

Министерство науки и высшего образования
Российской Федерации
Российская академия наук

ФГБНУ ФИЦ «ПОЧВЕННЫЙ ИНСТИТУТ ИМ. В.В. ДОКУЧАЕВА»
ФГБУН ИНСТИТУТ ПОЧВОВЕДЕНИЯ И АГРОХИМИИ СО РАН

ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ (СПРАВОЧНИК)

Москва
МБА
2020

Составители:
д.б.н., проф. А.А. Титлянова
к.б.н. С.В. Шибарева

Ответственный редактор:
академик В.И. Кирюшин

П78 **Продуктивность травяных экосистем: справочник** / составители А.А. Титлянова, С.В. Шибарева; Почвенный институт имени В.В. Докучаева; Институт почвоведения и агрохимии СО РАН. М.: ООО «Издательство МБА», 2020. 100 с. : ил.

ISBN 978-5-6045103-6-0

Солнце является источником энергии для Земли. Приемник энергии солнца — зеленые растения, потребляющие двуокись углерода и воду, выделяющие кислород в атмосферу и создающие новые порции фитомассы. Производительность растительного покрова характеризуется запасами живой, мертвой, надземной и подземной фитомассы и чистой первичной продукцией. Запасы измеряются в единицах массы на единицу площади, продукция — в единицах массы на единицу площади за единицу времени. Продукция травяных экосистем сравнима с продукцией лесов и зависит от климатических условий. Для оценки чистой первичной продукции экосистем необходимы экспериментальные исследования или приближенные расчеты. В справочнике приведены данные о запасах фитомассы и величине чистой первичной продукции для травяных экосистем разного типа.

Справочник предназначен для экологов, географов, климатологов, почвоведов, агрономов, луговедов, а также всех ученых, работающих в теории и на практике с травяными экосистемами.

The sun is the source of energy for the Earth. The sun's energy receiver is green plants that consume carbon dioxide and water, release oxygen into the atmosphere and create new portions of phytomass. Productivity of vegetation cover is characterized by reserves of plant matter (living and dead, aboveground and underground phytomass) and net primary production, previously called growth. Inventory is measured in units of mass per unit area, and production is measured in units of mass per unit area per unit time. The production of grass ecosystems is comparable to that of forests and depends on climatic conditions. To estimate the net primary production of ecosystems, experimental studies or approximate calculations are required. The reference book provides data on the reserves of phytomass and the value of net primary products for different types of grass ecosystems.

The Handbook is intended for ecologists, geographers, climatologists, soil scientists, agronomists, meadow scientists, as well as all scientists working in theory and practice with grass ecosystems.

УДК 574.4

ISBN 978-5-6045103-6-0

- © Титлянова А.А., 2020
- © Шибарева С.В., 2020
- © ФГБНУ ФИЦ Почвенный институт им. В.В. Докучаева, 2020
- © Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 2020

Содержание

Предисловие редактора	4
Раздел 1. Роль круговорота углерода в биосфере	8
Раздел 2. Обозначения, методы полевой оценки и расчета чистой первичной продукции (ANP — надземной и BNP — подземной)	16
Раздел 3. Методы оценки ANP и BNP по неполным данным	22
Раздел 4. Распределение по пространству и времени запасов и продукции надземной и подземной фитомассы в травяных экосистемах	26
Раздел 5. Справочный материал	34
Раздел 6. Обобщение справочного материала	62
Раздел 7. Изменение надземной и подземной продукции под влиянием пастбищной нагрузки	69
Раздел 8. Разница между природными травяными экосистемами и зерновыми агроценозами	77
Раздел 9. Анализ данных и методические советы	80
Литература	89

Предисловие редактора

Появление справочника «Продуктивность травяных экосистем» — своего рода символ экологизации современных подходов к изучению и регулированию сельскохозяйственного природопользования. Тем более, что за этим названием стоит по сути дела методическое руководство по исследованию и оценке продуктивности и функционирования природных биогеоценозов и агроценозов.

В естественных науках, обусловленных природопользованием, расширился круг задач, связанных с круговоротом углерода в природных экосистемах и агроценозах, в частности с изменением гумусового состояния почв под влиянием различных систем сельскохозяйственного природопользования, оптимизацией режима органического вещества в различных агроценозах, обоснованием структуры сельскохозяйственных угодий и севооборотов, систем обработки почвы, изучением режимов CO_2 в различных агроэкосистемах, оценок его эмиссии и влияния на парниковый эффект.

Все они в той или иной мере замыкаются на проблему регулирования биоэкологических функций ландшафта. В качестве таковых первостепенное значение имеют продукционные, деструкционные и органоаккумулятивные процессы в биогеоценозах и агробиоценозах.

Первичная продукция, создаваемая зелеными растениями, определяет биологический потенциал ландшафта, а ее превращение в ходе названных процессов обуславливает круговорот углерода и биогенных элементов, почвообразование, газовый режим атмосферы и другие экологические функции биосферы.

На основе разработанной Н.И. Базилевич и А.А. Титляновой методологии исследования этих процессов были сформированы критерии оценки функционирования экосистем:

- величина первичной продукции и коэффициент утилизации солнечной энергии — КПД ФАР;
- отношение первичной продукции к запасу фитомассы;
- скорость биологического круговорота, оцениваемая по величине отношений к продукции; запасов мортмассы; запасов живой фитомассы + мортмассы; мертвой массы и почвенного гумуса;
- удельные скорости продукционного и деструкционного процессов;
- интенсивность высвобождения химических элементов при процессах деструкции, устанавливаемая по величинам отношений запаса химических элементов мортмассы к их количеству в продукции;
- использование фитофагами первичной продукции и количества органического вещества, поступающего в детритный цикл;
- вклад дыхания различных групп живых организмов в общий газообмен экосистемы;
- удельные траты на дыхание различными живыми организмами.

На основе данной методологии разработаны географические закономерности структуры, функционирования экосистем, биотические круговороты в экосистемах различных зон и регионов мира. Наиболее крупным обобщением этой работы явилась монография Н.И. Базилевич и А.А. Титляновой «Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах» (2008), в которой даны оценки продукционных процессов и биологического круговорота для 500 экосистем тундр, лесов, степей, саванн и пустынь Евразии, Северной и Южной Америки, Австралии и Океании.

Огромный опыт этой работы в определенной мере реализован в данном справочнике, в котором дана оценка продуктивности восьми типов травяных экосистем в зонально-региональном аспекте.

Ядром справочника являются результаты систематических исследований на семи стационарах в различных регионах страны, проведенных под руководством Н.И. Базиле-

вич и А.А. Титляновой. На этих стационарах использовался разработанный ею балансовый динамический метод оценки надземной и подземной продукции — наиболее полный и наиболее трудоемкий, в отличие от традиционных. Наиболее старый из них основывается на учете зеленой фитомассы в момент ее максимального развития. Такая оценка далека от действительности. Более адекватный метод заключается в суммировании запасов зеленой фитомассы доминантных видов, учтенных в момент максимального развития и суммировании приростов подземных органов. Большинство авторов, чьи данные использованы в справочнике, определяли не величину продукции, а запасы надземной фитомассы и корневой массы один-два раза в сезон, реже в течение нескольких сезонов. В этой связи предложена методика расчета величин оценки надземной и подземной продукции по запасам фитомассы и мортмассы с помощью уравнений множественной линейной регрессии, разработанная Е.Я. Фрисманом и др.

Учитывая значительные колебания погодных условий по сезонам, авторами справочника рекомендуется отбирать пробы не менее пяти раз в сезон. Сложность методики по этим и другим условиям определяют ограниченность качественного материала.

Особым достоинством справочника является информация об изменении продукционных процессов при использовании экосистем под пастбищами и зерновыми культурами. Отмечается снижение первичной продукции агроценозов по сравнению с целиной. К сожалению, эти данные немногочисленны, особенно по полевым культурам, и относятся к исследованиям в Новосибирской области (стационары Искитим, Карачи — данные Н.А. Тихомировой, Н.Г. Шатохиной) и в Северном Казахстане (стационар Шортанды — данные А.А. Титляновой). Однако нельзя не отметить классический уровень этих исследований, которые могут служить эталоном для проведения подобных работ, актуальность которых весьма велика и будет возрастать.

Взвешивая в целом представленный в справочнике материал, приходится констатировать, что он базируется преимущественно на достижениях первопроходцев, за которыми

ми следует сравнительно небольшая аудитория. Не большая, учитывая значение проблемы для понимания экологических функций биосферы и преобразования ее под влиянием человека. Судя по принятой международным сообществом в конце прошлого века декларации устойчивого развития, это преобразование будет осуществляться в рамках конструктивно-биосферной парадигмы природопользования. Это означает, в частности, проектирование оптимизированных ландшафтов, в том числе сельскохозяйственных, а следовательно, управление продукционными и деструкционными функциями ландшафта. В этой связи справочник является пособием по осмыслению этой задачи и может послужить импульсом для ее развития.

*Академик РАН
В.И. Кирюшин*

Раздел 1.

Роль круговорота углерода в биосфере

Продукционный процесс стоит в центре потоков вещества и энергии и обеспечивает жизнь на планете Земля. Первичный продукционный процесс создает зеленые растения, потребляющие солнечную энергию, двуокись углерода и воду из атмосферы, воду и питательные элементы из почвы. Продукционный процесс осуществляется на суше и в океане и связан в единую систему благодаря воздушным течениям и речной сети. Продукционный процесс создает пищу и условия существования всем организмам Земли.

Организмы, прежде всего автотрофы, осуществляющие продукционный процесс, в течение своей жизни поедаются травоядными животными, но в основной своей части отмирают. Мертвое растительное вещество (для краткости назовем его мортмассой) потребляется огромным количеством позвоночных и беспозвоночных животных, грибами и бактериями. В результате данного процесса мортмасса в основной ее части превращается в двуокись углерода и воду. Но на этом цикл не заканчивается. Некоторое количество исходного растительного органического вещества превращается в почвенное органическое вещество (ПОВ или *SOM* — *soil organic matter*), которое создает плодородие почвы. Старое ПОВ частично замещаясь новым, минерализуется до CO_2 и H_2O , которые возвращаются в начальное звено цикла: фотосинтез → растительное вещество → отмирание → разрушение → ПОВ → минерализация ПОВ → CO_2 → H_2O .

На продукционном процессе держится жизнь всей биосферы и человека в частности. Человек пользуется всем, что создает продукционный процесс — кислород, растительное вещество, продукт последнего — животное вещество, а также ПОВ, являющееся необходимым компонентом для выращивания сельскохозяйственных продуктов. Продукцион-

ный процесс — вот та основа, на которой зиждется состав атмосферы, водный обмен и жизнь огромного количества видов, включая человека.

Что создает продукционный процесс? Ежегодно образующуюся фитомассу тундр, лесов, лугов, степей, пустынь. Интенсивность продукционного процесса измеряется его производительностью, которая называется чистой первичной продукцией.

Зачем нам надо знать величины продукции всех экосистем Земли?

1. Только полный учёт всех экосистем Земли и их продукции ответит на вопрос — сохраняется ли равновесие в системе атмосфера → фитомасса → детритомасса → почва. От этих оценок зависит прогноз климатических изменений на Земле в целом.
2. Полный учёт продукции и связанный с продукционным процессом обмен химическими элементами в системе атмосфера → фитомасса → почва может объяснить устойчивое плодородие почв под естественными экосистемами.
3. Оценка продукции естественных экосистем показывает максимальную меру ежегодного создания фитомассы без нарушения экосистемы.

Основываясь на полевых оценках, дадим краткую характеристику продуктивности травяных и лесных экосистем. Площадь лесных экосистем России составляет — 760; травяных — 215; сельскохозяйственных угодий — 213 млн. га [47].

а) Травяные экосистемы. Описание и данные о продуктивности травяных экосистем изложены в книгах «Биологическая продуктивность экосистем северной Евразии» [7] и «Степи Евразии» [49]. Обобщение материала проведено А.А. Титляновой [82], данные о продуктивности травяных экосистем бореального и суббореального поясов Евразии представлены в табл. 1.

Таблица 1.

Продуктивность травяных экосистем Евразии

Тип экосистемы	Число ландшафтов	Запасы фитомассы, т/га			Продукция, т/га/год			
		Надземная зеленая	Живая подземная	Мертвая надземная	Мертвая подземная	Надземная	Подземная	Общая
Лука Европы								
Бореальные материковые	7	4,0±0,4	10,1±1,9	2,5±0,4	7,2±1,3	5,8±0,7	9,7±1,8	15,5±2,1
Бореальные пойменные	5	3,8±0,3	12,7±1,5	2,5±0,6	10,5±2,5	5,2±0,7	12,4±1,6	17,6±1,3
Суббореальные материковые	3	3,7±0,9	19,8±3,9	3,7±1,6	10,1±1,5	5,9±1,7	11,3±0,9	17,2±2,4
Лука Азии								
Бореальные материковые	3	3,5±1,2	9,3±2,3	1,6±0,3	8,8±2,8	5,2±1,8	9,2±2,4	14,3±2,5
Бореальные пойменные	1	7,1±0,9	12,9±2,8	3,4±0,5	14,2±2,3	8,5±0,4	15,3±1,7	23,8±1,6
Суббореальные материковые	6	3,1±0,9	11,3±1,6	2,9±0,5	14,6±4,4	4,6±1,1	12,1±2,8	16,7±2,9
Суббореальные пойменные	6	3,5±0,6	12,0±2,3	3,7±1,3	16,1±3,7	5,7±1,4	12,0±2,7	17,7±2,9
Суббореальные степи Европы								
Луговые	3	3,7±0,8	9,6±1,7	6,8±1,1	8,8±2,3	6,5±1,4	10,7±1,6	17,2±2,9
Настоящие	5	2,1±0,4	10,9±1,3	5,3±0,2	6,1±0,6	3,3±0,7	10,4±1,4	13,7±2,0
Сухие	6	1,9±0,5	7,1±1,7	3,8±0,8	8,0±1,9	2,6±0,6	7,7±1,5	10,3±1,8
Суббореальные степи Азии								
Луговые	7	3,5±0,8	14,3±2,2	3,5±0,7	18,7±4,2	5,6±1,2	16,8±1,9	22,4±1,1
Настоящие	9	1,9±0,3	11,4±1,9	1,3±0,4	15,8±3,5	2,7±0,5	15,3±0,8	18,6±1,4
Сухие	3	0,9±0,7	8,7±2,4	1,3±0,2	9,7±2,4	1,6±0,3	8,9±1,8	10,4±1,8

Усреднение данных для большого количества экосистем — заповедных, косимых, пастбищ с нагрузкой разной интенсивности — привело к довольно неожиданному результату: относительно близким показателям продуктивности для экосистем совершенно различного типа (табл. 2).

Таблица 2.

**Пределы изменения усредненных параметров
продуктивности травяных экосистем**

Число ланд- шаф- тов	Запасы фитомассы, т/га			Продукция, т/га·год		
	Над- земная зеленая	Живая подземная	Мертвая подзем- ная	Надзем- ная	Подзем- ная	Общая
Луга Европы						
15	3,7–4,0	10,1–19,8	7,2–10,5	5,2–5,9	9,7–12,4	15,5–17,6
Луга Азии						
16	3,1–7,1	9,3–12,9	8,8–16,1	5,2–8,5	9,2–15,3	14,3–23,8
Степи Европы						
14	1,9–3,7	7,1–10,9	6,1–8,8	2,6–6,5	7,7–10,4	10,3–17,2
Степи Азии						
19	0,9–3,5	8,7–14,3	9,7–18,7	1,6–5,6	8,9–16,8	10,4–22,4

Величина запаса зеленой фитомассы, равная 3,1–3,7 т/га, встречается во всех типах экосистем, но в лугах Европы — это ее минимальное, а в степях Азии — максимальное значение. Луга по показателю зеленой фитомассы значительно превосходят степи. Нижние значения величины живых подземных органов (7–10 т/га) встречаются во всех экосистемах, но большие запасы живых корней характерны для лугов Европы и степей Азии. Максимальное же количество подземной фитомассы имеют луга и степи Азии. Различия по продукции значительно больше. Если в лугах Азии величина надземной продукции изменяется от 5,2 до 8,5 т/га в год, то в степях Азии величина надземной продукции значительно ниже и лежит в пределах 1,6–5,6 т/га в год. Подземная продукция максимальна и близка в лугах и степях Азии.

Следовательно, в травяных экосистемах Евразии надземная фитомасса и продукция во всех экосистемах ниже под-

земной фитомассы и продукции. Запас живых подземных органов максимален в лугах Европы, запас мертвых подземных органов — в степях Азии.

В целом луга характеризуются большими запасами зеленой фитомассы и величинами надземной продукции. Общая продукция травяных экосистем Евразии достаточно высока и лежит в пределах 10,3–23,8 т/га в год. Почти любая экосистема травяного биома в Евразии продуцирует в среднем за несколько лет не менее 10 и не более 25 т органического вещества в год.

б) Лесные экосистемы

Лесные экосистемы России крайне разнообразны. Данные о величинах запасов фитомассы и ее продукции в лесных экосистемах приведены Н.И. Базилевич в книге «Биологическая продуктивность экосистем северной Евразии» [7], а также в серии книг В.А. Усольцева [93; 94; 95; 96; 97]. В таблице 3 показаны величины чистой первичной продукции (максимальная и минимальная) для основных типов лесов России.

Анализ таблицы показывает, что наименьшая величина первичной продукции (1,3 т/га·год) характерна для сосновых лесов северной тайги. Для этих же лесов максимальная величина их *NPP* (4,7 т/га·год) является также наименьшей в ряду аналогичных величин других природных зон. Чистая первичная продукция сосновых лесов нарастает с севера на юг и достигает максимума (10 т/га в год) в зоне широколиственно-хвойных лесов.

Таблица 3.

Чистая первичная продукция лесов Северной Евразии

Природная зона	Сосняки			Ельники			Леса из ели, пихты, кедр			Мелколиственные леса			Широколиственные леса		
	ANP	BNP	NPP	ANP	BNP	NPP	ANP	BNP	NPP	ANP	BNP	NPP	ANP	BNP	NPP
Зона северной тайги	1,2-4,3	0,1-1,1	1,3-4,7	2,9-5,3	0,7-1,6	4,0-6,2	-	-	-	4,5-6,6	0,8-1,8	5,4-8,5			
Зона средней тайги	1,9-6,8	0,3-0,7	2,2-7,5	4,6-6,2	0,8-1,5	5,9-7,1	3,3-5,4	0,7-1,1	4,1-6,6	3,1-6,7	0,5-0,8	3,9-7,7			
Зона южной тайги	5,0-6,8	0,7-1,5	5,9-8,3	7,5-11,4	1,6-5,1	9,1-16,5	5,4-6,9	1,2-1,7	6,5-8,5	2,2-11,9	0,2-11,9	3,2-13,9			
Зона широколиственно-хвойных лесов	5,2-8,7	0,5-1,4	5,7-10,1	7,7-12,3	1,6-2,0	9,3-14,3	-	-	-	5,8-15,7	1,4-2,1	7,6-17,8	6,6-13,1	1,9-2,6	8,5-15,7
Зона широколиственных лесов	4,0-6,4	0,1-0,8	4,0-7,2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	8,0-10,0	0,8-1,5	8,8-11,8

По: [7].

Продукция еловых лесов также нарастает с севера на юг, но максимальна в южной тайге. В зоне средней тайги наибольшие величины продукции сосняков и ельников почти одинаковы (7,5 и 7,1 т/га·год), в то время как в зонах северной и южной тайги продукция ельников в 1,6 раза больше, чем в сосняках.

С продвижением на восток чистые ельники и сосняки сменяются лесами из ели, пихты и кедра, продукция которых меньше, чем в ельниках.

Величина максимальной продукции мелколиственных лесов возрастает с севера на юг и достигает максимума в зоне широколиственно-хвойных лесов (17,8 т/га·год).

Величины чистой первичной продукции широколиственных лесов в зонах их произрастания близки. Таким образом, величины чистой первичной продукции наиболее высоки (16,5; 17,8; 15,7 т/га в год) в ельниках южной тайги, в мелколиственных и широколиственных лесах зоны широколиственно-хвойных лесов. Сравнение табличного материала (таблицы 1 и 3) показывает, что средние величины чистой первичной продукции практически всех травяных экосистем равны максимальным величинам продукции лесов. А максимальные величины *NPP* травяных сообществ в 1,3 раза выше, чем подобные величины в лесах.

Исходя из приведенного материала, можно сказать, что продукция травяных экосистем выше продукции лесных. Но так ли это? Скорее всего, продукция лесов занижена, так как в ней не учтен оборот тонких корней.

Если приведенные данные по надземной продукции лесов в определенной степени точны, то данные по подземной продукции абсолютно не определены. Данное обстоятельство связано с тем, что продукция крупных грубых и мелких корней определяется с различной точностью. Грубые и тонкие корни (< 2 мм в диаметре) значительно отличаются и по функциям и по динамике роста. Именно тонкие корни являются «жилищем» микоризы, играющей большую роль в потреблении элементов питания из почвы. Оценка массы и продукции тонких корней является сложной задачей, и

можно сказать, общепринятой процедуры отбора из почвы тонких корней и расчета их продукции до сих пор не существует. Обобщенные оценки длины и запасов тонких корней в различных биомах приведены Р. Джексоном и др. [111] (табл. 4).

Таблица 4.

Длина и запасы тонких корней в различных биомах

Биом	Длина, км/м ²	Запас корней, т/га	
		Живые	Мертвые
Бореальные леса	2,6	2,3	3,7
Умеренные хвойные леса	6,1	5	3,2
Умеренные лиственные леса	5,4	4,4	3,4

Если запасы тонких корней более или менее известны, то величины их продукции (г/м² в год) зависят от породы дерева, погодных условий года, времени года, и часто от применяемых методов. Как показал В.А. Усольцев в обобщающей статье «В подвалах биосферы: Что мы знаем о первичной продукции корней деревьев?» [98], чистая первичная продукция тонких корней в зависимости от автора и используемого им метода, может составлять для одной и той же породы дерева половину, целую или двойную величину от величины надземной чистой первичной продукции. В заключение статьи автор пишет: «Сегодня факт занижения существующих оценок первичной продукции корневых систем уже никем не оспаривается. Но вопрос о величине этого занижения и соответственно о корректности оценок приходной части углеродного цикла лесов остается открытым». И с этим утверждением мы не можем не согласиться.

Раздел 2.

Обозначения и методы полевой оценки и расчета чистой первичной продукции (*ANP* — надземной и *BNP* — подземной)

В научной и популярной литературе часто используется термин «продуктивность». Продуктивность — сложное понятие, отражающее биологический потенциал экосистемы, характеризуется двумя параметрами: запасом фитомассы и продукцией.

Обозначения

В конце сезона или в конце жизненного цикла зеленые растения (*green phytomass*) отмирают. Некоторая часть отмерших растений еще стоит в травостое, эту часть фитомассы называют ветошью (*dead above-ground phytomass*). Ветошь ломается, падает на почву и образует подстилку (*litter*). Со временем подстилка разлагается и основная часть ее углерода переходит в виде CO_2 в воздух, небольшая часть превращается почвенные органические вещества различной сложности и входит в общий пул почвенного органического вещества (ПОВ). В подземной сфере корни и корневища (*below-ground phytomass*) нарастают и отмирают, образуя мертвые подземные растительные остатки (*below-ground dead phytomass*), которые в дальнейшем минерализуются с выделением CO_2 в воздух. Некоторая часть в виде органических веществ различной сложности поступает в пул ПОВ.

Итак, имеются пять величин, характеризующих в травяных экосистемах запасы фитомассы: G — зеленая фитомасса; G_{max} — максимальная за сезон величина G ; D — ветошь; L — подстилка; B — живые подземные органы растений; V — мертвые подземные органы. Все величины данного ряда имеют размерность г/м^2 или т/га (для корней и почвы необ-

ходимо указание глубины отбора образцов). Эти величины косвенно характеризуют продукционный процесс.

Чистая первичная продукция *NPP* (*net primary production*) состоит из двух частей: *ANP* (*above-ground production*) — надземная продукция и *BNP* (*below-ground production*) — подземная продукция; $NPP = ANP + BNP$. Величины продукции измеряются в г/м²·год или т/га·год либо в углероде, либо в абсолютно сухом веществе.

Методы определения ANP и BNP

Существует несколько методов определения величин *NPP*. Первый основан на газообмене, то есть на измерении величин выделения кислорода и потребления CO₂. Данный метод имеет свои преимущества и недостатки, и на нем мы останавливаться не будем.

Наиболее простым и старым способом определения *ANP* является оценка ее величины по зеленой фитомассе в момент ее максимального развития — G_{max} . Такая оценка далека от действительности. Многими работами показано, что большинство растений лугов и степей дает две генерации листьев — весеннюю, отмирающую в середине лета, и позднелетнюю, отмирающую осенью или следующей весной. Таким образом, величина G_{max} не равняется величине *ANP* и принципиально не может быть приравнена к ней.

Более совершенный метод определения *ANP* заключается в суммировании запасов зеленой фитомассы доминантных видов, учтенных в момент максимального развития каждого [70; 110]. Величина *ANP*, определенная этим методом, превышает величину G_{max} в 1,1–1,7 раза.

Одним из способов определения *BNP* является суммирование приростов подземных органов доминирующих видов. Подземные органы различных видов имеют максимумы роста и отмирания в разное время сезона. По динамике запасов находятся B_{max} и B_{min} каждого вида. BNP_i , где i — определенный вид, принимается равной разности между B_{max} и

V_{min} данного вида. Для всего сообщества $BNP = \sum \cdot BNP_i$, где N — число определенных видов [84].

Разработан балансый метод оценки надземной и подземной продукции, использованный при работах на стационарах Русской равнины (Центрально-черноземный заповедник, Курская область), Причановской равнины (Новосибирская область), Назаровской котловины (Красноярский край), Центрально-Тувинской котловины (Республика Тыва), Южно-Минусинской котловины (Республика Хакасия) и Забайкалья (Читинская область) [81; 18].

На каждом выбранном модельном участке исследуемой экосистемы закладывалась экспериментальная площадка (100 × 50 м) и на ней выделялось 10 квадратов (10 × 10 м). В июле или несколько раз в течение сезона проводилось геоботаническое описание пробных площадей. Другая серия из десяти малых квадратов (50 × 50 см) закладывалась на экспериментальной площадке случайным образом в каждый срок отбора проб. На всех десяти квадратах надземная фитомасса срезалась на уровне почвы и с почвы собиралась подстилка. Ветошь отбиралась от зеленой фитомассы и последняя разбиралась по видам. Подстилка отмывалась от почвы на ситах.

В середине каждого квадрата отбирались почвенные монолиты. Поверхность монолита 10 см², длина 10 см, объем 1 дм³. На разных стационарах глубина отбора монолитов была разной: 20, 40 или 60 см. Монолиты размывались путем декантации, растительный материал собирался на сите с отверстием 0,5 мм.

В большинстве случаев при отмывке монолитов из слоя почвы 0–10 см живые корневища и корни отдельных видов выбирались из общей массы, при этом узлы кущения отрезались от корней.

Вся надземная и подземная фитомасса высушивалась 24 часа при 80°С и взвешивалась. Подземный растительный материал просеивался на почвенных ситах, чтобы отделить фракцию корней длиной более 2 см (крупная фракция),

проба крупной фракции разделялась при помощи пинцета и лупы на живую и мертвую части по виду корней. Живые корни более эластичны и не ломаются при скручивании или легком растяжении. Активно растущие корни светлее, имеют тургор и покрыты корневыми волосками. Доля живых корней в мелкой фракции (< 2 см) оценивалась с помощью шкалы специальных контрольных образцов, составленных из живых и мертвых подземных органов в определенной пропорции. После проведения всех описанных операций для каждого монолита оценивалось количество живых и мертвых подземных органов, а также масса корневищ и корней. Запасы всех компонентов выражались в граммах на квадратный метр для определенного слоя почвы.

Методы расчета

Балансовый метод. Для надземной фитомассы 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 — продукция, ΔD — интенсивность отмирания зеленой фитомассы, ΔL — интенсивность перехода ветоши в подстилку, ΔM — 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 использо-

ван метод минимальной оценки, когда одно из приращений полагается равным нулю [81; 19]. При сравнении методов оценки ANP показано, что величина ANP_{real} превышает в 1,6–2 раза, а величина ANP_{min} — в 1,2–1,4 раза величину G_{max} .

При определении подземной продукции выделяют соответствующие компоненты, B — живые, V — мертвые подземные органы, и записывают балансовые уравнения:

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

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

где B_1 , V_1 , B_2 и V_2 — запасы живых и мертвых подземных органов (в определенном слое почвы) в первый и второй сроки учета; ΔB — продукция, ΔV — интенсивность отмирания, ΔW — интенсивность разложения подземной фитомассы за период от первого до второго срока.

При полных балансовых опытах определяют динамику запасов B , V и интенсивность разложения мертвых подземных органов ΔW . Если величину ΔW не определяют, но разделяют подземную фитомассу на B и V , то пользуются методом минимальной оценки, исходя из данных о динамике запасов B , V и принимая равным нулю ΔB , или ΔV или ΔW . Соответствующие методики подробно описаны ранее [81; 55]. Сумма ΔB за год представляет собой величину BNP . Чистая первичная продукция фитоценоза $NPP = ANP + BNP$.

Определение ANP и BNP методом минимальной оценки всегда сопряжено с ошибками. При оценке ANP обычно не учитываются эфемеры, может быть пропущено время максимального запаса зеленой фитомассы, а также не учтен осенний прирост зеленой фитомассы. При применении метода минимальной оценки ошибка определения величины BNP может достигать 30%. Ошибка связана с не учётом величины корневых выделений, быстрого отмирания корневых чехликов и корневых волосков и очень тонких корней. В целом абсолютная величина продукции может быть на 40–50% выше, чем ее полевая оценка при тщательном

учёте всех составляющих. К сожалению, большинство оценок продукции разными авторами сделана по одному или нескольким определениям запасов фитомассы в течение сезона (часто одного). Большое количество авторов, говоря о продуктивности, определяли не величину продукции, а запасы надземной фитомассы и корневой массы один-два раза в сезон, иногда в течение нескольких сезонов. Однако, методы статистики позволяют оценить величину продукции по запасам фитомассы и мортмассы. Такая оценка возможна даже, если известны только максимальный запас зеленой фитомассы и общий запас подземной фитомассы. На основании проведенного математиками анализа значительного массива экспериментальных данных были выведены следующие формулы для расчета величин чистой первичной продукции по неполным данным.

Если известны запасы G_{max} и $D+L$, то

$$ANP=1,108 \cdot G_{max} + 0,53 \cdot (D+L) \quad (I)$$

Если известен только запас G_{max} , то

$$ANP=0,408 + 1,456 \cdot G_{max} \quad (II)$$

Если известны запасы B и V , то

$$BNP=1,108 \cdot B + 0,53 \cdot V \quad (III)$$

Если известна сумма $B+V$ (распространенный случай), то

$$BNP=-0,103 + 0,467 \cdot (B+V) \quad (IV)$$

Для количественной оценки зависимости надземной и подземной продукции от других измеряемых показателей использован метод множественной линейной регрессии. Смотри следующую главу.

Раздел 3.

Методы оценки ANP и BNP по неполным данным

Методы расчета предложены членом-корреспондентом РАН Е.Я. Фрисманом, численные оценки выполнены с.н.с., к.ф-м.н. О.Л. Ревуцкой и н.с. К.В. Шлюфманом — сотрудниками ИКАРП ДВО РАН.

Для количественной оценки зависимости надземной и подземной продукции от других измеряемых показателей использовался метод множественной линейной регрессии.

Запишем уравнение множественной линейной регрессии в общем виде:

$$Y = b_0 + b_1X_1 + \dots + b_jX_j .$$

Заметим, что при переходе к обозначениям величины надземной и подземной продукции вместо Y будут величины ANP или BNP , а вместо факторов X_j , влияющих на развитие продукции, будут показатели G_{max} — максимальная за сезон величина зеленая фитомассы и $(D+L)$ — ветошь + подстилка или B — живые и V — мертвые подземные органы растений.

Однако саму методику оценки качества уравнения множественной (в том числе парной) линейной регрессии представим в общих обозначениях, абстрагируясь от физического смысла исследуемых показателей.

Процедура оценки качества уравнения множественной (в том числе парной) линейной регрессии выполнялась следующими этапами:

1. Проверка статистической значимости коэффициентов уравнения регрессии;
2. Проверка качества уравнения регрессии в целом.

1. Статистическая значимость коэффициентов множественной линейной регрессии с t объясняющими переменными проверяется на основе t -статистики:

$t = b_j / S_{b_j}$, имеющей распределение Стьюдента с числом степеней свободы $\nu = n - m - 1$ (n — объем выборки). Задаваемый уровень значимости α определяет для t -статистики критическое значение $t_{\frac{\sigma}{2}, n-m-1}$ для двухстороннего критерия.

В случае превышения по модулю значением t -статистики критического значения: $|t| > t_{\frac{\sigma}{2}, n-m-1}$, коэффициент b_j считается статистически значимым, в противном случае $|t| < t_{\frac{\sigma}{2}, n-m-1}$ коэффициент b_j — статистически незначимым (другими словами, равным нулю и фактор X_j линейно не связан с переменной Y). Включение его в объясняющие переменные статистически не доказано. Он лишь необоснованно усложняет модель взаимосвязи. Поэтому после установления того факта, что коэффициент b_j статистически незначим, рекомендуется исключить из уравнения регрессии переменную X_j .

2. Для проверки значимости уравнения регрессии в целом используется коэффициент детерминации R^2 , который в общем случае рассчитывается по формуле:

$$R^2 = 1 - \frac{\sum e_i^2}{\sum (y_i - \bar{y})^2}.$$

e — отклонения реальных значений y_i зависимой переменной Y от значений \hat{y}_i , получаемых по уравнению регрессии, $(y_i - \bar{y})$ — отклонение i -й (наблюдаемой точки y_i) от среднего значения \bar{y} зависимой переменной Y .

Чем ближе этот коэффициент к единице, тем точнее уравнение регрессии объясняет поведение Y .

Для получения несмещенных оценок коэффициента детерминации делается поправка на число степеней свободы. Вводится так называемый скорректированный (исправленный) коэффициент детерминации:

$$\bar{R}^2 = 1 - \frac{\sum e_i^2 / (n - m - 1)}{\sum (y_i - \bar{y})^2 / (n - 1)},$$

где $\sum (y_i - \bar{y})^2 / (n-1)$ — несмещенная оценка общей дисперсии; $\sum e_i^2 / (n-m-1)$ — несмещенная оценка остаточной дисперсии.

Доверительные интервалы для зависимой переменной. Одной из центральных задач статистического моделирования является предсказание (прогнозирование) значений зависимой переменной при определенных значениях объясняющих переменных. Здесь возможен двойкий подход: либо предсказать условное математическое ожидание зависимой переменной при определенных значениях объясняющих переменных (предсказание среднего значения), либо прогнозировать некоторое конкретное значение зависимой переменной (предсказание конкретного значения).

1. Оценка условного математического ожидания

Пусть построено уравнение парной регрессии $\hat{y}_i = b_0 + b_1 x_i$, на основе которого нужно предсказать условное математическое ожидание $M(Y | X = x_p)$ переменной Y при $X = x_p$. В данном случае значение $\hat{y}_p = b_0 + b_1 x_p$ является оценкой $M(Y | X = x_p)$. Тогда естественным является вопрос, как сильно может уклониться модельное среднее значение \hat{y}_p , рассчитанное по эмпирическому уравнению регрессии, от соответствующего условного математического ожидания. Ответ на этот вопрос дается в виде доверительного интервала с заданной надежностью $(1-\alpha)$ при любом конкретном значении x_p объясняющей переменной.

Формула доверительного интервала для $M(Y | X = x_p) = \beta_0 + \beta_1 x_p$ имеет вид:

$$\left[b_0 + b_1 x_p - t_{f,\alpha} S \cdot \sqrt{\frac{1}{n} + \frac{(\bar{x} - x_p)^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2}}; b_0 + b_1 x_p + t_{f,\alpha} S \cdot \sqrt{\frac{1}{n} + \frac{(\bar{x} - x_p)^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2}} \right],$$

где $t_{f,\alpha}$ — квантиль t -распределения при заданном уровне значимости α и числе степеней свободы $f = n - m - 1$, S — стандартная ошибка остатков.

Для проверки гипотезы

$$H_0: M(Y | X = x_p) = y_p,$$

$$H_1: M(Y | X = x_p) \neq y_p.$$

Используется следующая статистика:

$$T = \frac{M(Y | X = x_p) - y_p}{S \cdot \sqrt{\frac{1}{n} + \frac{(\bar{x} - x_p)^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2}}},$$

имеющая распределение Стьюдента с числом степеней свободы $\nu = n - 2$. Поэтому гипотеза H_0 отклоняется, если $|T_{набл}| \geq t_{f,\alpha}$, (где α — требуемый уровень значимости).

2. Оценка индивидуальных значений зависимой переменной.

На практике важнее знать дисперсию Y , чем ее средние значения или доверительные интервалы для условных математических ожиданий. Это позволяет определить допустимые границы для конкретного значения Y .

Пусть нас интересует некоторое возможное значение y_0 переменной Y при определенном значении x_p объясняющей переменной X . Предсказанное по уравнению регрессии значение Y при $X = x_p$ составляет y_p .

Интервал

$$\left[b_0 + b_1 x_p - t_{f,\alpha} S \cdot \sqrt{1 + \frac{1}{n} + \frac{(\bar{x} - x_p)^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2}}; b_0 + b_1 x_p + t_{f,\alpha} S \cdot \sqrt{1 + \frac{1}{n} + \frac{(\bar{x} - x_p)^2}{\sum (x_i - \bar{x})^2}} \right]$$

определяет границы, за пределами которых могут оказаться не более $100\alpha\%$ точек наблюдений при $X = x_p$. Заметим, что данный интервал шире доверительного интервала для условного математического ожидания.

Заметим, что наиболее узкими интервалы будут при $X_p = \bar{x}$. По мере удаления X_p от среднего значения доверительные интервалы расширяются.

По аналогии с парной регрессией может быть построена интервальная оценка для среднего значения предсказания множественной регрессии:

$$\hat{Y}_p - t_{f,\alpha} \cdot S(\hat{Y}_p) < M(Y_p | X_p^T) < \hat{Y}_p + t_{f,\alpha} \cdot S(\hat{Y}_p).$$

В матричной форме это неравенство имеет вид:

$$\hat{Y}_p - t_{f,\alpha} \cdot S \sqrt{X_p^T (X^T X)^{-1} X_p} < M(Y_p | X_p^T) < \hat{Y}_p + t_{f,\alpha} \cdot S \sqrt{X_p^T (X^T X)^{-1} X_p} \cdot$$

Доверительный интервал для прогностической оценки будет следующим:

$$\hat{Y}_p - t_{f,\alpha} \cdot S \sqrt{1 + X_p^T (X^T X)^{-1} X_p}; \hat{Y}_p + t_{f,\alpha} \cdot S \sqrt{1 + X_p^T (X^T X)^{-1} X_p}.$$

Относительно этого интервала с вероятностью $P = 1 - \alpha$ можно утверждать, что он содержит фактическое значение зависимой переменной y_i , соответствующее совместным наблюдениям над объясняющими переменными X_j , или в среднем $(1 - \alpha)100\%$ всех возможных значений y_i , соответствующих X_j , попадут в этот интервал [21; 100].

Раздел 4.

Распределение по пространству и времени запасов и продукции надземной и подземной фитомассы в травяных экосистемах

В работах, связанных с оценкой продуктивности, исследователи обычно определяют массу, прирост или убыль всего подземного растительного вещества, не разделяя его на составляющие, и называют эту массу корнями. «Корни» в обсуждаемом аспекте — чисто условное понятие, которое используется для названия смеси различных фракций растительного вещества. В эту смесь входят живые корни, корневища, клубни, луковицы, часть стеблей и узлов кущения, расположенные ниже уровня почвы. Определенная доля подземного растительного вещества представлена мортмассой — мертвыми целыми и полуразложившимися подземными органами.

1. Распределение подземных органов растений по пространству

а) Распределение подземных органов растений по горизонтали

Подземные органы растений крайне неравномерно распределены по пространству. Так, корневища *Carex duriuscula* расползаются по всей площади. Предполагалось, что дерновинный злак ковыль имеет компактную корневую систему. Но Н.Г. Шатохина в засушливой степи Казахстана показала, что слой почвы 0–20 см заполнен корнями *Stipa rubens* почти равномерно. На одном квадратном метре размещалось 8 дерновин ковыля, и в месте, наиболее далеко расположенном от любой дерновины, было около 50% массы корней, находящихся непосредственно под дерновинами. Новые корни ковыля развивались по всему пространству.

Существует разница в распределении корней по пространству в настоящей и сухой степи. Распределение корневой массы по площади (в слое почвы 0–20 см) в настоящей степи достаточно гомогенно, в сухой степи — гетерогенно. Было показано, что в сухой степи масса корней под дерновиной в 4–5 раз больше, чем в почве с нулевым покрытием [63].

б) Распределение подземных органов по вертикали — по глубине почвы

Большинство данных, приведенных в справочнике, дают представление о распределении подземных органов по глубине почвы до 50 см. Однако часть исследователей отбирали почвенные монолиты только до глубины 20 см. В редких случаях исследователи брали пробы до глубины 1 метра и ниже (табл. 5).

Таблица 5.

Распределение массы подземных органов растений по глубине почвы в разных травяных экосистемах

Глубина, см	B+V, т/га	% от общего количества подземных органов	Глубина, см	B+V, т/га	% от общего количества подземных органов
Мезофитный луг, Бараба [Титлянова, 1977]			Смешанная прерия, Южная Дакота [Sims&Coupland, 1979]		
0–10	16	55	0–10	10,3	39,5
10–20	5,1	18	10–20	3,2	12
20–40	3,4	12	20–30	2,2	8
01.04.60	2,3	8	30–40	1,8	7
60–80	1,3	4	40–50	1,7	6,5
80–100	0,8	3	50–60	1,2	5
0–100	29	100	60–70	1,5	6
			70–80	1	4
			80–90	1	4
			90–100	0,6	2,3
			100–110	0,4	1,5
			110–120	0,4	1,2

Таблица 5 (продолжение)

Глубина, см	В+V, т/га	% от общего количества подземных органов	Глубина, см	В+V, т/га	% от общего количества подземных органов
			120–130	0,4	1,2
			130–140	0,3	1
			140–150	0,2	0,8
			0–150	26,2	100
Луговая степь, Западная Сибирь [24]			Остепненный луг, Западная Сибирь [24]		
0–20	13,3	56	0–20	20,5	80
20–40	4,7	20	20–40	4,1	16
40–60	5,7	24	40–60	1	4
0–60	23,7	100	0–60	25,6	100
Настоящая степь, Казахстан [18]			Сухая степь, Казахстан [18]		
0–20	27	60	0–20	21,5	65
20–40	6,8	15	20–40	7,6	23
40–60	5,4	12	40–60	1,6	5
60–80	4	9	60–80	1,3	4
80–100	1,8	4	80–100	1	3
0–100	45	100	0–100	33	100
Луговая степь (Стрелецкая) [6]					
0–10	8	63	100–110	0,05	0,4
10–20	1,8	14	110–120	0,03	0,3
20–30	0,6	4,8	120–130	0,02	0,2
30–40	0,5	4,1	130–140	0,02	0,2
40–50	0,3	2,5	140–150	0,02	0,2
50–60	0,8	6,4	150–160	0,01	0,1
60–70	0,14	1,2	160–170	0,01	0,1
70–80	0,13	1,1	170–180	0,01	0,1
80–90	0,11	0,9	180–190	0,01	0,1
90–100	0,09	0,7	190–200	0,01	0,1
			0–200	12,66	100

Изучение распределения подземных органов по глубине почвы показывает, что основная часть подземной фитомас-

сы прижата к поверхности в слое 0–20 см. В этом слое сосредоточены не только корни, но и корневища, узлы кущения, луковицы, клубни. В слое почвы 0–40 см находится от 71% (смешанная прерия) до 88% (сухая степь) от запаса корней в метровом слое почвы. В слое ниже одного метра корней очень мало: в слое почвы 100–150 см содержится 6,5% в прерии и 1% в Стрелецкой степи от их общего запаса. Наибольшая глубина распределения корней (0–200 см) была показана для чернозема типичного мощного среднегумусного в Стрелецкой степи Курской области, где в слое 100–200 см сосредоточены всего 1,5% от запаса в двухметровой толще почвы. Принимая во внимание два обстоятельства — полноту результатов исследования и трудовые затраты, необходимые для получения этих результатов, считаем, что глубина отбора подземной фитомассы до 40–50 см является необходимой и достаточной.

Таким образом, подземные органы растений довольно равномерно распределены по горизонтали и крайне неравномерно по вертикали. Определений запаса корней или их поверхности в одном кубическом метре почвы (или другом объеме) крайне недостаточно. Измерение общей длины и поверхности корней в типчаково-пижмовом сообществе на темно-каштановых мучнисто-карбонатных почвах было проведено в Забайкалье А.А. Горшковой и Л.В. Подмешальской [29]. Показано, что общая протяженность живых корней в объеме почвы, равном 1 м³, достигает 25 км, а их суммарная поверхность — 14,5 м² (без корневых волосков). Понятно, что корни пронизывают весь почвенный объем и в течение вегетационного периода даже при самых неблагоприятных погодных условиях поставляют воду и элементы питания зеленой фитомассе.

2. Распределение надземной и подземной фитомассы и ее продукции во времени

Для оценки распределения фитомассы по сезону и по годам, а величин продукции по годам рассмотрим динамику продукционного процесса в течение трех смежных лет в двух травяных экосистемах: луговой степи Русской равнины (Стрелецкая степь) и остепненного луга Приобья.

Проанализируем динамику запасов в луговой степи (Стрелецкая степь, Русская равнина) за три года (1981–1983 гг.) [15].

Метеоусловия первого года исследования были близки к среднелетним показателям. Второй год был экстремально влажным, третий год засушливым. На рисунке 1 показана внутрисезонная и межгодовая вариабельность надземной и подземной живой фитомассы.

Ход кривых запасов зеленой фитомассы и живых подземных органов различен в разные годы. Максимальный запас зеленой фитомассы в 1981 году отмечался в августе, в 1982 г. — в июле и в 1983 г. — в июне. Запас живых подземных органов максимален осенью: 1981 г. — сентябрь, 1982 — август, 1983 — октябрь. Таким образом, за три года исследований G_{max} и B_{max} никогда по времени не совпадали.

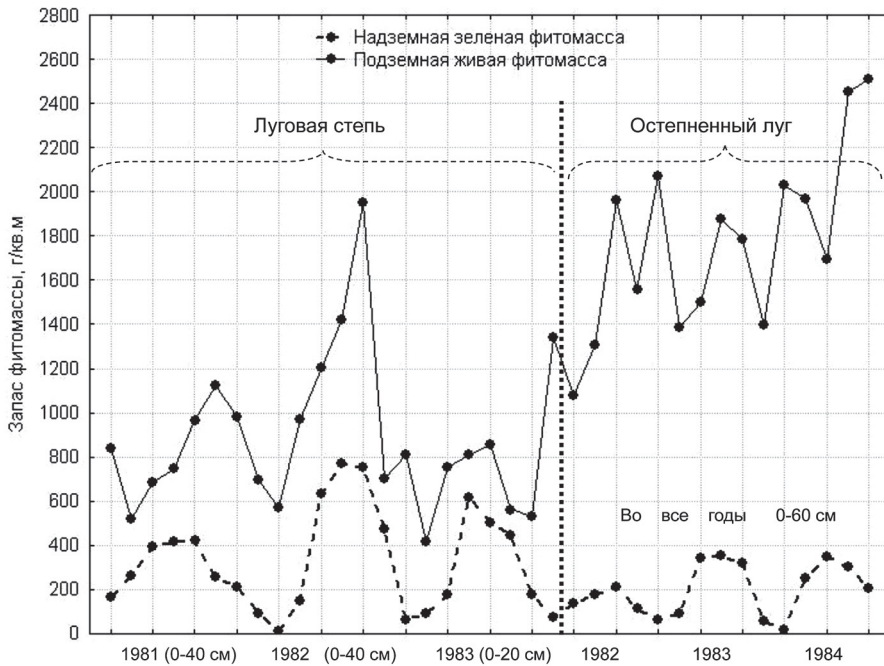


Рисунок 1. Динамика запасов зеленой фитомассы и живых подземных органов растений в экосистемах луговой степи (Курская обл.) и остепненного луга (Приобье)

Подобные исследования проводились также в экосистеме остепненного луга Приобья в 1982–1984 гг. [103]. В годы исследования количество осадков, обеспечивающих весеннее увлажнение почвы, было максимальным в 1982 году, когда G_{max} был минимальным. Количество осадков за период от начала вегетации до максимального развития растений составляло: 1982 г. — 93 мм; 1983 г. — 105 мм; 1984 г. — 207 мм.

Величина максимального запаса зеленой фитомассы не коррелирует ни с весенним увлажнением почвы, ни с количеством осадков, выпавших за период май — середина июля (до момента максимального запаса зеленой фитомассы). Корреляции также не обнаружено для величин G_{max} с общим количеством осадков, выпавших за год. Корреляции между величинами запаса зеленой фитомассы с длительностью периода, ограниченного среднесуточными температурами $> 5^{\circ}\text{C}$, не найдено.

Величина G_{max} в данной экосистеме в течение трех лет приходилась на июль, в то время как максимальный запас живых подземных органов достигался один год в июле, и два года в сентябре.

Минимальный запас B отмечался в мае 1982 года и максимальный — в сентябре 1984 года. Таким образом, запасы B в одной и той же экосистеме, но в разные сроки (май и сентябрь) и в разные годы (1982 и 1984) могут отличаться более чем в два раза.

Рассмотрим величины продукции в экосистемах луговой степи и остепненного луга (табл. 6).

Таблица 6.

Величины надземной и подземной продукции в экосистемах луговой степи (Стрелецкая степь, Русская равнина) и остепненного луга (Приобье) [15; 103]

Продукция, г/м ² в год	Луговая степь			Остепненный луг		
	1981	1982	1983	1982	1983	1984
<i>ANP</i>	870	1130	1070	480	560	670
<i>BNP*</i>	1570	2640	3600	1840	1960	1720
<i>NPP</i>	2440	3770	4670	2320	2520	2390

* Величина *BNP* для луговой степи в слое 0–40 см, для остепненного луга в слое 0–60 см.

Сравним величины продукции между различными годами в анализируемых экосистемах. Величина ANP в экосистеме луговой степи в экстремально влажный год выше, чем в год, характеризующийся среднесезонными климатическими данными. Однако, величина продукции в сухом сезоне (1983 г.) почти такая же, как во влажном. Изменение величины подземной продукции носит другой характер — BNP возрастает от первого к третьему году в два раза. Высокая величина подземной продукции в 1983 году обусловлена двумя периодами роста подземных органов в середине лета и осенью. Мы не видим связи между погодными условиями и величинами как запасов фитомассы, так и продукции в различные годы. Максимальный запас подземных органов не совпадал с G_{max} ни в один сезон. Максимальный запас живых подземных органов может превышать их минимальный запас в 2–3 раза. В той же степени в разные годы могут отличаться и величины продукции.

Величина чистой первичной продукции (NPP) в изученной экосистеме увеличивается от года к году, достигая максимума на третий год исследования, и определяется величиной подземной продукции.

Характер изменения величин продукции в экосистеме остепненного луга отличается от тех же показателей в луговой степи. Величина ANP не зависит от весеннего увлажнения, но достигает наивысшей величины в год, когда количество осадков за период от начала вегетации до максимального развития растений достигает максимальной величины (207 мм). Связи между величинами подземной продукции и гидротермическими факторами за исследуемый период не просматривается. Величина чистой первичной продукции (NPP) в изученной экосистеме меняется незначительно (от 2320 до 2520), составляя в среднем 2400 г/м² в год. Показано, что, несмотря на вариабельность погодных условий в течение трех лет, величина общей продукции (NPP) остепненного луга практически постоянна.

Мы полагаем, что трехлетний период резких изменений интенсивности продукционных процессов в данной луговой степи сменится устойчивым состоянием, которое будет продолжаться также несколько лет. Устойчивое состояние продуктивности остепненного луга может смениться резкими изменениями его продуктивности в последующие годы.

Раздел 5.

Справочный материал

Вся Россия с прилегающими (бывшими Советскими) республиками разделена на три больших региона:

1. Европейская часть
2. Казахстан и Сибирь
3. Дальний Восток.

Внутри каждого региона выделяются следующие травяные экосистемы:

Травяные болота

Пойменные луга

Материковые луга: а) увлажненные; б) суходольные

Остепненные луга

Луговые степи

Настоящие степи

Сухие и опустыненные степи

Горные травяные экосистемы

Среди всех экосистем есть заповедные, а также сенокосы и пастбища с различной нагрузкой.

Качество представленного материала по отдельным экосистемам чрезвычайно разнородно. Фактически работали только семь стационаров, на которых для каждой изучаемой экосистемы были оценены все параметры. Стационары расположены: в Европейской части страны — Курская область; в Казахстане — Шортанды; в Западной Сибири — Новосибирская обл., Карачи и Кемеровская обл.; в Красноярском крае — Назарово; в Хакасии — Новониколаевка; в Забайкалье — Читинская область, Харанор; в Туве. На всех остальных пробных площадях *ANP* и *BNP* экспериментально не определялись. Нами по неполным данным рассчитаны величины *ANP* и *BNP* по формулам, предложенным чл. корр. РАН Е.Я. Фрисманом с соавторами (см. раздел 3).

СПРАВОЧНЫЙ МАТЕРИАЛ

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
ЛУГА											
Пойменные луга											
Архангельская обл., 61° с. ш., 46° в. д. поймы р. Лименды (средний уровень поймы)	Пойменный луг (двусточник)	Пастбище	Аллювиальная дерновая, песчаная (0–50)	10,0	?	15,0	29,3	13,6	28,6	44	
Архангельская обл., 61° с. ш., 46° в. д. поймы р. Лименды (средний уровень поймы)	Пойменный луг (пырейник)	Пастбище	Аллювиальная дерновая, песчаная (0–50)	5,4	?	8,3	35,1	16,3	24,6	44	
Архангельская обл., 61° с. ш., 46° в. д. поймы р. Лименды (высокий уровень поймы)	Пойменный луг (красноохотский)	Пастбище	Аллювиальная дерновая, песчаная (0–50)	3,0	?	4,8	26,6	17,7	22,5	44	
Архангельская обл., 61° с. ш., 46° в. д. поймы р. Устья (склон террасы)	Пойменный луг (лисохвостник)	Пастбище	Аллювиальная дерновая, песчаная (0–50)	5,5	?	8,4	19,3	8,9	17,3	44	

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Архангельская обл., 61° с. ш., 46° в. д. пойма р. Устья (склон террасы)	Пойменный луг (злаково-влажнотравно-разнотравник)	Пастбище	Аллювиальная дерновая, песчаная (0–50)	3,7	?	5,8	17,5	8,1	13,9	44	44
Архангельская обл., 61° с. ш., 46° в. д. пойма р. Устья (склон террасы)	Пойменный луг (злаковник)	Пастбище	Аллювиальная дерновая, песчаная (0–50)	3,6	?	5,6	24,9	11,5	17,1	44	44
Новгородская обл., 57° с. ш., 33° в. д.	Пойменный луг	Сенокос	Аллювиальная луговая	3,5	1,4	5,0	5,4	5,1	4,8	9,8	91
Новгородская обл., 57° с. ш., 33° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная дерновая	2,9	1,9	4,4	4,8	4,7	4,3	8,7	91
Горьковская обл., 56° с. ш., 44° в. д.	Заливной пойменный луг	Сенокос (без удобрений)	Аллювиальная дерновая	3,5	?	5,5	9,0	5,2	6,5	12,0	30
Горьковская обл., 56° с. ш., 44° в. д.	Заливной пойменный луг	Сенокос (с удобрениями)	Аллювиальная дерновая	5,7	?	8,7	12,9	7,7	9,5	18,2	30
Московская обл., 56° с. ш., 37° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная луговая (0–20)	3,7	?	5,8	16,7	7,7	13,5	22	22
Московская обл., 56° с. ш., 37° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная луговая, перегнойно-глеевая (0–20)	4,7	?	7,2	31,3	14,5	21,7	22	22

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G _{max}	D+L	ANP	V	BNP	NPP	Источ-ник
Московская обл., 55° с. ш., 37° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная дерновая оподзоленная (0–20)	2,1	?	3,5	12,1	5,5	9,0	22
Московская обл., 55° с. ш., 37° в. д.	Пойменный луг	Сенокос	Аллювиальная луговая	4,9	?	8,2	8,0	10,0	18,2	34
Московская обл., 55° с. ш., 37° в. д.	Пойменный луг	Сенокос	Аллювиальная дерновая	2,6	?	4,2	15,0	18,3	22,5	34
Московская обл., 55° с. ш., 39° в. д.	Пойменный луг (краткопоёмный)	Пастбище	Аллювиальная дерновая (0–50)	4,0	?	6,2	9,0	9,1	15,3	31
Московская обл., 55° с. ш., 39° в. д.	Пойменный луг (среднепоёмный)	Пастбище	Аллювиальная дерновая (0–50)	4,2	?	6,5	11,7	9,8	16,3	31
Минская обл., 54° с. ш., 28° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	?????	3,8	0,2	5,9	12,2	14,9	20,8	108
Калужская обл., 54° с. ш., 35° в. д.	Пойменный луг	Сенокос	Аллювиальная дерновая супесчаная (0–50)	4,9	?	6,3	14,3	6,6	12,9	
Калужская обл., 54° с. ш., 35° в. д.	Пойменный луг	Сенокос	Аллювиальная дерновая средне-суглинистая (0–50)	3,9	?	5,1	11,2	5,1	10,2	48
Калужская обл., 54° с. ш., 35° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная луговая (0–50)	4,4	?	6,8	13,1	6,0	12,8	

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Калужская обл., 54° с. ш., 35° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная луговая мало-мощная (0–50)	3,4	?	5,4	18,5		8,5	13,9	48
Калужская обл., 54° с. ш., 35° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная луговая мало-мощная (0–50)	2,5	?	4,0	23,2		10,7	14,7	
Материковые луга											
Челябинская обл., 52° с. ш., 59° в. д.	Заболоченный луг	Заповедан	Лугово-болотная солонцеватая (0–20)	2,3	5,8	5,6	11,0	10,0	13,3	18,9	57
Челябинская обл., 52° с. ш., 59° в. д.	Заболоченный луг	Пастбище	Лугово-болотная (0–20)	0,6	0,6	1,0	23,0	25,0	28,4	29,4	57
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Увлажненный луг (днище балки)	Заповедан	Лугово-черноземная (0–20)	11,2	5,5	17,0	10,9	11,8	18,1	35,1	15
Карелия, 62° с. ш., 34° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Дерново-подзолистая, суглинистая на завалуненном суглинке (0–30)	6,1	?	9,3	12,9	13,0	15,8	25,1	51
Карелия, 62° с. ш., 34° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Дерново-подзолистая, слабокультуренная на слабо завалуненной супесчаной морене (0–30)	4,2	?	6,5	13,6	13,5	16,8	23,3	51

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Карелия, 62° с. ш., 34° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Торфянисто-перелойно-глеевая (0–30)	5,5	?	8,4	18,2	18,0	22,2	30,6	51
Карелия, 62° с. ш., 34° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Торфянисто-перелойно-глеевая на тяжелом суглинке (0–30)	5,9	?	9,0	17,8	17,5	21,7	30,7	51
Бассейн Онежского озера 61° с. ш., 34° в. д.	Суходольный луг	Заповедан	?	2,8	?	4,2	7,0	?	6,5	10,7	12
Ленинградская обл. 60° с. ш., 30° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	?	3,0	?	3,7	7,4	7,5	10,4	14,1	40
Ленинградская обл. (Отрадное) 59° с. ш., 30° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая	2,6	1,7	4,2	9,9	9,9	4,5	8,7	52,69
Ленинградская обл. (Отрадное) 59° с. ш., 30° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Дерново-подзолистая супесчаная	3,5	2,0	5,6	15,5	15,5	7,1	12,7	52,69
Ленинградская обл. (Отрадное) 59° с. ш., 30° в. д.	Суходольный луг	Заповедан	Дерново-подзолистая тяжелосуглинистая (0–50)	2,6	2,1	2,9	7,5	7,5	6,3	9,2	52,69
Ленинградская обл. (Отрадное) 59° с. ш., 30° в. д.	Суходольный луг	Заповедан	Дерново-подзолистая супесчаная (0–50)	2,7	2,2	3,3	9,2	9,2	8,0	11,3	52,69

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Ярославская обл., 57° с. ш., 38° в. д.	Суходольный луг полевой с лесной	Пастбище	Дерново-слабая подзолистая, легкосуглинистая (0–50)	2,6	1,6	4,2	19,1	8,8	8,8	68	68
Ярославская обл., 57° с. ш., 38° в. д.	Суходольный луг полевой с лесной	Пастбище	Дерново-слабая подзолистая, легкосуглинистая (0–50)	2,1	2,0	3,5	28,7	13,3	13,3	16,8	68
Ярославская обл., 57° с. ш., 38° в. д.	Суходольный луг полевой с лесной	Пастбище	Дерново-средне-подзолистая, среднесуглинистая, глеевая (0–50)	3,4	3,0	5,5	21,6	10	10	15,5	68
Московская обл., 54° с. ш., 37° в. д.	Суходольный сеяный луг	Заповедан	Серая лесная (0–10)	5,2	7,9	5,8	11,1	5,6	9,3	15,1	36
Московская обл., 54° с. ш., 37° в. д.	Суходольный сеяный луг	Заповедан (удобрен)	Серая лесная (0–10)	6,7	6,9	8,7	10,6	5,3	8,4	17,1	36
Московская обл., 54° с. ш., 37° в. д.	Суходольный сеяный луг	Сенокос (удобрен)	Серая лесная (0–10)	7,3	3,5	9,9	11,2	5,6	8,8	18,7	36
Московская обл., 54° с. ш., 37° в. д.	Суходольный сеяный луг	Сенокос	Серая лесная (0–10)	6,0	2,9	8,1	11,9	6,0	9,8	17,9	36

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Московской обл. 55° с. ш., 36° в. д.	Суходольный луг	Заповедан	Дерново-подзолистая	5,9	3,4	11,0	8,4	1,0	10,5	21,5	79
Московской обл. 55° с. ш., 36° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Дерново-подзолистая	4,4	1,2	6,8	7,1	0,8	3,6	10,4	
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Суходольный луг (на северо-западном склоне балки)	Заповедан	Чернозем оподзоленный (0–20)	8,5	5,4	11,6	5,3	8,0	8,9	20,5	15
Остепненные луга											
Тамбовская обл. 52° с. ш., 41° в. д.	Остепненный луг	Пастбище	Черноземно-луговая солончаквая слабозолотенная, слабосолцеватая	3,5	?	5,5	21,7	10,0	15,5	73	
Тамбовская обл. 52° с. ш., 41° в. д.	Остепненный луг солонцеватый	Пастбище	Луговой солонец	3,4	?	5,4	29,4	13,6	19,0	73	
Челябинская обл., 52° с. ш., 59° в. д.	Остепненный луг	Заповедан	Черноземно-луговая (0–20)	2,0	5,4	5,1	19,0	7,0	21,4	26,5	57
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Остепненный луг (склон балки)	Заповедан	Чернозем типичный (0–20)	9,7	2,9	10,1	5,7	9,2	10,4	20,5	15

СТЕПИ											
Луговые степи											
Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	C_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Чернозем типичный тяжелосуглинистый (0–40)	6,0	6,1	10,2	9,6	12,9	26,8	37,0	15
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Луговая степь	Слабый выпас	Чернозем типичный тяжелосуглинистый (0–20)	3,5	6,9	7,0	9,0	15,9	19,0	26,0	15
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Луговая степь	Умеренный выпас	Чернозем типичный тяжелосуглинистый (0–20)	2,7	5,3	6,5	8,8	15,8	13,7	20,2	15
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Луговая степь	Сильный выпас	Чернозем типичный тяжелосуглинистый (0–20)	1,2	1,6	5,3	6,7	13,8	10,5	15,8	15
Курская обл., 51° с. ш., 36° в. д.	Луговая степь	Сенокос	Чернозем типичный тяжелосуглинистый (0–20)	3,1	1,8	5,5	10,3	10,9	15,0	20,5	15
Курская обл., Стрелецкая степь 51° с. ш., 36° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Чернозем мощный слабовыщелоченный среднегумусный суглинистый	3,2	?	10,9	11,3	?	37,0	47,9	102

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	C_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Курская обл., Стрелецкая степь 51° с. ш., 36° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Чернозем мощный слабый-щелоченый среднегумусный суглинистый	3,1	?	10,4	11,4	?	37,5	47,9	102
Воронежская обл., 51° с. ш., 40° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Чернозем типичный	3,2	?	5,1	13,7	8,1	10,1	15,2	2
Воронежская обл., 51° с. ш., 40° в. д.	Луговая степь	Сенокос	Чернозем типичный	3,1	?	4,9	13,5	8,4	10,1	15,0	2
Настоящие степи											
Челябинская обл., 52° с. ш., 59° в. д.	Настоящая засушливая степь	Заповедан	Темно-каштановая каменистая (0-20)	0,7	2,6	2,2	14	7	16,0	18,2	57
Челябинская обл., 52° с. ш., 59° в. д.	Настоящая засушливая степь	Пастбище	Темно-каштановая каменистая (0-20)	1,1	1,1	1,8	13	11	15,6	17,4	57
Оренбургская обл., Бургинская степь 51° с. ш., 57° в. д.	Настоящая засушливая степь	Заповедан	Чернозем южный (0-50)	4,4	2,6	6,1	13,0		19,3	25,4	33
Оренбургская обл., 51° с. ш., 55° в. д.	Настоящая засушливая степь	Заповедан	Темно-каштановая (0-30)	2,1	1,9	3,3	8,5	7,7	13,5	16,8	
Оренбургская обл., 51° с. ш., 55° в. д.	Настоящая засушливая степь	Заповедан	Темно-каштановая (0-30)	1,6	2,5	3,1	13,1	8,1	18,8	21,9	58

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	<i>G_{max}</i>	<i>D+L</i>	<i>ANP</i>	<i>B</i>	<i>V</i>	<i>BNP</i>	<i>NPP</i>	Источник
Оренбургская обл., 51° с. ш., 55° в. д.	Настоящая засушливая степь	Заповедан	Чернозем южный (0–30)	2,2	3,5	4,3	16,5	7,9	22,5	26,8	58
Луганская (бывшая Ворошиловградская) обл., 49° с. ш., 39° в. д.	Настоящая засушливая степь	Заповедан	Чернозем южный малоугмусный карбонатный (0–50)	2,5	5,1	4,1	10,6	10,6	4,9	9,0	38
Луганская (бывшая Ворошиловградская) обл., 49° с. ш., 39° в. д.	Настоящая засушливая степь	Сенокос	Чернозем южный малоугмусный карбонатный (0–50)	1,8	1,2	3,0	9,3	9,3	4,2	7,2	38
Луганская (бывшая Ворошиловградская) обл., 49° с. ш., 39° в. д.	Настоящая засушливая степь	Умеренный выпас (1/3га)	Чернозем южный малоугмусный карбонатный (0–50)	1,5	1,3	2,6	10,8	10,8	4,9	7,5	
Луганская (бывшая Ворошиловградская) обл., 49° с. ш., 39° в. д.	Настоящая засушливая степь	Интенсивный выпас (1/0,8 га)	Чернозем южный малоугмусный карбонатный (0–50)	1,0	0,9	1,9	13,7	13,7	6,3	8,2	
Донецкая обл., (Хомутовская степь) 47° с. ш., 38° в. д.	Настоящая степь (получепырейный фитоценоз)	Заповедная	Чернозем обыкновенный мощный малоугмусный тяжелосуглинистый (0–30)	6,5	14,2	9,9	24,7	7,2	31,1	41,0	23

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	V	BNP	NPP	Источник
Донецкая обл., (Хомутовская степь) 47° с.ш., 38° в.д.	Настоящая степь (полянково-типчачаковый фитоценоз)	Пастбище с высокой нагрузкой	Чернозем обыкновенный мощный мелкогумусный тяжелосуглинистый (0–30)	1,6	0,2	2,7	5,6	23,5	26,2	23
Донецкая обл., (Хомутовская степь) 47° с.ш., 38° в.д.	Настоящая степь (грудничково-типчачаково-лесосингочаковая ассоциация)	Заповедан	Чернозем обыкновенный мощный мелкогумусный тяжелосуглинистый(0–30)	3,7	3,2	5,8	5,4	20,8	26,6	23
Донецкая обл., (Хомутовская степь) 47° с.ш., 38° в.д.	Настоящая степь (разнотравно-типчачаково-лесосингочаковая ассоциация)	Сенокос	Чернозем обыкновенный мощный мелкогумусный тяжелосуглинистый (0–30)	3,1	0,4	4,9	6,1	23,1	28,0	23
Сухие степи										
Саратовская обл., 51° с.ш., 46° в.д.	Сухая степь	Пастбище	Каштановая	2,1	2,8	2,8	4,2	4,9	7,7	18

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	V	BNP	NPP	Источник
Камышчатая АССР, 46° с. ш., 44° в. д.	Сухая степь	Пастбище	Каштановая	1,0	?	1,9	14,4	9,4	11,3	89
Дагестан, Терско-Сулакская низменность 43° с. ш., 46° в. д.	Сухая степь	Пастбище	Каштановая среднесуглинистая маломощная (0–40)	1,7	1,5	3,2	4,0	10,6	13,8	18
ГОРНЫЕ ТРАВЯНЫЕ ЭКОСИСТЕМЫ										
Большой Кавказ, Джинальский хребет, 43° с. ш., 42° в. д. (1500 м н.ур.м.)	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая (0–40)	1,2	?	2,2	4,1	5,1	7,3	11
Карпаты, 48° с. ш., 24° в. д. (900–1600 м н.ур.м.)	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая (0–40)	3,8	7,7	5,0	8,4	10,0	15,0	16
Центральный Кавказ, Казбеги 42° с. ш., 44° в. д. (1900 м н.ур.м.)	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая (0–20)	3,4	3,6	5,4	24,3	11,2	16,6	64
Центральный Кавказ, Казбеги 42° с. ш., 44° в. д. (1900 м н.ур.м.)	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая задернованная (0–20)	2,5	2,4	4,0	22,4	10,4	14,4	64
Тянь-Шань, 42° с. ш., 74° в. д.	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая	1,9	?	3,2	13,7	6,3	9,5	20

Местоположение	Характеристика экосистем	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G _{max}	D+L	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Тянь-Шань, 42° с. ш., 74° в. д.	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая	1,5	?	2,6	43,2	20,1	22,7	20	
Тянь-Шань, 42° с. ш., 74° в. д.	Луговая степь (злаково-разнотравно-разнотравная)	Пастбище	Горная луговая степная	1,1	?	2,0	29,5	13,7	15,7	20	
Тянь-Шань, 42° с. ш., 74° в. д.	Луговая альпийская степь	Пастбище	Высокогорная лугово-степная	1,5	?	2,6	27,0	12,5	15,1	20	
Тянь-Шань, сырты (3600–3300 м н.ур.м.) 42° с. ш., 74° в. д.	Остепненный луг	Пастбище	?	1,3	?	2,3	7,7	8,6	10,9	39	
Тянь-Шань, сырты, (3700–3300 м н.ур.м.) 42° с. ш., 74° в. д.	Высокогорная степь, холодная	Пастбище	?	0,7	?	1,4	5,6	6,1	7,5		
Тянь-Шань, сырты, (3700–3300 м н.ур.м.) 42° с. ш., 74° в. д.	Высокогорная степь, типичная	Пастбище	?	1,5	0,1	1,7	4,3	4,8	6,5	39	
Тянь-Шань, сырты, (3700–3300 м н.ур.м.) 42° с. ш., 74° в. д.	Высокогорная степь, сухая	Пастбище	?	0,3	0,6	0,7	1,9	2,4	3,1		
Большой Кавказ, Закавказский заповедник 41° с. ш., 46° в. д. (2200–2700 м н.ур.м.)	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая задернованная (0–20)	2,8–4,9	2,2–8,5	4,3–9,9	27,3–37,3	12,6–17,3	16,9–27,2	106	

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	<i>G_{max}</i>	<i>D+L</i>	<i>ANP</i>	<i>B</i>	<i>V</i>	<i>BNP</i>	<i>NPP</i>	Источник
Большой Кавказ, Тибердинский заповедник 41° с. ш., 43° в. д. (2500 м н.ур.м.)	Субальпийский луг (северный склон)	Пастбище	Горно-луговая (0-40)	4,4	1,5	5,7	4,2	5,1	5,3	11,0	11
Большой Кавказ, Тибердинский заповедник 41° с. ш., 43° в. д. (2500 м н.ур.м.)	Субальпийский луг (северный склон)	Пастбище	Горно-луговая (0-40)	2,9	1,8	4,2	4,6	5,4	5,7	9,9	11
Малый Кавказ, 40° с. ш., 46° в. д.°	Субальпийский луг	Пастбище	Горно-луговая (0-100)	1,8	?	3,0	13,6		6,9	9,9	3
Малый Кавказ, 40° с. ш., 45° в. д.	Полустепь (бородачевая)	Пастбище	Горно-луговая черноземовидная карбонатная (0-100)	2,9	?	4,6	4,8		6,6	11,2	3
Малый Кавказ, 40° с. ш., 45° в. д.	Полустепь	Пастбище	Горно-луговая черноземовидная выщелоченная (0-100)	4,5	?	7,0	13,6		13,0	20,0	3
Большой Кавказ, 40° с. ш., 46° в. д.	Полустепь (разногравье со злаками)	Пастбище	Горно-луговая черноземовидная (0-100)	3,5	?	5,5	5,3		8,6	14,1	3
Большой Кавказ, 40° с. ш., 48° в. д.	Полустепь	Пастбище	Темно-каштановая (0-100)	2,5	?	4,0	1,3		5,1	9,1	3

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	Gмах	D+L	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Большой Кавказ, 40° с. ш., 48° в. д.	Полустепь	Пастбище	Каштановая (0–75)	1,2	?	2,2	11,4	8,2	10,4	3	
Малый Кавказ, Муравгадский хребет, 40° с. ш., 46° в. д. (1800–2200 м н.ур.м.)	Субальпийский луг (разнотравно-злаковый)	Пастбище	Горно-луговая черноземовидная	4,4	?	6,8	34,3	15,9	22,7	32	
Малый Кавказ, Муравгадский хребет, 40° с. ш., 46° в. д. (2200–2500 м н.ур.м.)	Субальпийский луг (разнотравно-злаковый)	Пастбище	Горно-луговая	2,3	?	3,8	25,2	11,7	15,5	32	
Малый Кавказ, Муравгадский хребет, 40° с. ш., 46° в. д. (2500–2800 м н.ур.м.)	Альпийский луг	Пастбище	Горно-луговая	1,7	?	2,9	18,0	8,3	11,2	32	
КАЗАХСТАН + ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ И СРЕДНЯЯ СИБИРЬ											
ТРАВЯНЫЕ БОЛОТА											
Красноярский край, Назарово 56° с. ш., 90° в. д.	Травяное болото (днище лога)	Заповедан	Торфяно-болотная иловатая слоистая (0–20)	7,5	8,2	11,2	8,0	39,2	23,4	34,6	74
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д.	Травяное болото	Заповедан	Торфянисто-болотная сильно-осолодшая (0–50)	3,6	5,8	13,5	12,4	21,8	21,2	34,7	104

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	<i>G_{max}</i>	<i>D+L</i>	<i>ANP</i>	<i>B</i>	<i>V</i>	<i>BNP</i>	<i>NPP</i>	Источник
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д.	Травяное болото	Заповедан	Торфяно-болотная слабосолончаковатая (0–60)	1,4	4,8	5,0	37,0	105,0	67,0	72,0	81
ЛУГА											
Томская обл., 58° с. ш., 83° в. д.	Пойменный луг	Заповедан	Аллювиальная луговая (0–20)	6,4	2,8	8,5	8,7	12,1	10,9	19,4	83
Томская обл., 58° с. ш., 83° в. д.	Пойменный луг	Заповедан	Аллювиальная луговая глеевая (0–20)	6,3	4,3	9,1	14,1	12,6	15,6	24,7	83
Томская обл., 58° с. ш., 83° в. д.	Пойменный луг	Заповедан	Лугово-болотная (0–20)	8,5	3,3	11,0	15,8	16,0	18,0	29,0	83
Красноярский край, Назарово 56° с. ш., 90° в. д.	Пойменный луг	Заповедан	Аллювиальная луговая карбо-натная (0–20)	2,7	2,7	5,0	10,4	14,9	19,4	24,4	74
Красноярский край, Березовский участок, 55° с. ш., 86° в. д.	Пойменный луг	Заповедан	Аллювиальная луговая (0–20)	3,7	2,0	3,8	12,4	15,7	22,0	25,8	74
Материковые луга											
Красноярский край, Березовский участок 55° с. ш., 86° в. д.	Настоящий низинный луг	Заповедан	Лугово-черноземная мощная среднесуглинистая (0–20)	6,7	2,9	9,3	8,2	22,7	21,0	30,3	74

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Красноярский край, Березовский участок 55° с. ш., 86° в. д.	Лесной низинный луг	Заповедан	Темно-серая лесная кон-трактно-луго-вая глубоко-вскипающая тяжелосуглини-стая на двучлен-ных отложениях (0–20)	4,0	1,9	4,9	7,0	11,8	14,0	18,9	74
НСО, Карачи, 54° с. ш., 75° в. д.	Увлажнен-ный луг (средняя часть скло-на гривы)	Запове-дан	Луговая осолоде-лая солонцевато-солончаковая (0–60)	2,6	3,6	4,1	11,5	34,7	22,0	26,1	24
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д.	Увлажнен-ный луг (первая приозерная терраса)	Запове-дан	Торфянисто-болотная осоло-делая солончако-вая (0–60)	2,3	3,9	5,4	17,2	42,2	29,3	34,7	24
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 71° в. д.	Увлажнен-ный луг	Запове-дан	Лугово-болотная (0–50)	2,4	2,1	3,7	21,9	26,7	26,3	30,0	77
Красноярский край, Назаровский район, 56° с. ш., 90° в. д.	Суходоль-ный мезо-фитный луг	Пастби-ще	Черноземно-луговая (0–20)	1,9	1,8	3,0	6,6	6,1	5,3	8,3	63
Западная Сибирь, Бараба	Суходоль-ный луг	Запове-дан	Черноземно-лу-говая солонцева-то-солончаковая	3,0	?	4,8	25,0	11,6	16,4	16,4	8

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	V	BNP	NPP	Источник
Западная Сибирь, Бараба	Суходольный луг	Заповедан	Солонец луговой	1,5	?	2,6	15,0	6,9	9,5	8
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д.	Суходольный вейниковый луг (верхняя часть склона гривы)	Заповедан	Черноземно-луговая солонцевато-солончакватая (0–50)	2,4	4,2	4,4	8,0	23,6	28,0	81
НСО, Которово, 54° с. ш., 85° в. д.	Суходольный луг	Сенокос	Дерново-глубокооподзоленная (0–50)	3,2	1,4	3,8	14,6	6,7	10,5	71
НСО, Которово, 54° с. ш., 85° в. д.	Суходольный луг	Пастбище умеренный выпас	Дерново-глубокооподзоленная (0–50)	2,9	?	4,6	16,3	7,5	12,1	71
НСО, Которово, 54° с. ш., 85° в. д.	Суходольный луг	Заповедан	Дерново-глубокооподзоленная (0–50)	4,5	2,6	5,3	13,9	6,4	11,7	71
Остепненные луга										
Красноярский край, Назаровский район, 56° с. ш., 90° в. д.	Остепненный луг	Заповедан	Лугово-черноземная (0–20)	3,6	4,2	5,3	11,4	7,1	15,2	85
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д.	Остепненный луг	Заповедан	Лугово-степной глубоководчатый солонец (0–60)	2,0	3,3	4,2	16,8	8,8	24,5	78

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Западная Сибирь, Бараба	Остепненный луг	Заповедан	Лугово-черноземная	8,0	?	12,1	17,0	17,0	7,8	19,9	8
Новосибирская обл., Приобье 54° с. ш., 83° в. д.	Остепненный луг	Заповедан	Лугово-черноземная (0–60)	3,5	5,4	6,1	18,6	26,0	18,4	24,5	103
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 71° в. д.	Остепненный луг	Заповедан	Черноземно-луговая (0–50)	1,7	3,9	3,7	20,0	24,6	24,1	27,8	77
С Т Е П И											
Луговые степи											
Красноярский край, Назарово 56° с. ш., 90° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Чернозем обыкновенный луговой мощный (0–20)	4,5	3,1	7,5	8,0	12,1	15,3	22,8	74
Зауралье, Шадринский р-он 56° с. ш., 63° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Чернозем выщелоченный (0–50)	3,3	2,3	4,8	15,5	7,0	15,2	20,0	88
Западная Сибирь, Бараба	Луговая степь	Заповедан	Чернозем выщелоченный	8,0	9,9	14,1	15,0	15,0	6,9	21,0	8
Западная Сибирь, Бараба	Луговая степь	Заповедан	Черноземно-луговая	3,2	?	5,1	10	10	4,6	9,7	8
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д.	Луговая степь (вершина гривы)	Заповедан	Чернозем обыкновенный (0–60)	3,1	2,8	3,6	15,2	8,5	18,3	21,9	87
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 71° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Лугово-черноземная солонцеватая (0–50)	1,3	2,3	2,7	21,2	17,1	21,8	24,5	77

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	C_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Тува, Турано-Уюкская котловина 51° с. ш., 93° в. д.	Луговая степь	Заповедан	Чернозем обыкновенный (0–40)	2,6	4,3	5,2	16,7	25,7	21,7	26,9	86
Настоящие степи											
Казахстан, Петропавловская обл., 54° с. ш., 69° в. д.	Настоящая степь (умеренно-засушливая)	Заповедан	Чернозем обыкновенный (0–50)	2,5	3,5	4,4	24,2	17,6	25,7	30,1	88
Хакасия, 53° с. ш., 91° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Чернозем южный солонцеватый (0–20)	1,9	1,7	3,6	18,2	19,7	11,6	15,2	101
Хакасия, 53° с. ш., 91° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Чернозем южный маломощный (0–40)	2,4	2,0	3,7	17,0	25,7	22,0	25,7	101
Хакасия, 53° с. ш., 91° в. д.	Настоящая степь	умеренный выпас	Чернозем южный солонцеватый (0–20)	1,2	0,7	1,7	9,1	18,9	12,6	14,5	76
Хакасия, 53° с. ш., 91° в. д.	Настоящая степь (умеренно-засушливая)	умеренный выпас	Чернозем обыкновенный маломощный (0–30)	1,0	1,1	1,7	7,0	7,6	8,6	10,3	76
Хакасия, 53° с. ш., 91° в. д.	Настоящая степь (умеренно-засушливая)	умеренный выпас	Чернозем обыкновенный (0–30)	1,7	1,2	2,5	9,9	9,2	12,0	14,5	76

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Хакасия, 53° с. ш., 91° в. д.	Настоящая степь (за-сушливая)	сильный выпас	Чернозем южный малоощный (0–30)	0,6	0,3	0,8	4,2	12,8	6,4	7,2	76
Хакасия, 53° с. ш., 91° в. д.	Настоящая степь (за-сушливая)	умеренный выпас	Чернозем южный солонцеватый (0–30)	0,9	0,6	1,3	7,4	10,3	9,5	10,8	76
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 70° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Чернозем карбонатный (0–50)	1,0	2,5	2,3	14,9	11,3	15,9	18,2	77
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 70° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Чернозем южный карбонатный (0–50)	1,2	4,5	3,5	18,3	14,9	19,9	23,4	77
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 70° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Лугово-черноземная (0–50)	1,4	4,7	3,8	22,0	14,9	23,1	26,9	77
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Лугово-каштановая (0–50)	6,4	4,8	9,6	19,4	17,4	23,4	33,0	98
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Лугово-каштановая (0–50)	7,4	5,2	10,9	21,8	19,8	26,3	37,2	98
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Настоящая степь	Заповедан	Лугово-каштановая (0–50)	3,8	4,7	6,7	18,9	18,7	23,0	29,7	98
Тува, Тувинская котловина 51° с. ш., 94° в. д.	Настоящая степь (за-сушливая)	Заповедан	Чернозем южный (0–40)	2,4	3,9	4,7	15,0	22,0	19,4	24,1	86
Западная Сибирь, Бараба	Настоящая степь (за-сушливая)	Заповедан	Чернозем южный	2,5	4,2	5,0	18,0	18,0	8,3	13,3	8

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	C_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Казахстан, Актыбинская обл. 50° с. ш., 57° в. д.	Настоящая степь (засушливая)	Пастбище	Чернозем южный карбонатно-солонцеватый, тяжело-суглинистый (0–50)	1,3	?	2,3	15,0	15,0	6,9	9,2	92
Сухие степи											
Алтайский край 52° с. ш., 82° в. д.	Сухая степь	Заповедан	Каштановая	1,4	2,3	2,7	8,4	8,4	3,8	6,5	9
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Сухая степь	Заповедан	Каштановая (0–50)	1,8	2,2	3,2	17,7	5,4	19,8	23,0	98
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Сухая степь	Заповедан	Каштановая (0–50)	3,0	2,7	4,8	16,6	6,4	18,7	23,5	98
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Сухая степь	Заповедан	Каштановая (0–50)	1,4	2	2,6	15,2	7,2	17,4	20,0	98
Казахстан, Курганьджинский р-он, 50° с. ш., 70° в. д.	Сухая степь	Заповедан	Каштановая (0–40)	0,7	3,2	1,8	15,6	13,6	14,0	15,8	18
Тува, Суг-Аксы 51° с. ш., 91° в. д.	Сухая степь	Заповедан	Каштановая легкосуглинистая (0–20)	2,0	2,1	3,3	10,5	20,0	14,3	17,6	86
Тува, Ончаалан 50° с. ш., 95° в. д.	Сухая степь	Зимнее пастбище с умеренным выпасом	Каштановая щебнисто-песчаная (0–20)	1,0	2,5	2,2	10,8	17,8	12,0	14,2	86

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Тува, Эрзин 50° с. ш., 95° в. д.	Сухая степь	Круглогодичное пастбище с сильным выпасом	Каштановая суглинистая (0–20)	0,5	0,7	0,6	7,7	11,4	6,2	6,8	86
Тува, Ямаалыг 50° с. ш., 95° в. д.	Сухая степь	Пастбище со сменной пастбищной нагрузкой	Каштановая супесчаная (0–20)	0,9	2,7	1,6	13,2	19,5	12,7	14,3	86
Тува, Чоогей 50° с. ш., 95° в. д.	Сухая степь	Пастбище со сменной пастбищной нагрузкой	Каштановая суглинистая (0–20)	1,1	2,0	1,4	11,1	18,2	12,0	13,4	86
Опустыненные степи											
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Опустыненная степь	Заповедан	Светло-каштановая солонцеватая (0–50)	1,4	1,3	2,2	7,7	8,1	9,5	11,7	98
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Опустыненная степь	Заповедан	Светло-каштановая солонцеватая (0–50)	1,7	1,1	2,5	7,0	8,5	8,8	11,3	98

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Казахстан, Уральск 51° с. ш., 51° в. д.	Опустыненная степь	Заповедан	Светло-каштановая солонцеватая (0–50)	1,0	1,4	1,9	5,7	6,5	7,1	9,0	98
Тува, Тере-Холь, 50° с. ш., 97° в. д.	Опустыненная степь	Заповедан	Светло каштановая супесчаная (0–20)	0,8	1,2	1,4	3,5	10,0	8,4	9,8	76
ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ И ДАЛЬНИЙ ВОСТОК											
ТРАВЯНЫЕ БОЛОТА											
Хабаровский край, ЭВОРОН 51° с. ш., 136° в. д.	Травяное болото	Заповедан	Аллювиальная лугово-болотная торфянистая (0–30)	3,8	2,4	5,0	17,7	67,6	16,8	21,8	46
Хабаровский край, СЛАВЯНКА 49° с. ш., 136° в. д.	Травяное болото	Заповедан	Аллювиальная лугово-болотная торфянистая (0–30)	3,5	8,1	5,4	23,5	115,4	32,6	38,0	46
ЛУГА											
Пойменные луга											
Магаданская обл., 62° с. ш., 153° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	(0–50)	3,5	?	5,5	12,5	14,5	15,6	21,1	45
Магаданская обл., 62° с. ш., 153° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	(0–50)	3,3	?	5,2	9,5	11,0	11,8	17,0	45
Якутская обл., 62° с. ш., 129° в. д.	Пойменный луг (удобренный)	Пастбище	Аллювиальная мерзлотная (0–40)	3,4	?	5,4	12,5	15,0	15,6	21,0	45

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Камчатка, 57° с. ш., 160° в. д.	Пойменный луг (крупногравье)	Пастбище	?	10,1	?	15,1	20,6	7,7	23,2	38,3	75
Камчатка, 57° с. ш., 160° в. д.	Пойменный луг (крупногравье)	Пастбище	?	3,4	?	5,4	22,8	5,8	25,3	30,7	75
Камчатка, 57° с. ш., 160° в. д.	Пойменный луг (крупногравье)	Пастбище	?	8,5	?	12,8	22,5	7,3	25,2	38,0	75
Камчатка, 54° с. ш., 158° в. д.	Пойменный луг (пойма низкого уровня)	Пастбище	Аллювиальная луговая (0–100)	9,9	?	9,9	20,6	9,5	19,4		75
Камчатка, 54° с. ш., 158° в. д.	Пойменный луг (пойма высокого уровня)	Пастбище	Аллювиальная дерновая (0–100)	3,4	?	3,4	22,8	10,5	13,9		75
Сахалинская обл., 47° с. ш., 142° в. д.	Пойменный луг (пойма низкого уровня)	Пастбище	Аллювиальная луговая (0–100)	16,4	?	16,4	52,0	24,2	40,6		75

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Сахалинская обл., о-в Монерон 46° с. ш., 141° в. д.	Пойменный луг	Пастбище	Аллювиальная дерновая (0–100)	6,9	?	10,5	39,5		18,3	28,8	75
Сахалинская обл., о-в Монерон 46° с. ш., 141° в. д.	Пойменный луг (подножие увала)	Пастбище	Аллювиальная луговая (0–100)	17,5	?	17,5	57,0		26,5	44,0	75
С Т Е П И											
Луговые степи											
Забайкалье, Харанор 50° с. ш., 116° в. д.	Луговая степь (днище пади)	Заповедан	Лугово-черноземная мерзлотная (0–50)	1,9	2,0	3,1	11,2	30,2	20,8	23,9	74
Настоящие степи											
Забайкалье, Харанор 50° с. ш., 116° в. д.	Настоящая степь (вершина сопки)	Заповедан	Чернозем малоразвитый (0–50)	0,7	0,3	0,9	8,2	23,1	13,9	14,8	74
Забайкалье, Харанор 50° с. ш., 116° в. д.	Настоящая степь (средняя часть северного склона сопки)	Заповедан	Чернозем мучнисто-карбонатный маломощный (0–50)	1,1	0,9	1,5	9,6	29,8	14,4	15,9	74

Местоположение	Характеристика экосистемы	Тип использования	Почва, глубина взятия образца	G_{max}	$D+L$	ANP	B	V	BNP	NPP	Источник
Забайкалье, Харанор 50° с.ш., 116° в.д.	Настоящая степь (нижняя часть южного склона сопки)	Заповедан	Чернозем мучнисто-карбонатный (0–50)	1,8	1,8	2,3	10,6	30,9	17,1	19,4	74
Забайкалье, Харанор 50° с.ш., 116° в.д.	Настоящая степь (средняя часть южного склона сопки)	Заповедан	Чернозем мучнисто-карбонатный солонцеватый (0–50)	1,7	1,6	2,5	10,8	31,1	17,5	20,0	74
Забайкалье, Харанор 50° с.ш., 116° в.д.	Настоящая степь (древняя поверхность выравнивания)	Заповедан	Чернозем мучнисто-карбонатный (0–50)	0,9	0,8	1,1	7,2	29,6	14,6	15,7	74

Раздел 6.

Обобщение справочного материала

В целом в справочнике представлен материал по 180 травяным экосистемам: для Европейской части России — 103; для Казахстана и Сибири — 65; для Дальнего востока — 12. В общее число экосистем входят как горные (24), так и равнинные (156). На отдельных стационарных участках наблюдения проводились в течение 3–5 лет (луговые степи Курска; луга Западной Сибири; степи Казахстана, Западной и Восточной Сибири). В таких случаях в справочнике даны средние за определенное количество лет. Приблизительно для 50 пробных площадей были известны величины G , $(D+L)$, B и V . В тех случаях, когда были известны G и $(D+L)$, оценка величины ANP проводилась по формуле I, в тех же случаях, когда было известно только G — по формуле II (см. раздел 2). Соответственно оценка величины BNP , когда были известны величины B и V , проводилась по формуле III, когда было известно только $(B+V)$ — по формуле IV (см. раздел 2). В таблице 9 представлены данные, усредненные по типу экосистем.

Таблица 9.

Величины чистой первичной продукции (надземной, подземной и общей) в различных типах травяных экосистемах Северной Евразии, т/га · год

Продукция	Число экосистем	Среднее	Минимум	Максимум	Мера рассеяния	Стандартная ошибка
ЕВРОПЕЙСКАЯ ЧАСТЬ РОССИИ						
Пойменный луг						
<i>ANP</i>	23	6,4	3,5	15,0	2,4	0,5
<i>BNP</i>	23	9,9	4,3	18,3	4,2	0,9
<i>NPP</i>	23	16,3	8,7	28,6	5,3	1,1

Таблица 9 (продолжение)

Продукция	Число экосистем	Среднее	Минимум	Максимум	Мера рассеяния	Стандартная ошибка
Заболоченный луг						
<i>ANP</i>	3	7,9	1,0	17,0	8,2	4,8
<i>BNP</i>	3	19,8	13,3	28,4	7,7	4,5
<i>NPP</i>	3	27,8	18,9	35,1	8,2	4,7
Суходольный луг						
<i>ANP</i>	20	6,6	2,9	11,6	2,7	0,6
<i>BNP</i>	20	10,5	3,6	22,2	5,1	1,1
<i>NPP</i>	20	17,1	8,7	30,7	6,5	1,5
Остепненный луг						
<i>ANP</i>	4	6,5	5,1	10,1	2,4	1,2
<i>BNP</i>	4	13,9	10,0	21,4	5,3	2,6
<i>NPP</i>	4	20,4	15,5	26,5	4,6	2,3
Луговая степь						
<i>ANP</i>	9	7,3	4,9	10,9	2,5	0,8
<i>BNP</i>	9	20,0	10,1	37,5	11,1	3,7
<i>NPP</i>	9	27,3	15,0	47,9	13,6	4,5
Настоящая засушливая степь						
<i>ANP</i>	14	4,0	1,8	9,9	2,2	0,6
<i>BNP</i>	14	16,0	4,2	31,1	8,3	2,2
<i>NPP</i>	14	20,0	7,2	41,0	9,9	2,6
Сухая степь						
<i>ANP</i>	3	2,6	1,9	3,2	0,7	0,4
<i>BNP</i>	3	8,3	4,9	10,6	3,0	1,7
<i>NPP</i>	3	10,9	7,7	13,8	3,1	1,8
Горные травяные экосистемы						
<i>ANP</i>	24	3,7	0,7	7,1	1,8	0,4
<i>BNP</i>	24	9,7	2,4	20,6	4,8	1,0
<i>NPP</i>	24	13,4	3,1	24,4	5,7	1,2
КАЗАХСТАН + ЗАПАДНАЯ, СРЕДНЯЯ и ВОСТОЧНАЯ СИБИРЬ						
Пойменный луг						
<i>ANP</i>	5	7,5	3,8	11,0	3,0	1,3
<i>BNP</i>	5	17,2	10,9	22,0	4,2	1,9
<i>NPP</i>	5	24,7	19,4	29,0	3,5	1,5

Таблица 9 (продолжение)

Продукция	Число экосистем	Среднее	Минимум	Максимум	Мера рассеяния	Стандартная ошибка
Заболоченный луг + травяное болото						
<i>ANP</i>	10	6,8	3,7	13,5	3,4	1,1
<i>BNP</i>	10	27,4	14,0	67,0	15,0	4,7
<i>NPP</i>	10	34,1	18,9	72,0	14,6	4,6
Суходольный луг						
<i>ANP</i>	7	4,1	2,6	5,3	1,0	0,4
<i>BNP</i>	7	9,7	5,3	23,6	6,4	2,4
<i>NPP</i>	7	13,8	8,3	28,0	6,8	2,6
Остепненный луг						
<i>ANP</i>	5	6,3	3,7	12,1	3,4	1,5
<i>BNP</i>	5	16,1	7,8	24,1	7,0	3,1
<i>NPP</i>	5	22,4	15,2	27,8	4,9	2,2
Луговая степь						
<i>ANP</i>	8	5,8	2,7	14,1	3,7	1,3
<i>BNP</i>	8	15,6	4,6	21,8	6,6	2,3
<i>NPP</i>	8	21,4	20,0	31,6	4,1	1,5
Настоящая засушливая степь						
<i>ANP</i>	22	3,5	0,8	10,9	2,7	0,6
<i>BNP</i>	22	16,0	6,4	26,3	6,2	1,3
<i>NPP</i>	22	19,5	7,2	37,2	8,1	1,7
Сухая степь						
<i>ANP</i>	10	2,4	0,6	4,8	1,2	0,4
<i>BNP</i>	10	13,1	3,8	19,8	5,1	1,6
<i>NPP</i>	10	15,5	6,5	23,5	5,9	1,9
МАГАДАНСКАЯ ОБЛАСТЬ + САХАЛИН + КАМЧАТКА						
Пойменный луг						
<i>ANP</i>	12	9,2	3,4	17,5	5,2	1,5
<i>BNP</i>	12	18,2	9,5	26,5	6,4	1,9
<i>NPP</i>	12	27,4	13,9	44,0	10,7	3,1

Стандартный разброс данных очень велик. Среднеквадратичное отклонение для *ANP* составляет 30–40% от искомой величины, для *BNP* 40–50%. Причины отклонения от среднего рассмотрены в разделе 9. Несмотря на такие боль-

шие отклонения, определенные закономерности в изменении величин продукции просматриваются.

В европейской части России надземная продукция наиболее велика в экосистеме заболоченного луга (7,9 т/га в год). Начиная с пойменных лугов она увеличивается в сторону засушливости (луговая степь) и резко снижается с дальнейшим увеличением аридности климата (сухая степь). Подобная тенденция изменения сохраняется в том же виде и для *BNP*.

В азиатской части мы наблюдаем подобную же ситуацию с изменением *ANP*: снижение *ANP* от увлажненных мест обитания к более сухим, возрастание величины *ANP* в наиболее благоприятных для растений условиях (остепненный луг) и понижение *ANP* при недостатке увлажнения (от луговой степи к сухой). Величина *BNP* максимальна в переувлажненных местообитаниях, затем следует понижение *BNP* и новое возрастание в зонах луговых и настоящих степей. От настоящих степей к сухим *BNP* несколько снижается. В азиатских экосистемах по сравнению с европейскими наблюдается некоторое повышение величины *BNP* в луговых сообществах и небольшое снижение в степях.

В дальневосточном регионе в пойменных лугах надземная и подземная продукция выше, чем в пойменных лугах европейской части России, Казахстана и Сибири, что отмечала еще Н.И. Базилевич [7].

В таблице не выделены типы использования экосистем. Приведенный в справочнике материал позволяет рассмотреть характеристики продукционного процесса для заповедных и пастбищных экосистем Европы и только для заповедных экосистем Азии (рис. 2).

В Европе надземная продукция заповедных экосистем выше, чем пастбищных. Однако, форма кривых, отображающих изменение величины *ANP* заповедных и пастбищных экосистем, однотипна. В связи с этим можно предположить, что надземная продукция заповедных пойменных лугов выше, чем продукция суходольных. Основываясь на этом предположении, можем отметить, что надземная продукция заповедных пойменных лугов составляет не менее 8 т/га в

год. В суходольных лугах продукция падает, затем возрастает в остепненных лугах, достигает максимума в луговых степях и резко снижается в настоящих. Ход величин продукции на пастбищах повторяет ход данных величин в заповедных экосистемах, но сами величины ниже на 30–40%. Величина надземной продукции в травяных экосистемах имеет два максимума — в пойменных лугах и луговых степях и резко снижается при переходе от луговых степей к более аридным.

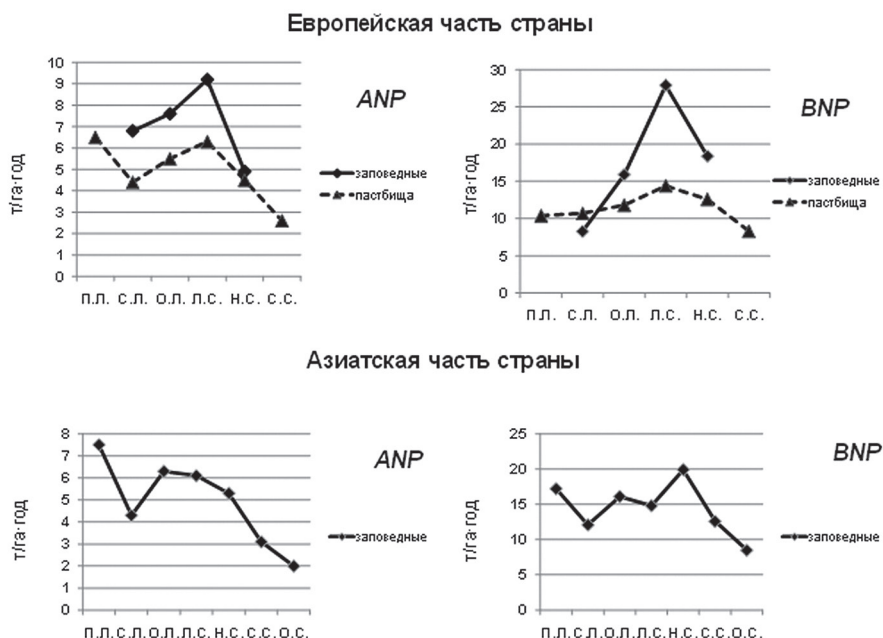


Рисунок 2. Надземная (ANP) и подземная (BNP) продукция травяных экосистем при различном использовании в Европейской и Азиатской частях страны
 П.Л. — пойменные луга; С.Л. — суходольные луга; О.Л. — остепненные луга; Л.С. — луговые степи; Н.С. — настоящие степи; С.С. — сухие степи; О.С. — опустыненные степи.

В отличие от надземной подземная продукция в заповедных экосистемах (рис. 2) имеет один максимум в луговых степях, в то время как на пастбищах — в настоящих. В заповедных экосистемах минимальная величина надземной

продукции 4,0 т/га в год, а максимальная — 9,2 т/га в год. Минимальная величина подземной продукции в заповедных экосистемах — 8,3, а максимальная — 27,9 т/га в год. Таким образом, максимальная величина надземной продукции в 2,3 раза больше минимальной, в то время как максимум величины подземной продукции в 3,4 раза выше минимума. Следовательно вариабельность величины подземной продукции в заповедных травяных экосистемах Европейской части больше, чем надземной.

Проанализируем изменение средних величин надземной и подземной продукции в заповедных травяных экосистемах Азии. Величина *ANP* в этом обширном регионе изменяется от 7,5 (пойменные луга) до 2,0 т/га в год (опустыненные степи). От пойменных лугов к суходольным надземная продукция снижается, затем повышается и достигает второго максимума в экосистемах остепненных лугов и луговых степей, и плавно снижается в степях от луговых к опустыненным.

Подземная продукция меняется от 20 до 8,5 т/га в год. Максимальные величины подземной продукции характерны для настоящих степей. В заповедных экосистемах отношение максимальной величины надземной продукции к минимальной 3,8, в то время как максимум величины подземной продукции в 2,4 раза выше минимума.

Несмотря на большие различия в методах определения, расчета, а также разницу максимальных и минимальных величин *ANP* и *BNP*, их средние величины, приведенные в таблице 9, близки для Европы и Азии, и стандартные ошибки определения лежат в пределах 10–25% от искомой величины.

Чистая первичная продукция равна сумме надземной и подземной. В европейской части страны величина *NPP* закономерно возрастает от пойменных лугов к луговым степям в 1,7 раза, затем падает, составляя в сухой степи 11 т/га в год. Пойменные луга не страдают от недостатка влаги, но расположены в основном на широтах, где температура ниже, чем в зоне настоящих степей. Оптимальные климатические ус-

ловия в Европе приходится на подзону луговых степей, где величина *NPP* максимальна.

В целом форма зависимости *NPP* от типа экосистемы подобна в европейской и азиатской частях страны. Однако, найденные зависимости несколько различаются. Первое отличие состоит в том, что величина *NPP* суходольных лугов Сибири ниже, чем пойменных. Это снижение *NPP* в суходольных лугах связано с тем, что они приурочены к засоленным почвам. Второе отличие заключается в том, что величины *NPP* остепненных лугов, луговых и настоящих степей в сибирском регионе близки. Ошибка измерения величины *NPP* для Европы лежит в пределах 7–16%, для Азии 6–19%.

Чистая первичная продукция пойменных лугов Дальнего Востока составляет 27,4 т/га в год, ошибка измерения 11%.

При умеренной величине ошибки мера рассеяния велика и может достигать для *NPP* 15–50% от искомой величины.

Несмотря на разнородность материала общие закономерности изменения продукции проявляются достаточно четко. Максимальная продукция характерна для луговых степей Европы и пойменных лугов Дальнего Востока, в которых средняя величина *NPP* одинакова и составляет 27 т/га в год. Луговые степи приурочены к умеренно-континентальному климату, пойменные луга Дальнего Востока — к морскому. В обоих случаях растения полностью обеспечены теплом и влагой.

Продукция травяных экосистем минимальна в сухих и опустыненных степях, что связано с нехваткой для растений влаги. Даже в этих жестких условиях фитоценозы, включающие травы, полукустарнички и кустарники ежегодно производят 10–15 т/га сухого органического вещества, что всего лишь в два раза меньше, чем продукция луговых степей и остепненных лугов азиатской части страны. В целом производительность травяного покрова Земли чрезвычайно высока, в связи с чем все травяные экосистемы нуждаются в бережном отношении со стороны человека.

Раздел 7.

Изменение надземной и подземной продукции под влиянием пастбищной нагрузки

Воздействие выпаса на растительность зависит от вида выпасаемых животных, от их численности, т. е. от нагрузки на единицу площади, способа выпаса, типа растительности, почвы, метеоусловий, рельефа местности и многих других факторов.

Величины *ANP* в травяных экосистемах, используемых под пастбища, зависят как от типа экосистемы, так и от количества пасущихся животных, поедающих летом зеленую фитомассу, зимой — ветошь.

По данным А.А. Горшковой с соавторами [28] для пастбищ Забайкалья найдено, что одна овца потребляет 2 кг сухого корма в день. Следовательно, в год для одной овцы требуется 730 кг сухого корма.

При умеренном выпасе продукция зеленой фитомассы достигает 1200–3000 кг/га за сезон, а потребление травы и ветоши одной овцой за год — 730 кг. Следовательно, один гектар условного пастбища с умеренной нагрузкой может прокормить от 2-х до 4-х овец. При сильном выпасе прирост зеленой фитомассы снижается до 640–1000 кг/га за сезон, а количество необходимой для одной овцы пищи остается прежним. На выбитых пастбищах потребление корма одной овцой достигает 75–110% от прироста зеленой фитомассы. Еды не хватает, и пастбища покидаются до следующего года или на несколько лет.

От 40 до 50% потребленного пасущимися животными с травой и ветошью углерода возвращается на почву с фекалиями. Количество азота в надземной фитомассе сухих степей Тувы варьирует от 12 до 25 кг/га. Известно, что из белков пищи в мочу животных переходит 50–70% *N*. При нагрузке 1 овца на 1 га, 100 дней пастьбы и потреблении

овцой за сутки 2 кг травы (сухой вес) в почву с мочой возвращается около 2 кг N.

Многие ученые изучали пастбищную дигрессию и выделяли несколько ее стадий [27; 28 и другие]. К сожалению, при описании стадий пастбищной дигрессии почти никогда не указывается вид и количество пасущихся животных. В результате не понятно, что такое средняя и сильная стадия дигрессии. Одна из немногих работ, проведенных в настоящих степях Хакасии, и указывающая на связь между количеством пасущихся животных и стадией дигрессии, является публикация В.Г. Волковой с соавторами [25] (таблица 10).

Таблица 10.

Стадии дигрессии растительного покрова под влиянием усиливающейся пастбищной нагрузки в степях Хакасии

Пастбищная нагрузка	Стадия дигрессии и характеристика растительности	Gmax, г/м²
Отсутствие нагрузки или слабый выпас — нагрузка ниже нормы, > 6 га на овцу	Некоторое торможение в развитии дерновинных злаков и активизация корневищных, накопление подстилки	100–300
Нормальный выпас — оптимальная нагрузка, 4,5–6 га на овцу	Сохранение состава и структуры естественного (коренного) сообщества полностью или с небольшими отклонениями	100–300
Умеренный выпас — предельно допустимая нагрузка, 2–4 га на овцу	I стадия. Нарушение ярусности, в первую очередь, верхнего яруса, изреживание травостоя, выпадение из состава некоторых видов	80–200
Сильный выпас, 0,5–1 га на овцу	II стадия. Отсутствие ярусности и сосредоточенность всех растений в слое 5–10 см, и в основном это мелкодерновинные злаки; увеличение роли корневищных злаков и осок, полукустарничков; растения в угнетенном состоянии, видовой состав обеднен	40–100

Таблица 10 (продолжение)

Пастбищная нагрузка	Стадия дигрессии и характеристика растительности	G_{max} , г/м ²
Перевыпас, < 0,5 га на овцу	III стадия. Почти полное выпадение из травостоя дерновинных злаков и замена их корневищной осочкой и полукустарничками (<i>Artemisia frigida</i>), низкорослыми многолетниками (<i>Potentilla acaulis</i>) и однолетниками	20–40
Сбой, < 0,1 га на овцу	IV стадия. Поверхность лишена растительности или покрыта однолетниками с единичным участием отдельных многолетников	10–20

В данной таблице из показателей продуктивности приведена только G_{max} . Полная оценка изменений продукционного процесса под влиянием выпаса сделана для луговых степей Курской области (табл. 11, 12) [15] и для сухих степей Тувы (табл. 4–7) [86].

Таблица 11.

Характеристика продукционного процесса в экосистемах пастбищ в луговой степи Курской области (средние данные за 1980–1983 гг.)

Показатель	Пастбище с выпасом		
	Слабым (1 корова на 2 га)	Умеренным (1 корова на 1 га)	Усиленным (3 коровы на 1 га)
Запас, г/м ²			
Надземная масса			
G_{max}	3,5	2,7	1,2
D	2,7	2,1	0,5
L	4,3	3,2	1,1
Подземная масса			
B	9	8,8	6,7
V	15,9	15,8	13,8
ANP (с учетом стравленного скотом)	7	6,5	5,3
BNP	19	13,7	10,5

Таблица 12.

Характеристика продукционного процесса в экосистемах пастбищ в луговой степи Курской области, балка с сильным выпасом (5 коров на 1 га; средние данные за 1980–1983 гг.)

Показатель	Балка с сильным выпасом		
	Юго-восточный склон	Северо-западный склон	Днище
Запас, т/га			
Надземная масса			
G_{max}	0,4	0,4	0,7
D	0,1	0,2	0,3
L	0,07	0,04	0,07
Подземная масса			
B	0,9	1,6	1,6
V	0,4	0,5	0,6
ANP (с учетом стравленного скотом), т/га · год	1,9	1,8	2,1
BNP , т/га · год	1,0	1,7	1,6

Необходимо отметить, что ANP (с учетом стравленного скотом) меняется от легкой нагрузки к тяжелой незначительно, что указывает на быстрое отрастание зеленой части растений.

Следующая серия наблюдений влияния выпаса на запасы органического вещества и продукцию была проведена в сухих степях Тувы.

Пастбище Ончалаан расположено на южном склоне останца Ончалаан. Почва каштановая, щебнисто-песчаная. Травостой представлен небольшим количеством видов (12). Доминанты: *Stipa krylovii*, *Artemisia frigida*, *Cleistogenes squarrosa*. Пастбище постоянно (в течение десятков лет) используется как зимнее с небольшой нагрузкой (1 овца/1,2 га). Устойчивость данного пастбища объясняется неизменностью пастбищного пресса. Наблюдения показали, что видовой состав сообщества сохраняется. Все виды, входящие в состав фи-

тоценноза пастбища, являются устойчивыми. Продукционные характеристики пастбища сохраняются, но достаточно сильно колеблются от года к году в связи с погодными условиями (табл. 13).

Таблица 13.

**Показатели продукционного процесса
на пастбище Ончалаан, г/м²**

	Первый период					Второй период				
	1998	1999	2000	X _{ср.}	S.E.	2008	2009	2010	X _{ср.}	S.E.
<i>G_{max}</i>	109	98	67	991	±22	117	123	105	115	±9
<i>B</i>	668	641	843	717	±110	1872	1480	990	1447	±442
<i>V</i>	1862	1469	841	1391	±515	2571	2173	1763	2169	±404
<i>ANP</i>	216	284	92	197	±97	185	366	169	240	±109
<i>BNP</i>	1336	1412	414	1054	±556	1800	1505	717	1341	±560

Пастбище Ямаалыг расположено на южном склоне останца Ямаалыг. Почва каштановая супесчаная. Пастбище Ямаалыг в течение не менее 30 лет было под сильной круглогодичной нагрузкой (0,3 га на одну овцу). За это время произошло почти полное выпадение дерновинных злаков, замена их корневищной осочкой, полустарничками (*Artemisia frigida*), непоедаемым многолетником (*Potentilla acaulis*) и однолетниками. В 1995 г. урочище Ямаалыг было включено в состав природного биосферного заповедника «Убсунурская котловина». Пастбище использовалось круглогодично с нагрузкой 10 га на 1 овцу. Со снижением пастбищной нагрузки началось быстрое восстановление степного травостоя. Однако слишком малая нагрузка привела к неблагоприятным изменениям — доля *Caragana pugnata* в фитомассе травостоя увеличилась до 38% (2009 г.), территория закустарилась, что могло привести к потере пастбища. С 2011 года пастбищная нагрузка увеличилась, она стала круглогодичной, сильной. Изменение в травостое началось немедленно — участие *Caragana pugnata* в фитомассе снизилось с 38 до 8% (табл. 14).

Таблица 14.

**Показатели продукционного процесса
на пастбище Ямаалыг, г/м²**

	Первый период					Второй период				
	1998	1999	2000	X _{ср.}	S.E.	2008	2009	2010	X _{ср.}	S.E.
<i>G_{max}</i>	74	89	92	85	±10	108	85	52	82	±28
<i>B</i>	1505	779	1079	1121	±365	2003	1528	1031	1521	±486
<i>V</i>	1648	1756	1430	1611	±166	2572	2522	1776	2290	±446
<i>ANP</i>	153	145	124	141	±15	128	188	199	172	±38
<i>BNP</i>	2014	492	451	986	±891	1887	2448	272	1536	±1130

Пастбище Эрзин находится на первой террасе р. Эрзин. Почва каштановая аллювиальная суглинистая. До 1990 г. пастбище характеризовалось умеренной нагрузкой. С начала 1990-х годов выпас скота на пастбище Эрзин резко увеличился и составлял менее 0,5 га на одну овцу. Травостой изменился и обеднел. Разрослась несъедобная *Potentilla acaulis*, полукустарнички *Artemisia frigida* и *Ephedra monosperma*. Травостой был сильно стравлен, высота его не превышала 3 см, лишь отдельные ковыли достигали 10 см. Запасы фитомассы и величины продукции снизились в связи с перевыпасом (табл. 15)

Таблица 15.

Погодичная динамика на пастбище Эрзин

Запас г/м ² ; Продукция, г/м ² в год	1998	1999	2000	X _{ср.}	S.E.	2008	2009	2010	X _{ср.}	S.E.
<i>G_{max}</i>	51	34	48	44	±9	56	48	37	47	±10
<i>B</i>	1093	450	646	730	±330	1146	574	733	818	±295
<i>V</i>	1058	1325	863	1082	±232	1206	1440	944	1197	±248
<i>ANP</i>	51	75	48	58	±15	56	77	41	58	±18
<i>BNP</i>	630	475	694	600	±113	784	549	606	646	±123

Судя по приведенным данным, пастбище Эрзин малопродуктивно, но устойчиво во времени. Несмотря на длительное использование пастбища с высокой нагрузкой, все

показатели продукционного процесса устойчивы и при существенном ухудшении растительного покрова пастбище продолжает служить кормовой базой для значительного количества скота.

Среди исследованных в 1998 году пастбищ наиболее деградированное располагалось на коренной террасе р. Морен. Почва каштановая аллювиальная суглинистая. Пастбище использовалось круглогодично с нагрузкой 1 овца/0,2 га до 1998 года. В 1999 г. пастбище было полностью покинуто, и его растительность начала восстанавливаться. Восстановление видов растений в травостое сбитого пастбища начинается с появления в первый же год устойчивых степных злаков: *Leymus chinensis*, *Stipa orientalis* и *Stipa krylovii*. На второй год в травостой входят *Allium ramosum* и *Allium senescens* (табл. 16).

Таблица 16.

Погодичная динамика на пастбище Морен

Запас г/м ² ; Продукция, г/м ² в год	1999	2000	Хср.	S.E.	2008	2009	2010	Хср.	S.E.
G_{max}	36	72	-	-	108	115	105	109	±5
B	218	480	-	-	1758	1383	789	1310	±489
V	1990	670	1330	-	1706	1984	1443	1711	±271
ANP	72	140	71	±70	310	212	171	231	±71
BNP	-	-	-	-	2424	1528	714	1555	±855

Как показывает опыт (пастбище Морен), сбитые пастбища очень быстро восстанавливаются и могут быть снова использованы по назначению.

Потепление климата может приводить к резким изменениям растительности в горах. Моделью горной страны, находящейся в зоне сухого и жаркого климата является Армения. Там в 60-е годы прошлого столетия проводились подробные исследования продуктивности пастбищ с различной пастбищной нагрузкой. Приводим полученный материал в качестве модели возможного изменения продуктивности паст-

бищ Кавказа при изменении климата в сторону повышения температуры и уменьшения осадков (табл. 17).

Таблица 17.

Вес надземной и подземной массы (т/га) на различных по выбитости пастбищах Армении. Высота от 1400 до 3000 м н.ур.м. [105]

Местоположение	Экосистема	Почва	Слабо		Средне		Сильно		Очень сильно	
			G_{max}	B	G_{max}	B	G_{max}	B	G_{max}	B
Сисианский р-он, 39° с. ш., 46° в. д.	Субальпийские луга	Горно-луговая задернованная (0–20)	6,1	10,2	3,2	4,9	-	-	0,4	0,4
Абовянский р-он, 40° с. ш., 44° в. д.	Сухая степь	Каштановая задернованная (0–20)	4,2	8,2	4,6	7,6	2	2	0,8	0,7
Спитакский р-он, 40° с. ш., 44° в. д.	Горная (бородавчатая степь)	Щебнисто-каменистая (0–20)	3,2	4,4	1,1	1,7	0,9	1,1	0,7	0,8

Как показывает длительный опыт человечества, продукция травяных экосистем (даже при смене видов растений) является колеблющейся, но устойчивой величиной. Сильно выбитые пастбища после снятия нагрузки могут полностью восстановиться.

Раздел 8.

Разница между природными травяными экосистемами и зерновыми агроценозами

Цель агроценоза, поставленная человеком, — дать стабильный и большой урожай сельскохозяйственной продукции. Целевая функция травяного фитоценоза — выжить в любых условиях. Эту функцию обеспечивает запас живых корней в почве, обновляющихся ежегодно.

В целом продукция травяных экосистем всегда выше продукции агроценозов даже при внесении в них средних доз удобрений. В качестве примера приводим три агроценоза, расположенных в различных почвенно-климатических условиях, и три травяных экосистемы, находящиеся рядом с агроценозами (табл. 18). Приведенные данные показывают, что надземная продукция агроценозов выше, чем *ANP* травяных экосистем, в то время как подземная продукция агроценозов в 6–9 раз ниже, чем в травяных экосистемах. Возврат органического вещества в почву агроценозов зависит от системы земледелия. Если выносятся только зерно (Шортланды), то возврат органического вещества в почву агроценозов в 2,5 раза меньше, чем в степи. Если же выносятся и часть соломы, то возврат уменьшается в 4–5 раз. Количество растительных остатков в почве агроценозов меньше, чем в степях и лугах на 20–300%. Поступающие в почву растительные остатки частично минерализуются, частично переходят в почвенное органическое вещество (ПОВ).

Таблица 18.

Сравнение баланса органического вещества в агроценозах пшеницы и травяных экосистемах, т/га

Местоположение	Почва	Удобрение	<i>NPP</i>	<i>ANP</i>	<i>BNP</i>	Отчуждение с урожаям	Поступление в почву	Запас мортмассы в почве
НСО, Искитим, 54° с. ш., 83° в. д., агроценоз пшеницы	Чернозем оподзоленный	<i>N, P, K</i>	11,2	8,1	3,1	6,7	4,5	9,2
НСО, Приобье 54° с. ш., 83° в. д., остепнённый луг	Лугово-черноземная	Без удобрений	10,5	7,2	3,3	5,7	4,9	8,2
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д., агроценоз пшеницы	Чернозем обыкновенный	Без удобрений	13,7	10,6	3,1	7,3	6,4	9,5
НСО, Карачи 54° с. ш., 75° в. д., луговая степь	Чернозем обыкновенный	Без удобрений	21,9	3,6	18,3	0	21,9	11,3
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 71° в. д., агроценоз пшеницы	Чернозем южный	<i>P</i>	11,4	9,3	2,1	2,4	9,0	10,3
Казахстан, Шортанды 51° с. ш., 71° в. д., настоящая степь	Лугово-черноземная	Без удобрений	22,8	3,5	19,3	0	22,8	14,9

По: [1; 67]

Органическое вещество почвы в травяных экосистемах структурировано, т. е. представлено агрегатами различного размера. В некоторых агрегатах частицы скреплены мелкими корнями, в других муцигелем, третьи представляют собой смесь гумуса и минеральной части. Довольно часто центром образования агрегатов являются экскременты животных. Наличие агрегатов создает порозность почвы, от чего зависят ее воздушный и влажностный режимы. Вероятно, главной причиной агрегирования являются мелкие корни, размер которых меньше 2 см.

В результате исследований выяснилось, что доля мелких живых и мертвых корней в общем запасе подземной фитомассы колеблется от 40 до 60%. Как показали исследования, в травяных экосистемах доля мелких живых корней нарастает от слоя 0–10 см к слою 30–40 см: в настоящей заповедной степи от 10 до 35%; в настоящей степи, пастбище — от 9 до 25%; на остепненном лугу, сенокос — от 23 до 41%. Доля мелких мертвых корней в этих же экосистемах с глубиной почти не меняется и составляет около 30% [63]. Низкий запас корней в агроценозе (в 6–9 раз ниже, чем в естественных травяных экосистемах), их ежегодное отмирание и механическая обработка почвы приводят к разрушению агрегатов, потере структуры и образованию пылевато-сти почвы.

Раздел 9.

Анализ данных и методические советы

От чего зависит определенная в полевых условиях величина продукции травяной экосистемы?

1. Прежде всего, определяемая величина продукции зависит от режима использования травяного покрова. Травяной покров может находиться под воздействием пасущихся животных или кошения травы. Использование животными может быть естественным или хозяйственным. В соответствии с типом использования пробные площади характеризуются как заповедные (естественное использование природными потребителями), сенокосные или пастбищные. В последнем случае пастбищный пресс может быть слабым, умеренным или сильным. Повторим, что в 90% случаев количество пасущихся животных не указывается и оценка воздействия довольно часто зависит не от объективных показателей, а от взгляда исследователя.
2. В связи с тем, что погодные условия меняются от сезона к сезону, а климатические условия изменяются за десятилетия, время является аргументом, от которого зависит функция, т. е. в разные смежные годы и в разные десятилетия продуктивность одного и того же фитоценоза может значительно изменяться.
3. Оценка запасов фитомассы и величины продукции определяются временем отбора образцов: датой отбора в течение сезона или оценкой в разные годы.
4. Оценка запасов подземных органов зависит от объема монолита, из которого отмываются подземные органы, а также от способа отделения корней от почвы и метода разделения подземных органов на живые и мертвые.

Подробно остановимся на каждом из перечисленных пунктов.

Пункт первый

Запасы любой фракции фитомассы могут варьировать в одно и тоже время по пространству или на одном и том

же пространстве во времени, а также под влиянием таких факторов как сенокошение, пастбищная нагрузка и др. Под влиянием данных факторов изменяется не только искомая величина, но и ошибка ее определения.

Было изучено изменение запасов фитомассы под влиянием пастбищной нагрузки в степях на альварах Швеции [109] (табл. 19).

Таблица 19.

Запасы фитомассы на альварах острова Оланд

Фракция	Без нагрузки		Умеренная нагрузка		Тяжелая нагрузка	
	X _{ср.}	SE	X _{ср.}	SE	X _{ср.}	SE
G	247	±18	275	±8,0	169	±11
B	871	±23	1129	±33	827	±44
V	545	±38	1054	±22	1246	±41

При изменении нагрузки *G* изменяется в полтора раза, а ошибка в два раза и максимальна в травостое без пастбищной нагрузки.

При смене нагрузки *B* изменяется в полтора раза, а ошибка в два раза и максимальна в травостое с тяжелой пастбищной нагрузкой.

При изменении нагрузки *V* изменяется в 2,3 раза, а ошибка в два раза и максимальна в травостое с тяжелой пастбищной нагрузкой.

Таким образом, при учете надземной фитомассы ошибка наиболее высока в травостое без нагрузки, при определении подземной фитомассы — в травостое с тяжелой нагрузкой. В целом по всему массиву данных ошибка минимальна 2% и максимальна 7%. Принимая во внимание все три варианта нагрузки мы видим, что ошибка меньше при оценке подземной фитомассы (4%), чем надземной (6%). В данном исследовании ошибки крайне малы.

Пункт второй

Изменения запасов фитомассы и величин продукции во времени и в зависимости от пастбищного пресса изучались в Туве в два периода (I период — 1998–2000; II период — 2008–2010 гг.) в сухих степях с разной пастбищной нагрузкой (табл. 20).

Таблица 20.

Изменение величин запасов и продукции фитомассы
в сухих степях Тувы

Фракция	Слабая нагрузка (зимнее пастбище)				Умеренная нагрузка (летний выпас)				Тяжелая нагрузка (круглогодичный выпас)			
	Период I		Период II		Период I		Период II		Период I		Период II	
	$X_{cp.}$	SE	$X_{cp.}$	SE	$X_{cp.}$	SE	$X_{cp.}$	SE	$X_{cp.}$	SE	$X_{cp.}$	SE
G_{max}	91	±22	115	±9	85	±10	82	±28	44	±9	47	±10
B	720	±110	1450	±442	1120	±365	1520	±486	730	±330	820	±295
V	1390	±515	2170	±404	1610	±166	2290	±446	1080	±232	1200	±248
ANP	200	±97	240	±109	140	±15	170	±38	60	±15	60	±18
BNP	1050	±556	1340	±560	990	±891	1540	±1130	600	±113	650	±123

Величины G_{max} изменяются при увеличении нагрузки, но не меняются по периодам исследования. Закономерностей в изменении ошибок не наблюдается. Величина G_{max} в оба периода меняется при переходе от умеренной к тяжелой нагрузке. Величина ошибки, выраженная в процентах от G_{max} , варьирует от 8 до 34%, но никаких закономерностей в ее изменении не обнаружено.

Средняя величина B меняется от 720 до 1520 г/м² и максимальна при умеренной нагрузке. Величина B увеличивается от первого ко второму периоду. Ошибка, выраженная в процентах от величины B , очень велика, составляет 15–45% и максимальна при тяжелой нагрузке в первом периоде. В оба периода чем выше нагрузка, тем больше величина ошибки B .

Величина V меняется от 1080 до 2290 г/м², увеличиваясь в оба периода от слабой нагрузки к умеренной и снижается от умеренной нагрузки к тяжелой.

Относительная ошибка величины V лежит в пределах 10–37%. Закономерных изменений относительной ошибки V не наблюдается.

Величина ANP уменьшается от слабой нагрузки к тяжелой в оба периода примерно одинаково (3–4 раза). Имеется тенденция увеличения величины ANP от первого периода ко второму. Относительная ошибка оценки ANP очень высока (11–48%), больше во втором периоде по сравнению с первым.

Величина BNP меняется от 600 до 1540 г/м² в год, т. е. в 2,6 раза, непрерывно уменьшаясь от слабой нагрузки к тяжелой в первый период. Во втором периоде величина BNP незначительно увеличивается от слабой нагрузки к умеренной и резко падает от умеренной к тяжелой. Подземная продукция во втором периоде выше (1,1–1,6 раза).

Относительная ошибка оценки BNP чрезвычайно велика (19–90%) и при слабой и при умеренной нагрузках. При тяжелой нагрузке вариабельность снижается, и величина ошибки в оба периода одинакова (19%). Относительная ошибка наименьшая при оценке G и наибольшая при оценке BNP .

Сравнивая ошибки оценок, полученных за один период в степи на альварах и за многолетние наблюдения в сухой степи Тувы, можно с уверенностью утверждать, что временная изменчивость продуктивности травяных экосистем значительно выше пространственной изменчивости.

Пункт третий

Как показано на рисунке 1, максимальный запас живой подземной фитомассы не совпадает по времени с максимальным запасом зеленой фитомассы. Первый обычно приходится на осень, второй — на середину лета.

Многие исследователи определяют запасы живой и мертвой надземной и подземной фитомассы, отбирая пробы один раз в сезон в момент максимального запаса (как они полагают) зеленой фитомассы. Исходя из полученных данных, они оценивают величины *ANP* и *BNP*.

Принимая во внимание анализируемые данные, мы считаем, что единовременное определение запасов зеленой и живой подземной фитомассы не дает возможности, хотя бы приблизительно, оценить величины надземной и подземной продукции. Минимальное количество сроков отбора проб должно быть не меньше трех. Наиболее информативные данные можно получить при единовременном определении G , $(D+L)$, B и V в начале мая, середине июля и конце сентября. В начале сезона запасы обычно минимальны, в середине июля запас зеленой фитомассы близок к максимальному значению, а запас живых подземных органов чаще всего составляет не менее 60% от их максимального запаса. В конце сентября запас зеленой фитомассы минимален, а запас живых подземных органов максимален.

Пункт четвертый

На оценку запасов живой и мертвой подземной фитомассы влияют методики отбора почвенных образцов и выделения различных фракций подземной фитомассы.

При отборе подземных органов важным фактором является величина отбираемого монолита. Необходимо ска-

зять, что большинство авторов вообще не указывают объем монолита, что с нашей точки зрения недопустимо. Некоторые исследователи для оценки запасов подземных органов берут монолит площадью 0,25 м². Объем такого монолита до глубины 30 см составляет 75 дм³. Мы утверждаем, что полностью выделить подземные органы (живые и мертвые) из монолита такого объема нереально, если исследователи не обладают специальным корнемоечным механизмом. К сожалению, авторы обычно не указывают ни способ отмывки, ни запас мелких корней (< 2 см). Запасы подземных органов в подобных исследованиях как правило занижены на 30–40%. Иногда при изучении подземной фитомассы применяют метод разделения подземных органов на живые и мертвые, используя высокие сосуды с водой. Считается, что живые корни (как более тяжелые) опускаются на дно, а мертвые всплывают. Данный метод явно не пригоден, т. к. большая доля мертвых корней тяжелее живых, что связано с вкраплением минеральных частиц в мертвые корни.

Очень странно, что обычно подробно описывается как отбиралась и разделялась на фракции надземная фитомасса и плохо описано (а часто совсем не описано) как происходило отделение от почвы корней и корневищ, а далее их разделение на живые и мертвые.

Чаще всего при оценке запасов подземных органов используют лишь один срок (обычно июльский). В этот же срок определяют и запас надземной фитомассы, считая его максимальным. Можно ли при таком отборе оценить продукцию надземных и подземных органов (*ANP* и *BNP*)? С ошибкой не менее 30% от значимой величины — можно, если использовать следующие уравнения (см. раздел 2):

Если известны запасы G_{max} и $(D+L)$, то

$$ANP = 1,108 \cdot G_{max} + 0,53 \cdot (D+L)$$

Если известны запасы B и V , то

$$BNP = 1,108 \cdot B + 0,53 \cdot V$$

Часто исследователи отбирают только запас зеленой фитомассы и подземные органы целиком, не разделяя их на живые и мертвые. В таком случае они (исследователи) величину *ANP* считают равной ее запасу, умноженному на некоторый непонятный коэффициент, а величину *BNP* принимают равной $1/3$ общего запаса ($B+V$). Считаю, что лучше пользоваться следующими уравнениями:

Если известен только запас G_{max} , то

$$ANP = 0,408 + 1,456 \cdot G_{max}$$

Если известна сумма ($B+V$) (распространенный случай), то

$$BNP = -0,103 + 0,467 \cdot (B+V).$$

Сравним экспериментальные данные с данными, рассчитанными по вышеприведенным формулам для двух экосистем (табл. 21).

Таблица 21.

Сравнение величин *ANP* и *BNP*, полученных экспериментально и рассчитанных

<i>ANP</i>			<i>BNP</i>			
Стрелецкая степь, Русская равнина						
	1981	1982	1983	1981	1982	1983
Эксперимент	875	1130	1070	1570 (0-40 см)	2640 (0-40 см)	2300 (0-20 см)
I*	650	1120	1030	1520	1890	1240
II**	620	1120	900	920	1280	710
Остепненный луг Приобья (слой почвы 0-60 см)						
	1982	1983	1984	1982	1983	1984
Эксперимент.	480	560	670	1840	1960	1720
I*	470	700	650	3290	3290	3660
II**	310	510	510	1900	2090	2140

ANP и *BNP* рассчитываем по формулам:

$$ANP = 1,108 \times G_{max} + 0,53 \times (D + L) \quad (I^*)$$

если известны запасы *B* и *V*, то

$$BNP = 1,108 \cdot B + 0,53 \cdot V;$$

$$ANP = 1,456 \times G_{max} - 0,103 \quad (II^{**})$$

если известна сумма *B+V* (распространенный случай), то

$$BNP = -0,103 + 0,467 \cdot (B + V).$$

Проанализируем данные таблицы.

Расчет *ANP* для Стрелецкой степи (Русская равнина) по формулам I^* и II^* удовлетворителен. Менее точен расчет величины *BNP*. В 1981 году при совпадении величин *BNP*, полученных в эксперименте и рассчитанных по формуле I^* , *BNP*, рассчитанная по формуле II^* , резко отличается. Разница между экспериментом и расчетом I^* в 1982 году лежит в пределах 30%, в то время как расчет по формуле II^* дает резко заниженную величину. Величины *BNP*, полученные в 1983 году отличаются между собой в 2 и 3 раза. Эти различия понятны, т. к. прирост подземных органов происходил дважды (летом и осенью), тогда как при расчете берётся только один срок, приходящийся на G_{max} .

Рассмотрим данные показатели по Приобью. Величина *ANP*, рассчитанная по формулам I^* или II^* во все три года отличается от экспериментально полученной величины не более, чем на 25%, что мы считаем удовлетворительным.

Анализ величин *BNP* показывает, что в 1982 и 1983 годах экспериментальные и рассчитанные по формуле II^* величины совпадают, в то время как расчет по формуле I^* превышает экспериментальную величину почти в два раза. В 1984 году эксперимент и расчет по формуле I^* отличается в два раза, а эксперимент и расчет по формуле II^* не более чем на 30%. Более высокая величина *BNP*, полученная расчетным методом, в Приобье связана с необычайно большим запасом мертвых подземных органов, которые учитываются по формуле I^* и не учитываются при расчете по формуле II^* .

В заключение отметим, что расчет ANP по формуле I^* дает результаты, близкие к полученным в эксперименте. В то время как расчет BNP по формуле I^* может быть в одних случаях близок к экспериментальным значениям, в других — резко отличаться.

Расчет ANP по формуле II^* практически всегда дает заниженные результаты. В отдельных случаях он пригоден для расчета BNP .

Исходя из всего материала, приведенного в данном разделе, авторы считают, что отбор проб один раз в сезон крайне ненадежен для расчета величины BNP . Следует, как было указано выше, проводить не менее трех измерений в сезон, и оценивать для каждого срока величины G , $(D+L)$, B и V . Расчет ANP производить по величинам запасов летнего срока, а расчет BNP — для срока, где B максимальна (чаще всего осенью).

Оптимальным считаем отбирать пробы не менее пяти раз в сезон, имея при этом в виду, что данные одного сезона могут отличаться от любого другого сезона в полтора раза. Расчет ANP и BNP производить по уравнениям, представленным в разделе 2.

Хорошего поля!

Литература

1. Агроценозы степной зоны / Титлянова А.А., Кирюшин В.И., Охинько И.П. и др. Новосибирск: Наука, 1984.
2. *Айдинян Р.Х.* Состав золы лугово-степной растительности Каменной степи и его влияние на образование почвенных минеральных коллоидов. Почвоведение, 1954, № 1.
3. *Алиев С.А.* Условия накопления и природа органического вещества почв. Баку, 1966.
4. *Антоненко А.М., Кустов Ю.В., Линевич Н.Л. и др.* Обмен веществ и энергии в основных микрогеохорах южно-таежного Прииртышья. Новосибирск: Наука, Сиб. отд.-ние. 1982.
5. Антропогенная трансформация и восстановление продуктивности луговых фитоценозов. Екатеринбург, 1999.
6. *Афанасьева Е.А.* Происхождение, состав и свойства черноземов. 1947. Труды почвенного института АН СССР, 25.
7. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии, М.: Наука, 1993.
8. *Базилевич Н.И.* Геохимия почв содового засоления / Почв. ин-т им. В.В. Докучаева. Москва: Наука, 1965.
9. *Базилевич Н.И.* Обмен минеральных элементов в степных травяных сообществах на черноземных, каштановых почвах и солонцах // В кн.: Проблемы почвоведения. М.: Изд-во АН СССР. 1962.
10. *Базилевич Н.И.* Особенности круговорота зольных элементов и азота в некоторых почвенно-растительных зонах СССР // Почвоведение, 1958. № 12.
11. *Базилевич Н.И., Давыдова М.В., Яшина А.В.* Продуктивность растительных сообществ субнивального пояса, альпийских, субальпийских и послелесных лугов Кавказа // Трансформация горных экосистем Большого Кавказа под влиянием хозяйственной деятельности. М.: ИГАН СССР, 1987.

12. *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.
13. *Базилевич Н.И., Царевская Н.Г.* Некоторые особенности биохимических циклов в лугах лесной зоны СССР // Почвоведение. 1991. № 6.
14. *Базилевич Н.И., Царевская Н.Г.* Продуктивность лугов лесной зоны СССР // Проблемы экологического мониторинга и моделирования экосистем. Л.: Гидромеоиздат, 1988. Т. 11.
15. *Базилевич Н.И., Шмакова Е.И., Тишков А.А., Тран Ти.* Травяные экосистемы Русской равнины / Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние, 1988.
16. Биологічна продуктивність лучних біогеоценозів субальпійського поясу Карпат. Київ: Наук. Думка, 1974.
17. Биологическая продуктивность луговых сообществ Дальнего Востока (приокеанические районы). М.: Наука, 1981.
18. 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.
19. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Шмакова Е.И. и др. Изд-е 2-е, испр. и доп. Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018. 110 с. doi: 10.31251/978-5-600-02350-5.
20. *Благообразов В.А.* Биомасса некоторых луговых и степных травостоев Тянь-Шаня // Материалы по биогеографии Иссык-Кульской котловины. Фрунзе: Илим, 1966.
21. *Бородич С.А.* Вводный курс эконометрики: учебное пособие. Минск: БГУ, 2000.
22. *Быкова Л.Н., Зырин Н.Г.* // Вестник МГУ, серия биол. и почв. 1960, № 3.
23. *Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В.* Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. М.: Наука, 1975.

24. Вагина Т.А., Шатохина Н.Г. Динамика запасов надземной и подземной органической массы степных, луговых и болотных фитоценозов // В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние, 1976. — т.2.
25. Волкова В.Г., Кочуров Б.И., Хакимзянова Ф.И. Современное состояние степей Минусинской котловины. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние, 1979.
26. Восканян В.Е., Зироян А.Н. Продуктивность и фитомасса основных сообществ южного макросклона горы Арагац // Флора и растительность высокогорий. Новосибирск: Наука, 1979.
27. Горшкова А.А. Материалы к изучению степных пастбищ Ворошиловградской области в связи с улучшением // Тр. Бот. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. 954. Сер. 3 (геобот.)
28. Горшкова А.А., Гринева Н.Ф. Журавлева Н.А. и др. Экология и пастбищная дигрессия степных сообществ Забайкалья. Новосибирск: Наука. Сиб. отд.-ние, 1977.
29. Горшкова А.А., Подмешальская Л.В. Продуктивность корневых систем степных растений Забайкалья // В кн.: Топологические исследования степного ландшафта. Иркутск: Изд-во АН СССР, 1971.
30. Демин А.П. Подземная масса луговой растительности поймы р. Оки и воздействие на нее удобрений. Бюл. МОИП. Отд. биологии. 1970. Т. 25, Вып. 6.
31. Демин А.П. Подземная фитомасса на лугах поймы Оки // Отдельный отиск Бюллетеня МОИП. Отделение биол. М.: Изд-во МГУ, 1977. Т. 82. Вып. 3.
32. Джафаров Б.А., Джафарова Т.С. О запасах фитомассы альпийских и субальпийских лугов Малого Кавказа // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971.
33. Дусаева Г.Х. Динамика подземной фитомассы в разнотравно-типчаково-ковыльковом сообществе на участке «Буртинская степь» ГПЗ «Оренбургский» // Вопросы степеведения. 2016. № 13.

34. *Евдокимова Т.Н., Гришина Л.А.* // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971.
35. *Евдокимова Т.Н., Гришина Л.А., Кузьменко И.Т.* // Биологическая продуктивность и ее увеличение в интересах народного хозяйства: Тез. докл. Всесоюзного совещания. М.: Изд-во МГУ, 1979.
36. *Ермолаев А.М., Ширшова Л.Т.* Продуктивность и функционирование многолетнего сеяного луга различного режима использования // Почвоведение. 1994. № 12.
37. Закономерности развития и взаимосвязей луговых биогеоценозов /под ред. Лопатина В.Д. Петрозаводск: Карел-фил. АН СССР, 1977.
38. *Злотин Р.И., Ходашова К.С., Казанская Н.С. и др.* Антропогенные изменения экосистем настоящих степей // Изв. АН СССР. Сер. Геогр. 1979. № 5.
39. *Злотин Р.И.* Изучение продуктивности и закономерностей распределения фитомассы в растительном покрове сыртов Тянь-Шаня // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах Л.: Наука, 1971.
40. *Игнатенко И.В., Кириллова В.П.* Изменение общих запасов растительной массы при различных режимах использования мелкозлаково-разнотравных сообществ // Геоботаника. М.-Л.: Наука. 1970. Т. 18. Луговой фитоценоз и его динамика.
41. *Игнатенко И.В., Кириллова В.П., Понятовская В.М.* Динамика фитомассы мелкозлаково-разнотравного сообщества // В кн.: Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л., 1969.
42. *Калмыкова О.Г., Дусаева Г.Х., Максимова Н.В.* Сезонная динамика надземной фитомассы разнотравно-типчакково-степномятликово-залесскоковыльного сообщества // Вопросы степеведения. 2016. № 13.
43. *Козум В.Ф.* Продуктивность заливных лугов в зависимости от доз, соотношений и сроков внесения минеральных удобрений в условиях Волынского Полесья УССР: автореф. дис. ... канд. наук. Горки, 1974.

44. *Козлова Г.И.* Продукция надземной и подземной частей луговых фитоценозов в разных экологических условиях поймы // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971.
45. *Коноровский А.К.* Динамика производительности и химического состава заливных лугов Центральной Якутии // Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973.
46. *Коптева Т.А.* Травяные болота Приамурья, Хабаровский край // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1988.
47. *Кудеяров В.Н., Заварзин Г.А., Благодатский С.А. и др.* Пулы и потоки углерода в наземных экосистемах России / отв. ред. Г.А. Заварзин; Ин-т физ.-хим. и биол. проблем почвоведения РАН. М.: Наука, 2007.
48. *Кузьменко И.Г., Павлова М.П., Богомолова Р.Т. и др.* Почвы и первичная биологическая продуктивность пойм рек Центральной России. М.: Наука, 1977.
49. *Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.* Степи Евразии. Л.: Наука, 1991.
50. *Лапинскене Н.А., Шальт М.С.* // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971.
51. *Лопатин В.Д., Зайкова В.А.* Анализ изменчивости лугов и прогноз эффективности удобрений на основе принципа эколого-фитоценологических рядов В.Н. Сукачева / Ботан. журнал. 1966. Т. 51. № 3.
52. *Макаревич В.Н., Понятовская В.М.* Фенологические особенности растений в связи с их географией и продуктивностью. Л.: Всесоюзн. географ. общ-во, 1972.
53. *Малянов А.П.* Физические свойства почв и корневые системы растений Башкирии в пределах юго-западного Предуралья // Учен. Зап. МГУ. 1937. Вып. 12. Почвоведение.
54. *Матвеева Е.П., Понятовская Е.М., Сырокомская И.В.* // Биологическая продуктивность и круговорот химиче-

- ских элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971.
55. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова, В.В. Смирнов, А.Е. Родин, Н.Т. Нечаева, Ф.И. Левин. М.: Мысль, 1978.
56. *Мигунова В.Д., Кураков А.В.* Структура микробной биомассы и трофические группы нематод в дерново-подзолистых почвах постагрогенной сукцессии в южной тайге (Тверская область) // Почвоведение. 2014. № 5.
57. *Миронычева-Токарева Н.П.* Антропогенная динамика степных экосистем Урала // Вестник Сибирского государственной геодезической академии. 2006. № 11.
58. *Миронычева-Токарева Н.П., Левыкин С.В., Шибарева С.В., Самбуу А.Д.* Градиентное изменение структуры растительного вещества степных экосистем (на примере степной катены Оренбуржья) // Материалы 1-ой Международной научно-практической конференции «Биоразнообразии и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона», 2003. Кызыл: Изд-во Ту-ВИКОПР СО РАН, 2003.
59. *Морозов В.А.* Запасы надземной и подземной фитомассы крупнотравья и его доминантов на Сахалине // Ботан. журн. 1978. Т. 63. № 3.
60. *Нахуцришвили Г.Ш., Чхиквадзе А.К., Хецуриани Л.Д.* Продуктивность высокогорных травяных сообществ Центрального Кавказа. Тбилиси: Мецниереба, 1980.
61. *Панкова Н.А.* Содержание и состав органического вещества в некоторых почвах Кутулукского опытного участка // Тр. Почв. Ин-та им. В.В. Докучаева. 1952. Т. 37. Террасовые почвы Среднего Заволжья и их агромелиоративная характеристика.
62. *Паутова В.Н.* Фитомасса // Природные условия Северо-Восточного Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1976.
63. Подземные органы растений в травяных экосистемах / А.А. Титлянова, Н.П. Косых, Н.П. Миронычева-Токарева, И.П. Романова. Новосибирск: Наука; Сибирская издательская фирма РАН, 1996.

64. Продуктивность высокогорных травяных сообществ Центрального Кавказа / Г.Ш. Нахуцришвили, А.К. Чхиквадзе, Л. Д. Хецуриани. Тбилиси: Мецниереба, 1980. 159 с.
65. Продуктивность луговых сообществ / под ред. Понятовской В.М. Л.: Наука, 1978.
66. Продуктивность степных, луговых и болотных сообществ лесостепи / под ред. Базилевич Н.И. // Ресурбы биосферы. 1975. Вып. 1.
67. Продукционный процесс в агроценозах / Титлянова А.А., Тихомирова Н.А., Шатохина Н.Г. Новосибирск: Наука, 1982.
68. *Прозорова М.М.* Влияние удобрений на общий запас органического вещества и соотношение наземных и подземных органов луговых фитоценозов // Растительные ресурсы. 1967. Т. 3. Вып. 2.
69. Реакция суходольного луга на минеральное удобрения / Друзина В.Д, Кириллова В.П, Макаревич В.Н, Титов Ю.В. Л.: Наука, 1987.
70. *Родин Л.Е., Ремезов Н.П., Базилевич Н.И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968.
71. *Ронгинская А.В.* Динамические процессы в луговых фитоценозах: на примере лугов Салаирского края. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988.
72. *Саввинов Н.И., Панкова Н.А.* Корневая система растительности целинных участков степей Заволжья и новый метод ее изучения // В кн.: Памяти акад. В.Р. Вильямса. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1942.
73. *Самойлова Е.М.* Луговые почвы лесостепи. М.: Изд-во МГУ, 1981.
74. *Снытко В.А., Нефедьева Л.Г., Дубынина С.С.* Травяные экосистемы Назаровской впадины, Красноярский край // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1988.
75. *Степанова К.Д., Щербова М.А., Морозов В.Л., Рассохина Л.И.* Продуктивность сообществ крупнотравья в Камчатской области // Почвы и растительность мерзлотных

- районов СССР (М-лы V Всесоюзного симпозиума «Биологические проблемы Севера»). Магадан, 1973.
76. Степи Центральной Азии / Гаджиев И.М., Королук А.Ю., Титлянова А.А. и др. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2002.
77. Степные катены / Мордкович В.Г., Шатохина Н.Г., Титлянова А.А. Новосибирск: Наука, 1985.
78. Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. Т. 2.
79. Суходольный луг как биогеоценоз. М.: Наука, 1978.
80. Сырокомская И.В. Сезонная и разногодичная динамика продуктивности надземной фитомассы злаково-разнотравно-манжеткового сообщества // Ботан. журнал. 1971. Т. 56. № 8.
81. Титлянова А.А. Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977.
82. Титлянова А.А. Продуктивность травяных экосистем мира // География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов: к 100-летию профессора Н.И. Базилевич. Материалы конференции (Пушино, Московская область, 19–22 апреля 2010 г.). М.: Институт географии РАН, 2010.
83. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миropyчева-Токарева Н.П. Корни, как компонент биоты почв Сибири в травяных экосистемах // Почвоведение. 1994. № 12.
84. Титлянова А.А., Мамедкулиев И.Д. Вклад видов-доминантов в продукцию степного сообщества // Экология. № 5.1992.
85. Титлянова А.А., Наумова Н.Б., Косых Н.П. Круговорот углерода в луговых экосистемах // Почвоведение. 1993. № 3.
86. Титлянова А.А., Самбуу А.Д. Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Из-во СО РАН, 2016.
87. Титлянова А.А., Шатохина Н.Г. Продукционный процесс в степном и луговом биогеоценозах // В кн.: Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1976. Т. 2.

88. *Титлянова А.А., Шибарева С.В.* Новые оценки запасов фитомассы и чистая первичная продукция степных экосистем Сибири и Казахстана // Известия РАН. Серия географ. 2017 № 4.
89. *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, 1972.
90. *Тишков А.А., Шерemet Л.Г.* Продуктивность и динамика биоты луговых степей Михайловской целины // Динамика биоты в экосистемах Центральной лесостепи. М.: ИГАН СССР, 1986.
91. *Тишков А.А., Царевская Н.Г.* Продуктивность экосистем агроландшафта Валдая и пути его оптимизации // Известия Российской академии наук. Серия географическая. 1995. № 1.
92. *Тюрменко А.Н.* Биологический круговорот зольных элементов под целинной и культурной растительностью в зоне сухих и полупустынных степей // В кн.: Генезис, свойства и плодородие почв. Казань: Изд-во Казан. ун-та, 1975.
93. *Усольцев В.А.* Биологическая продуктивность лесов Северной Евразии: методы, база данных и ее приложения», Екатеринбург: УрО РАН, 2007.
94. *Усольцев В.А.* Фитомасса и первичная продукция лесов Евразии. Екатеринбург: УрО РАН, 2010.
95. *Усольцев В.А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: база данных и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2001.
96. *Усольцев В.А.* Фитомасса лесов Северной Евразии: предельная продуктивность и география. Екатеринбург: УрО РАН, 2003.
97. *Усольцев В.А., Залесов С.В.* Методы определения биологической продуктивности насаждений», Екатеринбург: Уральск. гос. лесотехн. ун-т., 2005.
98. *Усольцев В.А.* В подвалах биосферы: что мы знаем о первичной продукции корней деревьев? = In basements of the biosphere: what we know about the primary production of

- tree roots? / В.А. Усольцев // Эко-потенциал. 2018. № 4 (24).
99. *Фартушина М.М.* Динамика продуктивности ассоциаций пустынно-степного комплекса Северного Прикаспия // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986.
100. *Ферстер Э., Ренц Б.* Методы корреляционного и регрессионного анализа. М.: Финансы и статистика, 1983.
101. *Хакимзянова Ф.И.* Сукцессия восстановления в настоящей степи Хакасии // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988.
102. *Шалыт М.С.* Подземная часть некоторых луговых, степных и пустынных растений и фитоценозов // Тр. Ботан. ин-та им. В.Л. Комарова АН СССР. 1950. Сер. 3. Геоботаника. Вып. 6.
103. *Шатохина Н.Г.* Луговые степи и остепненные луга Западной Сибири, Новосибирская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1988.
104. *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.
105. *Шур-Багдасарян Э.Ф.* Влияние выпаса на растительность и почву на эродированных пастбищных угодий Армянской ССР // ТР. Ин-та почвоведения и агрохимии. Сер. Эрозии почв. Ереван, 1973. Т. 19. № 7.
106. *Эфендиев М.Р.* Сезонная и годовая динамика фитомассы некоторых высокогорных луговых ассоциаций Большого Кавказа (Закатальский государственный заповедник): автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1969.
107. *Юркевич И.Д., Бусько С.Р.* Запасы надземной и подземной фитомассы в луговых сообществах Березинского заповедника // Заповедники Белоруссии. Минск: Урожай. 1980. Вып. 4.

108. Юркевич И.Д., Бусько С.Р. Геоботаническая структура и биологическая продуктивность пойменных лугов. Минск: Наука и техника, 1981.
109. Eddy van der Maarel & Argenta Titlyanova. Aboveground and below-ground biomass relations in steppes under different grazing conditions // *Oikos*. 1989.
110. Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses / Ed. R.T. Coupland. Cambridge University Press: 1979.
111. Jackson R.B., Mooney H.A., Schulze D.E. A global budget for fine root biomass, surface area, and nutrient contents // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA. Ecology*. 1997. Vol. 94.
112. Grassland ecosystems of the world: analysis of grasslands and their uses / Ed. R.T. Coupland; Sims P.L. and Coupland R.T. Producers. Cambridge University Press, 1979.

Научное издание

**ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ
(Справочник)**

**Составители: А.А. Титлянова,
С.В. Шибарева**

**Почвенный институт имени В.В. Докучаева
Институт почвоведения и агрохимии СО РАН**

Компьютерная верстка: *О.Н. Морозова*

Подписано в печать 23.12.2020. Печать офсетная.
Бумага офсетная 80 г/м². Формат 70х100¹/₁₆
Гарнитура «Bookman Old Style». Усл. печ. л. 6,25.
Тираж 300 экз. Заказ № 786.

Москва, ул. Рождественка, д. 12/1. Тел.: (495) 726-31-69;
(495) 968-24-16; (495) 623-45-54; (495) 625-38-13.
e-mail: izmba@yandex.ru
Генеральный директор С.Г. Жвирбо

Отпечатано в типографии ООО «Издательство МБА»
Москва, ул. Рябиновая, д. 53