение имеет перераспределение осадков: от верхних к нижележащим поверхностям, а также свойства почвы. Для тувинских почв характерен легкосуглинистый, супесчаный и песчаный состав. Общей закономерностью является облегчение гранулометрического состава с глубиной, характерно наличие грубого каменистого материала [5]. Большая часть катен занята сухостепными сообществами: злаково-земевокковыми, злаково-ковыльными, типчаково-ковыльными и их пастбищными вариантами [10].

Проанализируем величины чистой первичной продукции сухих степей Тывы и связь их с обводненностью и свойствами почв (табл. 2). Пастбищная нагрузка во всех изучаемых экосистемах умеренная. Надземная продукция сухих степей Тывы невысока и изменяется от 3.7 до 1.7 т/га в год. Величина ANP больше 3 т/га в год объясняется хорошим увлажнением: в первом случае оно связано со стоком воды с вышележащих поверхностей, во втором случае с высокой влажностью почвы, лежащей у кромки воды. Следующие четыре экосистемы с пониженной величиной ANP фитоценозов (2.4–2.2 т/га в год) расположены на почвах, характеризующихся опесчаненностью, каменистостью (щелбиистостью). Дальнейшее понижение ANP связано с элювиальным положением экосистемы на катене. Известно, что почвы, лежащие в элювиальной позиции, теряют воду за счет гравитационного поверхностного и внутрипочвенного стока. В целом малая величина надземной продукции травяных экосистем Тывы определяется низким количеством осадков и коротким вегетационным периодом.

Подземная продукция рассматриваемых экосистем Тывы изменяется от 27.0 до 8.7 т/га в год, т.е. в 3 раза. Высокой надземной продукции в увлажненных экосистемах соответствует высокая подземная продукция (в среднем 26 т/га в год). Понижение величины BNP в большинстве случаев связано с ухудшением почвенных условий. Группе степей с очень низкой величиной ANP, равной в среднем 1.8 т/га в год, соответствует средняя величина BNP 15 т/га в год. В данную группу входят степи на песчаных и супесчаных каштановых почвах (Haplic Kastanozem (Arenic)). Следующей группе щелбиистых и каменистых каштановых почв

(Skeletal Kastanozem (Siltic)) соответствует средняя BNP, равная 9 т/га в год, при этом средняя надземная продукция составляет 2.3 т/га в год.

Как в луговых и настоящих степях, так и в сухих степях Тывы существуют экосистемы, в которых при понижении ANP BNP повышается. К таким экосистемам относятся: степь в нижней части склона останца (BNP = 19.2 т/га в год) и степь на средней части склона сопки близ г. Кызыл (BNP = 24.2 т/га в год). Подобное несоответствие, повышение BNP при понижении ANP, наблюдается для всех типов степей. Причины такого явления могут быть разные и часто необъективные. Отметим, что в ряде случаев повышение BNP при понижении ANP связано с иссушением почвы, когда необходимое количество воды для фотосинтезирующей части растения может быть получено только при помощи большой, очень разветвленной, корневой системы.

Корреляционный анализ показал существование положительной корреляции различной степени между величинами ANP и BNP. Для настоящих степей выявлена высокая степень корреляции (табл. 3), для луговых — очень слабая, средняя — для сухих степей Тывы и в целом для выборки.

Перейдем к анализу обобщенных показателей продуктивности различных степей (табл. 4). От луговых степей к сухим средняя надземная продукция уменьшается в 3 раза, в то время как подземная изменяется всего лишь от 18.5 до 16.7 т/га в год (в 1.1 раза). Для изученных степей ошибки измерений невелики (8–14%). Сухие степи Тывы очень единообразны по своему видовому составу и в тоже время значительно варьируют по величинам запасов фитомассы и продукции.

Несмотря на небольшую величину ошибок определения ANP и BNP, вариабельность этих величин значительна, на что указывает коэффициент осцилляции [30]. При показателе, равном 100%, разница между максимальным и минимальным значениями равна средней величине показателя. Значения коэффициента осцилляции

Таблица 3. Коэффициент корреляции Пирсона между надземной и подземной продукцией в различных типах степей и в целом по выборке

Тип степи	Количество значений, <i>n</i>	Коэффициент корреляции
Луговые	9	0.16
Настоящие	14	0.73
Сухие степи Тывы	10	0.42
В целом по всем типам степей	33	0.36

Таблица 4. Средние значения показателей продукционного процесса в луговых, настоящих и тувинских сухих степях

ANP, т/га в год	V_R (ANP)*, %	BNP, т/га в год	V_R (BNP), %	NPP, т/га в год	BNP/ANP
Луговые степи					
6.1 ± 0.8	116	18.5 ± 1.5	80	24.6 ± 1.9	3.0
Настоящие степи					
3.0 ± 0.4	171	17.2 ± 1.4	104	20.2 ± 1.7	5.8
Сухие степи Тывы					
2.3 ± 0.2	86	16.7 ± 2.3	109	19.1 ± 2.4	7.2

* V_R – коэффициент осцилляции, рассчитывавшийся по формуле [30].

показывают, что в луговых и настоящих степях изменчивость величин надземной продукции больше, чем подземной. В сухих степях Тывы наблюдается обратная ситуация.

Значительное различие между типами степей проявляется в величине отношения подземной продукции к надземной. Это отношение минимально в луговых степях (3.0), увеличивается до 5.7 в настоящих степях и достигает максимума в сухих степях (7.2). Во всех описанных травяных экосистемах отношение величины подземной продукции к надземной не менее 3.

Подземная продукция, BNP, в разных типах степей составляет большую часть NPP — 75% в луговых, 85% в настоящих и 88% в сухих степях Тывы. Следовательно, основное количество органических веществ, созданное в процессе фотосинтеза, направляется в растущие подземные органы растений. Высокая подземная продукция соответствует большим запасам подземных органов растений.

ОБСУЖДЕНИЕ

Изучение продуктивности травяных экосистем в годы Международной биологической программы шло особенно интенсивно в лугах и степях СССР, лугах Чехословакии, прериях Северной Америки и различных травяных экосистемах Индии [25]. Чистая надземная продукция заповедных и косимых лугов Чехословакии меняется от 1.8 до 4.3, BNP от 8.9 до 9.9 т/га в год [17]. Продукция была определена также в части североамериканских прерий. В смешанных прериях ANP составляет 2.5–4.5 и в низкотравных прериях 2.0–2.5 т/га в год, BNP соответственно — 5–6 и 4–6 т/га в год [21, 26]. Для Индии есть данные по нескольким точкам в разных частях страны, на севере, где выпадает меньше всего осадков, до 390 мм в год, ANP составляет 2.2, BNP 0.6 т/га в год; в центральной части Индии с увеличением осадков до 1400 мм в год показатели ANP составили 9.1, а BNP 9.4 т/га в год. В восточной части Индии ANP достигает 34 и BNP 11.6 т/га

в год при среднегодовой норме осадков до 850 мм. Данные BNP рассчитаны для слоя 0–40 см [24, 27].

К 1980 г. основные исследования по NPP во всех странах были практически прекращены, а стационары, на которых определяли величину чистой первичной продукции, закрыты. Остались лишь немногие точки, в которых оценивалась в основном надземная продукция. Появление новых подходов к оценке NPP, таких как измерение эмиссии двуокиси углерода из почв различными методами, дистанционное зондирование поверхности нашей планеты из космоса и математическое моделирование процессов методом искусственного интеллекта, открыло возможности проведения непрерывных измерений на больших площадях. Особенно популярен метод дистанционного зондирования, однако, с его помощью можно измерить лишь надземную продукцию.

Все реже встречаются работы, в которых измеряется подземная продукция. Так, в статье [28] дается оценка запасов углерода и его потребление на шести пастбищах в прериях. При использовании полевых данных и моделей роста растений, авторы оценили надземную и подземную продукцию в слое почвы 0–20 см низкотравной, смешанной и высокотравной прерий центральной части США. Показана зависимость основных показателей продукции от температуры, осадков, типа и свойств почв. По мере уменьшения температуры и увеличения осадков (от 200 до 800 мм) надземная продукция меняется от 28 г С/м² в год для сухих низкотравных прерий до 240 г С/м² в год для высокотравных прерий. Показатели BNP меняются аналогично от 20 г С/м² в год для сухих низкотравных прерий до 190 г С/м² в год для высокотравных. Величины ANP вполне сравнимы с данными сухих, настоящих и луговых степей центральной Евразии. Данные для BNP представляются заниженными в связи с примененным методом исследований [1, 2].

Глобальные процессы выделения, распространения и закрепления CO₂ описаны в книге [23].

На основании полученных модельных данных созданы карты продукции различных экосистем мира на всех континентах. Рассматриваются степи, прерии, саванны, пампы, туссоки и другие травяные экосистемы. Приведенные автором оценки NPP коррелируют с экспериментальными данными по разным континентам, приведенными в книге [2], но ниже их.

В статье [20] в течение нескольких лет с достаточной точностью оценивалась надземная продукция, величина BNP при этом рассчитывалась по различным математическим моделям, исходя из разных предположений о соотношении величин ANP и BNP. В большинстве случаев рассчитанные величины BNP занижены в 2 раза и более по сравнению с натурными данными.

Приведенные значения ANP и BNP для луговых, настоящих и сухих степей получены по единой методике и являются достаточно точными. Согласно государственному заданию “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов”, основной задачей будет определение эмиссии двуокиси углерода из почвы. Ежегодная величина эмиссии из почвы равна сумме первичной подземной продукции, BNP, и дыхания корневых систем растений. Все величины выражаются в углероде. Таким образом, представленные данные являются ориентировочными величинами ежегодного потребления фитоценозом углерода (CO₂) из воздуха.

ВЫВОДЫ

1. В связи с уменьшением температуры и количества осадков с запада на восток чистая надземная продукция (ANP) изменяется в луговых степях от 10.2 (Курская область) до 3.1 (Забайкалье), в настоящих от 5.8 (Донецкая область) до 0.7 т/га в год (Забайкалье). Изменение ANP в луговых и настоящих степях неравномерно, в ряде случаев при увеличении восточной долготы ANP не снижается, а увеличивается. Повышение ANP каждый раз связано с улучшением эдафических условий, например, при смене почвы чернозема выщелоченного на лугово-черноземную почву, или солонча лугово-степного среднестолбчатого на чернозем южный солонцеватый. Изменение подземной продукции (BNP) носит незакономерный характер.

2. В Тыве в пределах 50–51° N и 90–95° E ANP снижается от 3.7 до 1.7 т/га в год. Эти изменения определяются положением экосистемы в рельефе, которое влияет на характер увлажнения почв и, соответственно, на влагообеспеченность растений. Наибольшие величины ANP характерны для пониженных элементов рельефа (днище пади, берег озера), наименьшие — для повышенных (склон песчаного массива, склон сопки). Характер

изменения подземной продукции в большинстве случаев не соответствует изменению надземной.

3. Средние величины ANP составляют 6.1 для луговых степей, 3.0 для настоящих, 2.3 т/га в год для сухих степей Тывы. В то время как средняя надземная продукция степей изменяется в 3 раза, средние величины BNP в разных типах степей близки (18.5–16.7 т/га в год). Одним из показателей, по которому три типа степей резко отличаются, является отношение величины подземной продукции к надземной. Это отношение в луговых степях составляет 3.0, в настоящих — 5.8 и 7.2 в сухих степях Тывы, т.е. изменяется в 2.4 раза.

4. По приведенным данным на проявление изменчивости величин ANP и BNP, и соответственно, NPP, помимо влияния макроклиматических условий подтверждено влияние эдафического фактора, прежде всего, характера увлажнения почв, а также их субстратных особенностей, таких как опесчаненность и каменистость.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена по государственному заданию ИПА СО РАН и в рамках реализации важнейшего инновационного проекта государственного значения “Разработка системы наземного и дистанционного мониторинга пулов углерода и потоков парниковых газов на территории Российской Федерации, обеспечение создания системы учета данных о потоках климатически активных веществ и бюджета углерода в лесах и других наземных экологических системах”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии у них конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
2. *Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008. 376 с.
3. *Базилевич Н.И., Титлянова А.А., Смирнов В.В., Родин Л.Е., Нечаева Н.Т., Левин Ф.И.* Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах. М.: Мысль, 1978. 184 с.
4. *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. Т. 2. Биогеоценозические

- процессы. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1976. С. 217–264.
5. *Волковинцев В.И.* Степные криоаридные почвы. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1978. 208 с.
 6. *Горшкова А.А.* Особенности формирования продуктивности степных сообществ Центральной Тувы // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пушино, 1990. С. 184–200.
 7. *Горшкова А.А., Зверева Г.К.* Экология степных сообществ Центральной Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1982. С. 19–36.
 8. *Дубынина С.С.* Чистая первичная продукция растительного вещества фаций Березовского участка Назаровской котловины // Междунар. журн. прикладных и фундаментальных исследований. 2019. №11. С. 914.
 9. Классификация и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 223 с.
 10. *Королук А.Ю.* Растительность // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002. С.45–94.
 11. Рекомендации по адаптации сельского хозяйства Республики Тыва к изменению климата. Красноярск: WWF России, Oxfam-GB, Убсунурский международный центр биосферных исследований под эгидой СО РАН и правительства Республики Тыва, 2011. 66 с.
 12. *Снытко В.А., Нефедьева Л.Г.* Настоящие степи Забайкалья, Читинская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1988. С. 49–58.
 13. *Титлянова А.А.* Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1977. 219 с.
 14. *Титлянова А.А., Косых Н.П., Курбатская С.С., Кыргыс Ч.С., Мироньчева-Токарева Н.П., Романова И.П., Самбуу А.Д., Шибарева С.В.* Продуктивность травяных экосистем Тувы // Почвы и окружающая среда. 2020. Т. 3. С. e110. <https://doi.org/10.31251/pos.v3i2.110>
 15. *Титлянова А.А., Косых Н.П., Мироньчева-Токарева Н.П., Романова И.П.* Подземные органы растений в травяных экосистемах. Новосибирск: Наука, Сибирская издательская фирма РАН, 1996. 128 с.
 16. *Титлянова А.А., Самбуу А.Д.* Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 191 с.
 17. *Титлянова А.А., Тесаржова М.* Режимы биологического круговорота. Новосибирск: Наука, Сиб. отд-ние, 1991. 150 с.
 18. *Титлянова А.А., Шибарева С.В.* Продуктивность травяных экосистем (справочник). М.: Изд-во МБА, 2020. 100 с.
 19. *Чимитдоржиева Э.О., Чимитдоржиева Г.Д., Давыдова Т.В., Цыбенков Ю.Б.* Чистая первичная продукция постагрогенных почв Западного Забайкалья // Вестник КГУ им. Н.А. Некрасова. 2012. № 4. С. 28–31.
 20. *An N., Price K., Blair J.M.* “Estimating above-ground net primary productivity of the tallgrass prairie ecosystem of the Central Great Plains using AVHRR NDVI,” *Int. J. Remote Sensing*. 2013. V. 34. P. 3717–3735. <http://dx.doi.org/10.1080/01431161.2012.757376>
 21. *French N.R.* Introduction // Natural temperate grasslands // International Biological Programme. Vol. 18. Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses. Cambridge University Press, 1979. P. 41–49.
 22. IUSS Working Group WRB. World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edition. International Union of Soil Sciences (IUSS). Vienna, 2022. 236 p.
 23. *Lin H.* “The Classification Indices-Based Model for NPP According to the Integrated Orderly Classification System of Grassland and Its Application,” *CO₂ Sequestration and Valorization*. 2014. InTech. <http://dx.doi.org/10.5772/57297>
 24. *Misra K.C.* Introduction // Tropical grasslands // International Biological Programme. V. 18. Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses. Cambridge University Press, 1979. P. 189–197.
 25. *Rychnovská M., Balátová-Tuláčková E., Úlehlová B., Pelikán J.* *Ekologie Lučních Porostů [The Ecology of Grasslands]*. Praha: Academia, 1985. 292 pp.
 26. *Sims P.L., Coupland R.T.* Producers // Natural temperate grasslands // International Biological Programme. V. 18. Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses. Cambridge University Press, 1979. P. 49–73.
 27. *Singh J.S., Joshi M.C.* Primary production // Tropical grasslands // International Biological Programme. V. 18. Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses. Cambridge University Press, 1979. P. 197–219.
 28. *Wilcox K.R., Collins S.L., Knapp A.K., Pockman W., Shi Z., Smith M., Luo Y.* “Assessing carbon storage capacity and saturation across six central US grasslands using data-model integration,” *Biogeosciences Discuss.* [preprint]. 2022. <https://doi.org/10.5194/bg-2022-164>
 29. <https://rp5.ru/>
 30. https://edu.tltsu.ru/sites/sites_content/site216/html/media96435/lec_5.pdf

Net Primary Production of Steppe Ecosystems and the Reasons for its Spatial Variability

A. A. Titlyanova¹, E. K. Vishnyakova¹, and E. N. Smolentseva¹

¹*Institute of Soil Science and Agrochemistry SB RAS, Novosibirsk, 630090 Russia*

**e-mail: atitlyanova@mail.ru*

The purpose of the article is to analyze the values change of net primary production: aboveground (ANP), belowground (BNP) and total (NPP) for meadow, true and dry steppes. The investigated meadow and true steppes are located between 36 and 116° E, 47 and 56° N. In Tyva, the production of dry steppes is determined on various elements of the relief – from the upper part of the mountain to the depressions located in the bottom of the slope. The value of ANP in the meadow steppes varies from west to east from 10.2 to 3.1, in the true steppes from 5.8 to 0.7 t/ha per year and depends on many factors, including air temperature, precipitation, and soil properties. The soil properties are defined by a set of conditions: the position of the ecosystem on the relief, which leads to different soil moisture. Both, the meadow and true steppes, have irregularities in the decrease of the ANP value from west to east. In some cases, in a series of meadow steppes instead of a decrease, an increase of ANP is observed, which is explaining by changes in soil conditions. The first increase from 4.8 (63° E) to 6.1 t/ha per year (73° E) occurs when Luvic Chernozem (Loamic) is replaced by Inclinigleyic Chernozem (Loamic), as a result of additional soil moistening. The second increase of ANP from 3.6 (75° E) to 6.6 t/ha per year (90° E) is observed when the soil changes from Tonguic Chernozem (Siltic) to Haplic Chernozem (Siltic, Pachic). The increases of ANP were observed in the true steppes: 1) when Skeletic Kastanozem (Siltic) changed to Calcic Chernozem (Siltic), 2) when Haplic Solonetz (Loamic) changed to Calcic Chernozem (Loamic), 3) when soil changes from Mollic Leptosol (Siltic) to Calcic Chernozem (Siltic). The value of BNP in meadow and true steppes in the soil layer of 0–30 cm generally decreases from west to east from 26.8 to 7.7 t/ha per year, varying without a visible pattern. In Tyva, due to the change in the relief, ANP of dry steppes varies from 3.7 to 1.7, BNP – from 27.0 to 8.7 t/ha per year. Consequently, the amount of aboveground production of grass ecosystems is determined not only by air temperature and precipitation, but also by the properties of soils, which vary in structure, C_{org} content, nutrients, and watering.

Keywords: meadow steppes, true steppes, dry steppes, longitude gradient, aboveground net production, belowground net production, chernozem, kastanozem