



ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ ТУВЫ

© 2020 А.А. Титлянова¹ , Н.П. Косых¹ , С.С. Курбатская², Ч.С. Кыргыс³,
Н.П. Миронычева-Токарева¹ , И.П. Романова⁴ , А.Д. Самбуу⁵ , С.В. Шибарева¹

Адрес: ¹ФГБУН Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, проспект Академика Лаврентьева, 8/2, г.Новосибирск, 630090, Россия. E-mail: argenta@issa-siberia.ru

² ГБУ РТ «Тувинский научный центр», ул. Кызыл, Интернациональная улица, 117а, г.Кызыл, 667000, Респ. Тыва, Россия E-mail: ana.kurbatskaya@mail.ru

³ АНО "Армия Ирбиса по сохранению редких и исчезающих видов животных", ул. Островского, 10-60, г.Кызыл, 667003, Респ. Тыва, Россия. E-mail: chaizu@rambler.ru

⁴ Хакасский государственный университет, пр. Ленина, 92, г. Абакан, 655017, Респ. Хакасия, Россия. E-mail: romirapet@mail.ru

⁵ Тувинский институт комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, 667007, Респ. Тыва, Кызыл, ул Интернациональная, 117а. E-mail: sambuu@mail.ru

Цель исследования. Оценка биологической продуктивности травяных экосистем Тувы.

Место и время проведения. В горных и котловинных травяных экосистемах Тувы проводили оценку запасов живой и мертвой надземной и подземной фитомассы и чистой первичной продукции.

Методология. Полевые и лабораторные исследования биологической продуктивности травяных экосистем проводили с применением геоботанических, ботанических и экологических методов анализа.

Основные результаты. Проведены исследования продуктивности травяных экосистем Тувы и оценка параметров продукционного процесса. С использованием единой методики выполнена оценка основных показателей биотического круговорота в горных и котловинных луговых и степных экосистемах. Выявлены факторы, влияющие на величины надземной и подземной продукции травяных экосистем.

Установлено, что в горных экосистемах надземная продукция меняется от 1,3 до 3,6 т/га в год, подземная - от 10 до 65. Величина подземной продукции варьирует очень широко и связана с местоположением горных хребтов, геоморфологией склонов и пастбищной нагрузкой. Связи с высотой местности не установлено. В котловинных экосистемах средние запасы зеленой надземной фитомассы меняются от 0,7 до 1,9 т/га, живой подземной — от 3,4 до 19,3. В ряду от луговых степей к опустыненным запасы зеленой фитомассы уменьшаются в 2,7 раза, живых подземных органов растений – в 5,7 раз, надземная продукция – в 3 раза, подземная — в 4 раза. Предложена система индексов, характеризующих функционирование травянистых растений. Величины индексов указывают на высокую интенсивность работы фотосинтезирующего аппарата; во всех типах степей доля подземной продукции одинакова и составляет 90% ее общей величины; количество оборотов живой подземной фитомассы увеличивается от луговой степи к опустыненной; с увеличением аридности прирост зеленой фитомассы, отнесенный к ее запасу, незначительно уменьшается.

Заключение. Анализ материала показывает, что запас живых подземных органов растений, как в горных, так и в котловинных экосистемах превышает запас зеленой фитомассы в 5-8 раз. Сохранение запаса живых подземных органов, как в жаркое засушливое лето, так и в холодную зиму, когда почва промерзает, является залогом выживания травяной экосистемы в любых климатических условиях.

Ключевые слова: Тува; продуктивность; чистая первичная продукция; запасы фитомассы; надземная продукция; подземная продукция; травяные экосистемы

Цитирование: Титлянова А.А., Косых Н.П., Кыргыс Ч.С., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П., Самбуу А.Д., Шибарева С.В. Продуктивность травяных экосистем Тувы // Почвы и окружающая среда. 2020. Том 3. № 2. e110. doi: [10.31251/pos.v3i2.110](https://doi.org/10.31251/pos.v3i2.110)

ВВЕДЕНИЕ

Продукционный процесс стоит в центре потоков вещества и энергии и обеспечивает жизнь на планете Земля (Вернадский, 1965; Вернадский 1989). Первичный продукционный процесс осуществляют зеленые растения, потребляющие солнечную энергию, двуокись углерода и воду из атмосферы, воду и питательные элементы из почвы. Продукционный процесс создает пищу и условия существования для многих организмов Земли. Зеленые растения в течение своей жизни поедаются

травоядными животными и насекомыми, но в основной своей части отмирают. Мертвые растительные остатки потребляются огромным количеством позвоночных и беспозвоночных животных, грибами и бактериями. В результате данного процесса растительные остатки в основной своей части превращаются в двуокись углерода и воду. Но на этом цикл не заканчивается. Некоторое количество исходного растительного органического вещества превращается в почвенное органическое вещество, которое в значительной мере определяет плодородие почвы (Ляпунов, Титлянова, 1974).

Как уже сказано выше, в ходе продукционного процесса постоянно осуществляются потребление двуокси углерода из атмосферы и выделение кислорода растениями в атмосферу, в процессе разложения растительных остатков двуокись углерода возвращается в атмосферу. Накопление кислорода в атмосфере не происходит, но запас его постоянно обновляется. Чем выше продуктивность растений, тем больше кислорода поступает ежегодно в воздух.

ОПРЕДЕЛЕНИЯ И МЕТОДЫ

В научной и популярной литературе часто используется термин «продуктивность». Продуктивность — сложное понятие, отражающее биологический потенциал экосистемы, характеризуется двумя параметрами: запасом фитомассы и продукцией. В конце сезона или в конце жизненного цикла зеленые растения отмирают. Некоторая часть отмерших растений еще стоит в травостое, эту часть фитомассы называют ветошью. Ветошь ломается, падает на почву и образует подстилку. Со временем подстилка разлагается, и основная часть ее углерода переходит в виде CO_2 в воздух, небольшая часть превращается в почвенные органические вещества различной сложности и входит в общий пул почвенного органического вещества. В подземной сфере корни и корневища нарастают и отмирают, образуя мертвые подземные растительные остатки, которые в дальнейшем минерализуются с выделением CO_2 в атмосферу. Некоторая часть в виде органических веществ различной сложности также пополняет общий пул органического вещества почвы.

Итак, имеются шесть 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; V – мертвые подземные органы растений. Все величины данного ряда имеют размерность г/м^2 или т/га (для корней и почвы необходимо указание глубины отбора образцов). Эти величины косвенно характеризуют продукционный процесс.

Чистая первичная продукция NPP состоит из двух частей: ANP – надземная продукция и BNP – подземная продукция; $NPP = ANP + BNP$. Величины продукции измеряются в г/м^2 в год или т/га в год в углероде, либо в абсолютно сухом веществе.

Существуют разнообразные упрощенные и сложные, трудоемкие методы определения надземной и подземной продукции. Они подробно изложены в разных изданиях (Титлянова, 1977; Методы изучения биологического круговорота..., 1978; Биологическая продуктивность травяных экосистем, 1988).

Один из упрощенных методов оценки ANP и BNP основан на определении всех запасов фитомассы в момент максимального развития травостоя и расчета по следующим формулам:

- если известен только запас G_{max} , то $ANP = 0,408 + 1,456 \cdot G_{max}$;
- 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 $BNP = 1,108 \cdot B + 0,53 \cdot V$;
- если известна сумма $B+V$ (распространенный случай), то $BNP = -0,103 + 0,467 \cdot (B+V)$.

Данные уравнения предложены нам членом корреспондентом Е.Я. Фрисманом (личное сообщение). Более сложный метод оценки продукции основан на динамике изменения запасов фитомассы в течение вегетационного сезона и расчета величин продукции по балансовым уравнениям (Титлянова, 1977).

ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Наиболее ярко выраженной чертой климата Тувы является резкая континентальность, обусловленная главным образом удалением от морей и океанов. В холодную часть года область находится почти в центре обширного азиатского антициклона, в котором происходит формирование холодного воздуха с преобладающей тихой и ясной погодой (Носин, 1963; Чистяков и др., 2012; Намзалов, 2015).

Малоснежная зима, жаркое лето, малое количество осадков и большая амплитуда абсолютных и суточных температур – характерные особенности климата Тувы. Так, средняя

температура января составляет -28 ... 35 °С, июля – 15...20 °С, среднегодовая температура равна -5...-7 °С, высота снежного покрова составляет 10-20 см.

Период активной вегетации с суточными температурами не ниже 10 °С продолжается в среднем 134 дня. Увлажнение в котловинах скудное (гидротермический коэффициент, ГТК ≤ 0,4), за год в среднем выпадает 200-300 мм осадков. Основная часть осадков приходится на летний период.

Важнейшим ландшафтом Тувы являются степи: котловинные и горные. Горные степи расположены выше 1200 м, достигают высот 2500-2700 м над уровнем моря и выше переходят в тундра-степи. Котловинные степи занимают межгорные котловины с высотами 550-1200 м над уровнем моря, нижние части горных склонов, высокие террасы речных долин. Практически все степи используются как пастбища.

Котловинные степи представлены луговыми, настоящими, сухими и опустыненными. Луговые степи наряду с остепненными лугами расположены в лесостепном поясе, который имеет островной характер. Многозлаковые настоящие степи котловин покрывают выровненные участки склонов, подгорные шлейфы, террасы рек и озер, днища котловин. Самым распространенным типом являются сухие степи. Они занимают равнинные днища котловин, характеризуются довольно низким проективным покрытием (60-70%) и постоянным присутствием таких видов, как *Stipa krylovii*, *S.orientalis*, *Agropyron cristatum*, *Cleistogenes squarrosa*, *Festuca valesiaca*, *Artemisia frigida*, *Potentilla acaulis*. В этих степях довольно обильно участие *Caragana pygmaea* и *C.bungei*.

Опустыненные степи рассматриваются как широтно-зональный подтип. Сообщества разреженные, общее проективное покрытие около 30%. Кустарниковый ярус представлен *Caragana pygmaea*. В травяном ярусе господствуют плотнoderновинные злаки, доминирует *Stipa glareosa*.

Луговые степи обычно приурочены к настоящим черноземам, настоящие степи – к южным черноземам и темно-каштановым почвам, сухие степи – к каштановым почвам различного гранулометрического состава, опустыненные – к светло-каштановым почвам (Носин, 1963).

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Оценка продуктивности лугов и степей Тувы. Оценка запасов фитомассы и продукции проводилась разными авторами по различным методикам во многих регионах бывшего СССР. Наиболее изученным регионом является Республика Тува, где исследования продуктивности начались в 1974 году и продолжаются по сей день. В различные годы в разных регионах Тувы работали сотрудники ИПА СО РАН (г. Новосибирск) и Центра биосферных исследований (г. Кызыл): Косых Н.П., Кудряшова С.Я., Курбатская С.С. Кыргыз Ч.С., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П., Самбуу А.Д., Самбыла Ч.Н., Титлянова А.А., Шибарева С.В.

Методика отбора образцов была одной и той же: отбирали пробы живой и мертвой надземной и подземной фитомассы один раз в сезон в момент максимального укуса зеленой фитомассы. Величины продукции рассчитывали по формулам:

- $ANP = 1,108 \cdot G_{max} + 0,53 \cdot (D+L);$
- $BNP = 1,108 \cdot B + 0,53 \cdot V.$

Исследования проводили в горных и котловинных экосистемах.

Горные экосистемы. Травяные горные экосистемы крайне разнообразны. Видовой состав фитомассы, а также величины запасов и продукции зависят от высоты местоположения, экспозиции и уклона поверхности (Самбыла, 2016). Высокогорные экосистемы, лежащие на высотах 2900-2200 м над уровнем моря, представлены тундра-степью (умеренная пастбищная нагрузка) и горной настоящей степью (сильная пастбищная нагрузка). Видимо в связи с различным пастбищным прессом экосистемы резко отличаются по запасам растительного вещества: в настоящей степи запасы всех компонентов меньше в два-три раза (табл. 1, 2). Следующая совокупность данных относится к хребту Ери-Тайга с высотой 1700 м над уровнем моря. Три из четырех пробных площадей располагаются на трансекте от вершины сопки к редкостойному лесу в ложбине. Запас зеленой фитомассы мало отличается на разных пробных площадях и колеблется от 1,5 до 1,8 т/га. Запас ($D+L$) резко увеличивается от 1 т/га до 5 т/га на нижней площадке. Увеличение запаса ($D+L$) связано с присутствием в подстилке некоторого количества хвои и шишек.

Запас живых корней чрезвычайно высок и меняется вниз по трансекту от 26 до 47 т/га, в тоже время запас мертвых корней на двух верхних площадках необычайно низок и составляет от 3 до 25 т/га. Высокие запасы живых и мертвых корней на нижней площадке, вероятно, связаны с проникновением тонких корней деревьев в почву этой площадки.

Таблица 1

Горные травяные экосистемы (общая характеристика)

Номер экосистемы	Горный массив	Координаты	Местоположение	Высота, м над ур.м.	Экосистема	Растительная ассоциация	Виды-доминанты	Почва	Пастбищная нагрузка
1	Монгун-Тайга	50° с.ш., 90° в.д.	Северный макросклон	2900	Тундра-степь	Полидоминантная злаково-разнотравная	<i>Astragalus adsurgens</i> , <i>Oxytropis intermedia</i> , <i>Stellaria petraea</i> , <i>Festuca altaica</i>	Горнокаштановая	Умеренная
2	Монгун-Тайга	50° с.ш., 90° в.д.	Северный макросклон	2200	Горная настоящая степь	Злаково-разнотравная	<i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Carex sp.</i>	Горнокаштановая	Сильная
3	хр. Ери-Тайга	51° с.ш., 89° в.д.	Близ оз. Кара-Холь, на низкой сопке, переходящей в ложбину, где расположен редкостойный лиственничный лес	1700	Петрофитная настоящая степь	Полынно-злаковая	<i>Artemisia frigida</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Aster altaicus</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Poa stepposa</i>	Горнокаштановая	Не опр.
4	хр. Ери-Тайга	51° с.ш., 89° в.д.	Близ оз. Кара-Холь, на низкой сопке, переходящей в ложбину, где расположен редкостойный лиственничный лес	1700	Петрофитная настоящая степь	Злаково-разнотравная	<i>Veronica incana</i> , <i>Oxytropis nuda</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Stipa orientalis</i> , <i>Orostachys spinosa</i>	Горнокаштановая	Не опр.
5	хр. Ери-Тайга	51° с.ш., 89° в.д.	Близ оз. Кара-Холь, на низкой сопке, переходящей в ложбину, где расположен редкостойный лиственничный лес	1700	Горная настоящая степь	Разнотравно-злаковая	<i>Koeleria cristata</i> , <i>Festuca frigida</i> , <i>Veronica incana</i> , <i>Carex pediformis</i>	Горнокаштановая	Не опр.
6	хр. Ери-Тайга	51° с.ш., 89° в.д.	Межгорная долина	1740	Горная настоящая степь	Злаково-полынная степь	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i>	Горная темнокаштановая	Сильная
7	Останец Ончаалан	50° с.ш., 95° в.д.	Северный склон	1100	Горная настоящая степь	Злаково-разнотравная	<i>Artemisia frigida</i> , <i>A. gmelinii</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa krylovii</i>	Темнокаштановая	Слабая
8	Улуг-Хемская	51° с.ш., 94° в.д.	Близ оз. Чагытай	1100	Горная каменистая степь	Злаково-разнотравно-полынная	<i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa orientalis</i>	Каштановая маломощная каменистая	Легкая

Таблица 2

Запасы фитомассы и величины продукции в горных травяных экосистемах

Номер экосистемы	Экосистема	Глубина отбора образцов	Фитомасса, т/га					Продукция, т/га в год		
			G_{max}	(D+L)	B	V	G+(D+L)+B+V	ANP	BNP	NPP
1	Тундра-степь	0-20	2,6	1,3	15,0	19,5	38,4	3,6	26,9	28,7
2	Горная настоящая степь	0-20	0,8	0,7	6,1	6,0	13,6	1,3	9,9	11,2
3	Петрофитная настоящая степь	0-20	1,7	1,0	25,5	3,3	31,5	2,4	30,0	32,4
4	Петрофитная настоящая степь	0-20	1,8	0,9	38,3	6,3	47,3	2,5	45,7	48,2
5	Горная настоящая степь	0-20	1,5	5,3	46,8	25,1	78,7	4,5	65,1	69,6
6	Горная настоящая степь	0-20	0,9	2,4	24,4	8,7	36,4	2,3	31,6	33,9
7	Горная настоящая степь	0-20	1,2	0,6	10,2	7,4	19,4	1,6	15,2	16,8
8	Сухая каменистая	0-20	1,1	1,1	8,9	9,0	20,1	1,8	14,6	16,4

Рассмотрим структуру запасов фитомассы на пробной площади, расположенной в долине: величины G_{max} и $(D+L)$ соответствуют запасам надземной фитомассы на горных пастбищах. Удивляют очень низкие запасы мертвых подземных органов в горных настоящих степях хребта Ери-Тайга. Если на хребте Монгун-тайга в тундра-степи отношение B/V равно 0,8, а в горной настоящей степи – 1, то в травяных экосистемах хребта Ери-Тайга оно меняется от 2,7 (долина) до 8,3 на вершине сопки. Чем объяснить столь высокое соотношение между запасами B и V в настоящих степях хребта Ери-Тайга авторы затрудняются.

На высоте около 1000 метров на разных останцах расположены горная настоящая и горная каменистая степи. По запасам всех компонентов фитомассы эти две степи и настоящая степь, расположенная на 1000 метров выше (Монгун-тайга), близки между собой. Приведенного материала недостаточно, чтобы ответить на вопрос: «Действительно ли отличаются настоящие степи хребта Ери-Тайга от всех других горных настоящих степей?».

Надземная продукция в ряду горных степей, находящихся под разным пастбищным прессом, меняется от 1,3 до 2,5 т/га в год, т.е. в два раза. Сухая каменистая степь очень близка по величине ANP к горной настоящей степи, лежащей на той же высоте. Полученных данных недостаточно, чтобы выделить влияние высоты и пастбищной нагрузки на величину надземной продукции. По величине подземной продукции изученные степи распадаются на две группы: с низкой величиной BNP - 10-15 т/га в год и очень высокой – 30-46. Низкая величина продукции отмечена как для высокогорной степи (2200 м над уровнем моря), так и для степей среднегорья (1100 м). Вторую группу представляют степи хребта Ери-Тайга с очень высокой величиной BNP . Причины такой разницы между степями одного типа (настоящие степи) мы не знаем.

Котловинные травяные экосистемы. Приблизительно 2/3 площади травяных экосистем представлено котловинными лугами и степями, причем луга занимают незначительную площадь. Основная часть травяных фитоценозов – это сухие степи. Луга расположены в поймах рек и озер. Степи занимают склоны и днища падей. В таблице 3 представлено описание травяных экосистем, в которых проводили единичные в сезон, а также повторные в течение нескольких лет определения G_{max} , $(D+L)$, B и V . Оценки ANP и BNP , которые рассчитывали по формулам, указанным выше, представлены в таблице 4.

Таблица 3

Котловинные травяные экосистемы (общая характеристика)

Номер экосистемы	Межгорная котловина	Координаты	Местоположение	Тип экосистемы	Растительная ассоциация	Виды-доминанты	Почва	Тип использования
1	2	3	4	5	6	7	8	9
9	Улуг-Хемская	51°с.ш., 94° в.д	Близ озера Чагытай	Заболоченный луг	Осоково-разнотравная	<i>Juncus compressus</i> , <i>Blysmus rufus</i> , <i>Triglochin maritima</i> , <i>Carex disticha</i> , <i>Carex enervis</i>	Аллювиальная, торфянистая	Легкий выпас
10	Улуг-Хемская	51°с.ш., 94° в.д	Близ озера Чагытай	Влажный солонцеватый луг	Разнотравно-осоковая с чиём	<i>Achnatherum splendens</i> , <i>Carex diluta</i> , <i>Hordeum brevisubulatum</i> , <i>Puccinellia tenuiflora</i> , <i>Halerpestes ruthenica</i>	Каштановая солонцеватая	Легкий выпас
11	Улуг-Хемская	51°с.ш., 92° в.д.	Центральная пойма р. Енисей	Пойменный незаливаемый полидоминантный луг	Злаково-разнотравная	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Alopecurus arundinacea</i> , <i>Agrostis gigantea</i> , <i>Calamagrostis epigeios</i> , <i>Poa pratensis</i>	Луговато-каштановая	Заповедан
12	Улуг-Хемская	51°с.ш., 94° в.д	Близ озера Чагытай	Солонцеватый остепненный луг	Разнотравно-злаковая	<i>Achnatherum splendens</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Puccinellia tenuiflora</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Artemisia pontica</i>	Темно-каштановая	
Луговые степи								
13	Турано-Уюкская	51°с.ш., 93° в.д.	Северо-восточный склон Уюкского хребта	Луговая степь	Злаково-разнотравная	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>S. krilovii</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Cirsium setosum</i>	Чернозем обыкновенный	Пастбище с легкой нагрузкой через 10 лет после пала
14	Турано-Уюкская	51°с.ш., 93° в.д.	Подгорная равнина	Луговая степь	Злаково-разнотравная	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Helictotrichon altaicum</i> , <i>Stipa capillata</i> , <i>Phleum phleoides</i>	Чернозем обыкновенный	Легкий выпас
15	Улуг-Хемская	51°с.ш., 94° в.д	Пологий склон останца	Луговая степь	Овсецово-осоково-разнотравная	<i>Helictotrichon desertorum</i> , <i>Stipa krylovii</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Galium verum</i>	Лугово-черноземная	Легкая пастбищная нагрузка
Настоящие степи								
16	Улуг-Хемская	51°с.ш., 94° в.д	Близ озера Чагытай	Настоящая степь	полынно-типчаковая с ковылем	<i>Stipa capillata</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Artemisia frigida</i>	Каштанова щебнистая	Легкий выпас

Продолжение табл.3.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
17	Гувинская	51°с.ш., 93° в.д.	Северо-восточный склон хр. Восточный Тану-Ола	Настоящая степь	Злаково-разнотравная с <i>Caragana pygmaea</i>	<i>Helictotrichon altaicum</i> , <i>Bromopsis inermis</i> , <i>Stipa krylovii</i>	Чернозем южный	Пастбище с легкой нагрузкой через 10 лет после пала
18	Гувинская	51°с.ш., 94° в.д.	Среднегорье	Настоящая степь	Разнотравно-злаковая	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Helictotrichon altaicum</i> , <i>Phleum phleoides</i> , <i>Artemisia frigida</i>	Чернозем южный	Заповедан
19	Гувинская	51°с.ш., 94° в.д.	Пологий склон останца	Настоящая степь	Разнотравно- типчачково-ковыльная	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Artemisia frigida</i>	Темно-каштановая	Умеренный выпас
20	Улуг- Хемская	51°с.ш., 92° в.д.	Окрестности Шагонара	Настоящая степь	Разнотравно- мелкодерновинная	<i>Stipa orientalis</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Carex duriuscula</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla bifurca</i>	Темно-каштановая	Легкий выпас
Сухие степи								
21	Улуг- Хемская	51°с.ш., 93° в.д.	Мелкосопочная равнина	Сухая степь	Злаковая мелкодерновинная	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Agropyron crisatum</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Potentilla acaulis</i>	Каштановая	Пастбище с легкой нагрузкой через 10 лет после пала
22	Центральн о- Гувинская	51°с.ш., 94° в.д.	Близ г. Кызыла, склон невысокой сопки	Сухая степь	Ковыльно-полынная	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Artemisia frigida</i>	Каштановая	Умеренный выпас
23	Гувинская	51°с.ш., 91° в.д.	Днище пади	Сухая степь	Разнотравно- ковыльная	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i> , <i>Carex duriuscula</i>	Каштановая среднемощная суглинистая	Слабый выпас
24	Хемчикс- кая	50°с.ш., 90° в.д.	Нижняя часть склона	Сухая степь	Злаковая	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Leymus chinensis</i>	Каштановая маломощная с защеленной поверхностью	Умеренный выпас
25	Убсунурс- кая	50°с.ш., 95° в.д.	Близ озера Тере- Холь	Сухая степь	Лапчатково-полынно- ковыльная	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Artemisia frigida</i> , <i>Festuca ovina</i>	Каштановая песчаная	Легкий выпас

Продолжение табл.3.

1	2	3	4	5	6	7	8	9
26	Убсу- нурская	50°с.ш., 95° в.д	Близ озера Тере- Холь	Сухая степь	Лапчатково- типчаково-ковыльная	<i>Potentilla acaulis, Festuca valesiaca, Stipa krylovii</i>	Каштановая песчаная	Легкий выпас
27	Убсу- нурская	50°с.ш., 95° в.д	Близ озера Тере- Холь	Сухая степь	Полынно-злаковая с караганой	<i>Artemisia frigida, Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Caragana pygmaea</i>	Каштановая маломощная каменистая	Легкий выпас
28	Улуг- Хемская	51°с.ш., 94° в.д	Близ озера Чагытай	Сухая степь	Полынно-типчаковая	<i>Stipa capillata Festuca valesiaca, Koeleria cristata, Carex duriuscula, Artemisia frigida</i>	Каштановая	Легкий выпас
29	Убсу- нурская	50°с.ш., 95° в.д	Пески Цугер-Элис	Сухая степь	Разнотравно злаковая	<i>Stipa krylovii, Koeleria cristata, Agropyron cristatum, Potentilla acaulis</i>	Каштановая супесчаная среднемощная	Легкий выпас
30	Убсу- нурская	50°с.ш., 95° в.д	Терраса р. Арасканыг	Сухая степь	Полынно-злаковая с караганой	<i>Cleistogenes squarrosa, Stipa krylovii, Artemisia frigida</i>	Каштановая мелко- щебнистая	Сильный выпас
31	Убсу- нурская	50°с.ш., 93° в.д.	Терраса р. Ирбитей 800 м н. у м.	Опустыненная степь	Разнотравно- змеевиковая	<i>Cleistogenes squarrosa, Artemisia frigida, Gypsophila desertorum</i>	Светло-каштановая щебнистая	Сильная
32	Убсу- нурская	50°с.ш., 95° в.д	Окрестности озера Тере-Холь	Опустыненная степь	Нанофитоновая	<i>Stipa glareosa, Cleistogenes squarrosa, Artemisia frigida, Nanophyton erinaceum</i>	Светло-каштановая	Сильный выпас

Запасы фитомассы и величины продукции в котловинных травяных экосистемах

Номер экосистемы	Экосистема	Глубина отбора образцов (см)	Фитомасса, т/га					Продукция, т/га в год		
			G max ?	(D+L)	B	V	G+(D+L)+B+V	ANP	BNP	NPP
9	Заболоченный луг	0-20	2,8	2,3	47,9	104,1	157,1	4,3	108,3	112,6
10	Влажный луг	0-30	2,9	4,8	26,3	29,1	63,1	5,7	44,5	50,2
11	Пойменный луг	0-20	4,3	4,3	10,6	5,5	24,7	7,0	14,6	21,6
12	Остепненный луг	0-20	1,8	3,0	17,3	14,9	37,0	3,6	27,1	30,7
13	Луговая степь	0-40	1,6	2,5	21,9	23,7	49,7	3,1	36,9	40,0
14	Луговая степь	0-40	2,6	4,3	16,7	25,7	49,3	5,1	32,1	37,2
15	Луговая степь	0-20	1,4	2,0	43,9		47,3	2,6	20,4	23,0
16	Настоящая степь	0-40	1,8	3,0	22,3	17,1	44,2	3,6	33,8	37,4
17	Настоящая степь	0-20	1,2	2,0	15,2	21,2	39,6	2,4	28,0	30,4
18	Настоящая степь	0-20	2,3	3,7	15,8	21,4	43,2	4,5	28,8	33,3
19	Настоящая степь	0-20	1,2	2,1	11,3	13,6	28,2	2,4	19,7	22,1
20	Настоящая степь	0-40	1,6	2,6	17,6	15,0	36,8	3,1	27,5	30,6
21	Сухая степь	0-20	0,9	1,3	18,3	26,1	46,6	1,7	34,1	35,8
22	Сухая степь	0-20	0,6	2,0	13,5	17,4	33,5	1,7	24,2	25,9
23	Сухая степь	0-20	1,8	3,2	14,2	17,2	36,4	3,7	24,8	28,5
24	Сухая степь	0-20	0,9	2,3	10,1	15,0	28,3	2,2	19,2	21,4
25	Сухая степь	0-20	1	1,6	11,6	8,1	22,3	1,9	17,1	17,7
26	Сухая степь	0-20	1,3	1,7	6,6	4,9	14,5	2,3	9,9	12,2
27	Сухая степь	0-20	1,4	1,7	5,4	5,1	13,6	2,4	8,7	11,1
28	Сухая степь	0-40	1,6	2,6	17,0	15,5	36,7	3,1	27,0	30,1
29	Сухая степь	0-20	0,8	1,7	10,5	5,4	18,4	1,8	14,5	16,3
30	Сухая степь	0-20	1,4	1,4	5,4	5,2	16,0	2,3	8,7	11,0
31	Горная опустыненная степь	0-10	0,7	0,5	3,3	4,0	8,5	1,0	5,8	6,8
32	Опустыненная степь	0-20	0,6	1,2	3,5	7,4	12,7	1,4	8,4	9,8

Заболоченный луг расположен на кромке озера, в связи с чем почва постоянно и хорошо увлажнена. Запас зеленой фитомассы приближается к 3 тоннам на гектар и характерен для увлажненных лугов. Оцененный запас живых корней составляет 48 т/га, что превышает на 30% соответствующий запас в болоте, расположенном на берегу озера в Барабе (Титлянова, 1977).

Слишком высокий запас живых подземных органов заставляет думать, что значительная их часть представлена структурно сохранившимися, но не функционирующими корнями и корневищами трав. Запас мертвых подземных органов превышает 100 т/га. Ясно, что отобранные пробы подземной фитомассы представляют собой смесь живых, мертвых корней и корневищ с торфом.

Влажный солонцеватый луг, в травостое которого выделяется чий, характеризуется средним для влажных лугов запасом зеленой фитомассы и высокими запасами мертвой надземной, а также живой и мертвой подземной фитомассы. По запасам всех компонентов данный луг стоит в ряду увлажненных лугов Сибири (Титлянова, и др., 1996).

Пойменный незаливаемый полидоминантный луг выделяется из ряда лугов высокими запасами надземной и пониженными запасами подземной фитомассы. Данный луг находится в наиболее благоприятных условиях: не заливается, хорошо увлажняется и не подвергается пастбищной нагрузке в течение последних 10 лет.

Солонцеватый остепненный луг по величине запасов, как надземной, так и подземной фитомассы лежит в ряду остепненных лугов Западной Сибири (Титлянова, 1977).

Самая высокая надземная продукция среди лугов, достигающая 7 т/га в год, принадлежит пойменному незаливаемому лугу. Она уменьшается до 6 в фитоценозе влажного луга и минимальна (4 т/га в год) в остепненном лугу. Мы не сравниваем продукцию отмеченных трех лугов с продукцией заболоченного луга, поскольку последний находится под постоянным воздействием озера. Подземная продукция, в отличие от надземной, меняется, на первый взгляд, незакономерно. Она максимальна (45 т/га в год) во влажном и минимальна (15 т/га в год) в пойменном лугу. Низкая величина подземной продукции последнего луга связана с его высокой надземной продукцией. Интенсивность биотического круговорота (запасы и продукция), регулируется не количеством углерода, поступающего в зеленый лист, а количеством азота, поступающего из почвы в надземную часть растений. Концентрация азота в листьях в два-три раза выше, чем в живых корнях (Титлянова, 1979), следовательно, зеленая фитомасса в два-три раза «дороже» корневой. В связи с данным типом фитохимии увеличение надземной продукции часто приводит к снижению подземной, что мы и наблюдаем в данном случае.

К сожалению, в статье каждый тип луговой экосистемы характеризуется лишь одним фитоценозом, что понятно, т.к. травяной покров котловин Тувы представлен в основном степями. В ряду исследованных экосистем указаны всего три луговых степи, в связи с тем, что данный тип фитоценозов занимает в Туве небольшие пространства. Отметим, что G_{max} может изменяться от 1,4 до 2,6 т/га, почти в два раза. Высокий запас живых корней отмечен для экосистемы, восстанавливающейся в течение 10 лет после пала.

Настоящие степи исследовали в трех различных котловинах на пологих склонах гор, они получают дополнительное увлажнение за счет стекающих вод. Запасы G_{max} изменяются от 1,2 до 2,3 т/га, $(D+L)$ – от 2,0 до 3,7. Превышение запасов мертвой надземной фитомассы над живой указывает на замедленную минерализацию органического вещества подстилки. Масса живых подземных органов может меняться в два раза (11,3–22,3 т/га), мертвых – в 1,5 (13,6–22,4 т/га). Масса живых корней превышает зеленую фитомассу в 11 раз, и это отношение может меняться от 7 до 13. Различное отношение B/G_{max} определяется разными факторами: видовым составом травостоя, пастбищной нагрузкой, временем отбора образцов, погодными условиями и т.д., следовательно, нет постоянного отношения B/G_{max} и по запасу зеленой фитомассы нельзя даже приблизительно оценить запас живых подземных органов. Масса мертвой подземной фитомассы несколько больше, чем живой, что указывает на замедленность разложения подземной мортмассы. Замедление минерализации по отношению к приросту уже отмечалось для надземной фитомассы.

Сухие степи наиболее распространенные экосистемы в котловинной части Тувы. Практически во всех степях производится выпас животных. Пастбищная нагрузка переменна и чаще всего неизвестна. В зависимости от интенсивности выпаса оценки максимального запаса зеленой фитомассы различаются в три раза (0,6–1,8 т/га). Запасы мертвых надземных органов растений варьируют от 1,3 до 3,2 т/га. Как и в настоящих степях, запас мертвой надземной фитомассы превышает запас живой. Масса живых подземных органов растений изменяется от 5 до 18 т/га, т.е. почти в 4 раза и составляет в среднем 11,3 т/га. Масса мертвой подземной фитомассы лежит в пределах 5–26 т/га, составляя в среднем 12 т/га. В некоторых случаях запас мертвой подземной фитомассы превышает запас живой.

Рассматривая материал по запасам растительного вещества в целом, отметим, что каждый из компонентов в ряду подобных степей варьирует в несколько раз: запас живых корней больше G_{max} обычно в 7-13 раз. Данный факт говорит о том, что, несмотря на различный видовой состав

фитоценоза, основная масса фотосинтетатов поступает из листьев в корни. Это обстоятельство указывает на то, что основным фактор, определяющий рост растений в степях Тувы – почвенная влага.

Второй вывод, следующий из рассмотренного материала, заключается в том, что скорость минерализации подземной мортмассы меньше скорости ее образования, хотя эти различия не столь значительны, этот факт также указывает на недостаток влаги в почве.

В луговых степях надземная продукция может достигать 5 т/га в год. Величина ANP в настоящих степях несколько ниже, чем в луговых, ее максимальное значение — 4,5 т/га в год. Максимальная величина ANP в сухих степях оценивается в 3,7 т/га в год, минимальная величина – 1,7. Отметим, что во всех типах степей максимальная величина ANP превышает минимальную в два раза. Найденное соотношение не связано ни с одинаковым месторасположением степей, ни с одинаковой пастбищной нагрузкой, ни с годом исследования. Следовательно, существует определенная природная закономерность, определяющая величину надземной продукции для определенного вида сообщества.

Подземная продукция в луговых степях меняется от 20 до 37 т/га в год, т.е. почти в два раза. Величина BNP в настоящих степях варьирует не так сильно – от 20 до 34 т/га в год. В ряду сухих степей изменение BNP лежит в пределах от 9 до 34 т/га в год. Изменение величины BNP в сухих степях шире, чем в луговых и настоящих, отношение максимального значения BNP к минимальному составляет 3,8. Следовательно, подземная продукция в сухих степях варьирует гораздо сильнее, чем надземная, что вероятно связано с большими различиями в свойствах почв, которые в рассмотренных сухих степях меняются от каштановой среднемошной суглинистой до каштановой маломощной каменистой.

Проанализируем средние значения показателей биотического круговорота для всех типов степей (табл. 5). Существует закономерное изменение запасов зеленой и мертвой надземной фитомассы в ряду от самых увлажненных степей к самым сухим. Величина G_{max} в 2,7, а $(D+L)$ в 3,2 раза меньше в опустыненных степях по сравнению с луговыми. Та же тенденция уменьшения от луговых степей к опустыненным наблюдается и для запасов живых и мертвых подземных органов растений. В сухих степях по сравнению с луговыми G_{max} меньше в 1,6 раза, B - в 1,8 и V - в 1,9. Наиболее устойчивой величиной по отношению к засухе является запас зеленой фитомассы.

Разница между сухими и опустыненными степями проявляется резко: при опустынении запас G_{max} уменьшается в 1,7 раза, $(D+L)$ - в 2,3, B - в 3,3 и V - в 2,1. При уменьшении осадков происходит снижение запасов G , что вероятно связано с изменением видового состава травостоя: *Stipa krylovii* меняется на *Stipa glareosa*, имеющего низкую надземную фитомассу. Большое участие в травостое опустыненных степей принимает *Nanophyton erinaceum* с низкой зеленой фитомассой. В наибольшей степени от увлажнения зависит запас живых подземных органов растений, в меньшей – запас мертвых, несмотря на то, что с уменьшением увлажнения скорость минерализации замедляется.

Таблица 5

Средние величины запасов фитомассы (т/га) и продукции (т/га в год) в котловинных степях Тувы

Тип экосистемы	n	G_{max}	$(D+L)$	B	V	ANP	BNP	NPP
Луговые степи	3	1,9	2,9	19,3	24,7	3,6	30,8	34,4
Настоящие степи	5	1,3	2,4	14,7	16,6	2,6	25,1	27,7
Сухие степи	10	1,2	2,1	11,3	12,0	2,1	17,1	19,2
Опустыненные степи	2	0,7	0,9	3,4	5,7	1,2	7,1	8,3

Примечание: n- число исследованных экосистем

Анализируя все показатели продуктивности в ряду степей от луговых к опустыненным отметим, что надземная фитомасса и продукция меняются значительно меньше, чем подземная. Данное обстоятельство указывает на сохранение растениями запаса фотосинтезирующей фитомассы и ее продукции.

Существуют некоторые индексы, характеризующие различные стороны продукционного процесса, к ним относятся: NPP/G_{max} , BNP/NPP , BNP/B , ANP/G_{max} . Первый индекс характеризует интенсивность работы зеленой фитомассы, второй — долю фотосинтетатов, переходящих из надземной фитомассы в подземную, третий — оборачиваемость живой фитомассы подземных органов, четвертый — оборачиваемость зеленой фитомассы (табл. 6).

Индексы, характеризующие продуктивность травяных экосистем

Тип экосистемы	NPP/G_{max} год ⁻¹	BNP/NPP	BNP/B год ⁻¹	ANP/G_{max} год ⁻¹
Луговые степи	18	0,9	1,5	1,9
Настоящие степи	21	0,9	1,7	2,0
Сухие степи	16	0,9	1,7	1,8
Опустыненные степи	12	0,9	2,0	1,7

Величина первого индекса указывает на очень высокую интенсивность работы фотосинтезирующего аппарата. От настоящей степи к опустыненной величина индекса уменьшается почти в два раза, что может объясняться двумя причинами: снижением интенсивности фотосинтеза или увеличением дыхания живых органов растений.

Во всех типах степей доля подземной продукции от общей составляет 90%, что указывает на высокую степень регуляции распределения фотосинтетатов между надземными и подземными органами растений в процессе их роста.

Как показывает величина индекса BNP/B , существует определенное соотношение между подземной продукцией и запасом живых подземных органов, указывающее на число оборотов массы живых подземных органов за год. В луговых степях прирост корней за один год превышает в 1,5 раза их среднюю массу, количество оборотов увеличивается от луговой степи к опустыненной, где оно равно 2. Скорость обновления живых подземных органов увеличивается от луговых степей к опустыненным, где за год запас B обновляется дважды. Данное утверждение не означает, что обновляются все корни и корневища; крупные подземные органы могут существовать в течение многих лет, обновляются лишь мелкие корешки, которые могут отмирать и нарастать два-три раза за сезон. Еще раз подчеркнем, что данная величина BNP/B говорит не об обновлении структуры подземных органов, а только о массе.

Для надземной фитомассы отношение прироста (ANP) к максимальному запасу зеленой фитомассы с увеличением аридности уменьшается от 2 до 1,7. Судя по индексам скорость обновления живой надземной и подземной фитомассы практически одинакова, хотя запас B превышает G_{max} в 5-10 раз.

Сохранение запаса живых подземных органов, как в жаркое засушливое лето, так и в холодную зиму, когда почва промерзает, является залогом выживания травяной экосистемы в любых климатических условиях.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Изучена продуктивность горных и котловинных травяных экосистем Тувы (31 экосистема), показаны влияние местоположения и пастбищной нагрузки на величины запасов и продукции надземной и подземной фитомассы.

Горные степи резко отличаются друг от друга, как запасами, так и величинами ANP и BNP . Эти различия связаны не столько с высотой расположения экосистем, сколько с геолого-геофизическими параметрами рассмотренных горных хребтов. Полученных данных (8 экосистем) недостаточно для выявления влияния высоты на запасы фитомассы и ее продукцию.

Рассмотрен ряд котловинных степей: от луговых до опустыненных. Все показатели продукционного процесса резко отличаются как в группе настоящих, так и сухих степей. Максимумы и минимумы всех показателей продуктивности варьируют в два раза. Группа сухих степей представлена экосистемами, в которых все показатели продуктивности в разных степях отличаются в 2,5-3,5 раза.

Несмотря на большую вариабельность показателей в одной и той же группе степей, существует явная разница между луговыми, настоящими, сухими и опустыненными. От луговых к опустыненным степям G_{max} уменьшается в 2,5 раза, B - в 6, ANP - в 3, BNP - в 4. Таким образом разница между типами степей больше, чем в степях одного типа.

Предложена система индексов, характеризующих функционирование травянистой растительности. Величина индекса NPP/G_{max} характеризует интенсивность работы фотосинтезирующего аппарата растений; величина индекса BNP/NPP указывает на степень регуляции распределения фотосинтетатов между надземными и подземными органами растений в процессе их роста; величина индекса BNP/B указывает на число оборотов массы живых подземных органов за год.

Показаны: высокая интенсивность работы фотосинтезирующего аппарата; во всех типах степей доля подземной продукции одинакова и составляет 90%; количество оборотов живой подземной фитомассы увеличивается от луговой степи к опустыненной; с увеличением аридности прирост зеленой фитомассы, отнесенный к ее запасу, незначительно уменьшается.

ФИНАСОВАЯ ПОДДЕРЖКА

Работа выполнена по государственному заданию ИПА СО РАН при финансовой поддержке Министерства науки и высшего образования Российской Федерации.

ЛИТЕРАТУРА

1. Базилевич Н.И. *Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии*. М.: Наука, 1993. 294 с.
2. *Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности* / Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А. и др. Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1988. 134 с.
3. Вернадский В.И. *Биосфера и ноосфера*. М.: Наука, 1989. 261 с.
4. Вернадский В.И. *Химическое строение биосферы Земли и ее окружения*. М., 1965. 374 с.
5. [ДОКЛАД о состоянии и использовании земель в Республике Тыва в 2019 году \(Управление Федеральной службы государственной регистрации, кадастра и картографии по Республике Тыва\)](#). Кызыл, 2020. 112 с.
6. Костюк В.И. [Влияние циклических вариаций солнечной активности на урожайность и качество многолетних трав в условиях кольского севера // Международный научный журнал «Инновационная наука» 2016. №4. Часть 5. С. 25-28.](#)
7. Кудряшова С.Я., Миронычева-Токарева Н.П., Курбатская С.С., Курбатская С.Г., Самдан А.М., Монгуш А.М., Чумбаев А.С. *Структура растительного вещества и запасы фракций фитомассы и мортмассы тундрово-степных экосистем горного массива Монгун-Тайга // "Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона": Матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. (Кызыл, 1-4 октября 2015) Кызыл: ТувГУ РИО, 2015. С. 55-58.*
8. Курбатская С.Г., Курбатская С.С., Кудряшова С.Я., Миронычева-Токарева Н.П., Самдан А.М., Чумбаев А.С., Чаш М.Г. *Почвы и продуктивность ландшафтов северо-восточных предгорий массива Монгун-Тайга // "Биоразнообразие и сохранение генофонда флоры, фауны и народонаселения Центрально-Азиатского региона": Матер. IV Междунар. науч.-практ. конф. (Кызыл, 1-4 октября 2015) Кызыл: ТувГУ РИО, 2015. С. 153-156.*
9. Курбатская С.Г., Миронычева-Токарева Н.П., Курбатская С.С., Кудряшова С.Я., Чумбаев А.С. *Биологическая продуктивность тундрово-степных экосистем северного макросклона горного массива Монгун-Тайга // Төв Азийн экосистем: судалгаа, хамгаалал, зохистой ашиглалт: "УВС НУУР" Олон улсын ээлжит XIV симп. (3-5 авг. 2018 г., Улангом, Монголия). Улан баатар, 2018. С. 99-102.*
10. Курбатская С.С., Монгуш Ч.О., Кужугет С.К. *Мониторинг динамики продуктивности и запаса растительного вещества песчаного массива Цугер-Элисс Убсунурской котловины Тувы // Природа заповедника "Убсу-Нурская котловина". Красноярск, 2009. Вып. 1. С. 96-104.*
11. Кыргыз Ч.О., Самбуу А.Д., Титлянова А.А. *Сухие и опустыненные степи Тувы // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности / Титлянова А.А., Базилевич Н.И. Снытко В.А. и др. 2-е издание, исправленное и дополненное. Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018. С.77-84. doi: [10.31251/978-5-600-02350-5](https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5)*
12. Ляпунов А.А., Титлянова А.А. *Системный подход к изучению обменных процессов в биогеоценозе // Бот. журнал, 1974. Т. 59. №8. С.1081-1092.*
13. *Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Н.И. Базилевич, А.А. Титлянова, В.В. Смирнов, Л.Е. Родин, Н.Т. Нечаева, Ф.И. Левин. М.: Мысль, 1978. 182 с.*
14. Миронычева-Токарева Н.П., Курбатская С.С., Самбуу А.Д., Демдирел А. *Восстановление распаханых степей на каштановых почвах Убсунурской котловины // Почвы Сибири: генезис, география, экология и рациональное использование. Материалы научной конференции, посвященной 100-летию выдающегося организатора почвенной науки Р. В. Ковалева (Новосибирск, 1-4 декабря, 2017). / М.И. Дергачева (отв.ред.) Новосибирск, 2007. С. 112-114.*
15. Намзалов Б.Б. *Степи Тувы и Юго-Восточного Алтая*. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2015. 294 с.
16. Носин В.А. *Почвы Тувы*. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 342 с.
17. Самбуу А.Д. *Основные черты и закономерности высотно-поясного распределения степной растительности хребта Восточный Танну-Ола Тувы // Почвы и растительный мир горных территорий. М., 2009. С. 265-267.*
18. [Самбуу А.Д., Хомушку Н.Г. Чистая первичная продукция восстанавливающихся сухих степей Тувы // Успехи современного естествознания. 2010. № 1. С. 159.](#)
19. Самбыла Ч.Н. *Изучение содоминирующих и сопутствующих видов в запасе надземной фитомассы сообществ гумидных высокогорий Алтае-Саянской горной области // Известия высших учебных заведений. Северо-Кавказский регион. Естественные науки. 2017. № 4-1 (196-1). С. 82-86. doi: [10.23683/0321-3005-2017-4-1-82-86](https://doi.org/10.23683/0321-3005-2017-4-1-82-86).*

20. Самбыла Ч.Н. *Структура фитомассы в связи с крутизной склонов в основных фитоценозах высокогорий Тувы* // Естественные и технические науки. 2016. № 10. С. 18–20.
21. Самбыла Ч.Н. Зависимость надземной фитомассы от живого компонента в разных типах сообществ аридных высокогорий Алтае-Саянской горной области// *Sciences of Europe*. 2017. Vol. 1. No. 19 (19). P. 14–21.
22. Титлянова А.А. *Биологический круговорот азота и зольных элементов в травяных биогеоценозах*. Новосибирск: Наука. 1979. 149 с.
23. Титлянова А.А. *Биологический круговорот углерода в травяных биогеоценозах*. Новосибирск: Наука. Сиб.отд-ние, 1977. 219 с.
24. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П. *Корни, как компонент биоты почв Сибири в травяных экосистемах* // Почвоведение. 1994. №12. С.43-50.
25. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. *Подземные органы растений в травяных экосистемах*. Новосибирск: Наука. Сибирская издательская фирма РАН, 1996. 128 с.
26. Титлянова А.А., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П., Косых Н.П., Кыргыз Ч.С., Самбуу А.Д. *Продуктивность степей* // Степи Центральной Азии. Новосибирск: Новосибирское отделение издательства «Наука», 2002. С. 95–173.
27. Титлянова А.А., Романова И.П. *Причины устойчивости степных экосистем* // Устойчивое развитие малых народов Центральной Азии и степные экосистемы. Тр. V Убсунур. Междунар. симпозиума. Кызыл-Москва: Слово, 1997. С. 16–19.
28. Титлянова А.А., Романова И.П., Миронычева-Токарева Н.П. *Структура растительного вещества степей Убсунурской котловины* // Глобальный мониторинг и Убсу-Нурская котловина Тувы. Тр. IV Междунар. симпозиум. М: Интеллект, 1996. С. 15–19.
29. Титлянова А.А., Самбуу А.Д. *Сукцессии в травяных экосистемах*. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2016. 191 с.
30. Титлянова А.А., Френч Н.Р., Шатохина Н.Г. *Антропогенная трансформация травяных экосистем умеренной зоны. Часть 1.* // Изв. СО АН СССР. Серия биологич. 1983. №10. Вып.2. С. 9-21.
31. Титлянова А.А., Шибарева С.В., Самбуу А.Д. Травяные и лесные подстилки в горной степи и лесостепи Тувы // *Сиб. экол. журн.* 2004. Т.11. № 3. С. 425–432.
32. Чистяков К.В., Ганюшкин Д.А., Москаленко И.Г. и др. *Горный массив Монгун-Тайга*. СПб.: «Арт-Экспресс», 2012. 310 с.
33. Шульгин И.А. *Растение и Солнце*. Л.: Гидрометеиздат, 1973. 252 с.

Поступила в редакцию 04.09.2020; принята 11.11.2020

Опубликована 15.12.2020

Сведения об авторах:

Титлянова Аргента Антониновна – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории биогеоценологии ФГБУН Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия); argenta@issa-siberia.ru

Косых Наталья Павловна – кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории биогеоценологии ФГБУН Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия); kosykh@issa-siberia.ru

Курбатская Светлана Суруновна — доктор географических наук, главный научный сотрудник; ГБУ РТ «Тувинский научный центр» (Кызыл, Респ. Тыва); lanakurbatskaya@mail.ru

Кыргыз Чайзу Суван-Ооловна – кандидат биологических наук, генеральный директор Автономной некоммерческой организации "Армия Ирбиса по сохранению редких и исчезающих видов животных" (Кызыл, Респ. Тыва); chaizu@rambler.ru

Миронычева-Токарева Нина Петровна – кандидат биологических наук, зав. лаборатории биогеоценологии ФГБУН Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия); mirtok@issa-siberia.ru

Романова Ирина Петровна – кандидат биологических наук, доцент кафедры фундаментальной медицины и гигиены, Медико-психолого-социального института Хакасского государственного университета (Абакан, Хакасия); romirapet@mail.ru

Самбуу Анна Доржуевна – доктор биологических наук, профессор, ведущий научный сотрудник Тувинского института комплексного освоения природных ресурсов СО РАН, (Кызыл, Респ. Тыва); sambuu@mail.ru

Шибарева Светлана Васильевна – кандидат биологических наук, научный сотрудник лаборатории биогеоценологии ФГБУН Института почвоведения и агрохимии СО РАН (Новосибирск, Россия); shibareva@issa-siberia.ru

Авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи



Статья доступна по лицензии [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)

PRODUCTIVITY OF GRASSLAND ECOSYSTEMS IN THE TYVA REPUBLIC, RUSSIA

© 2020 A.A. Titlyanova¹ , N.P. Kosykh¹ , S.S. Kurbatskaya², Ch.S. Kyrgys³,
N.P. Mironycheva-Tokareva¹ , I.P. Romanova⁴ , A.D. Sambuu⁵ , S.V. Shibareva¹

Address: ¹Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia. E-mail: argenta@issa-siberia.ru

²SBI RT «Tuva Scientific Center», Tyva Republic, Kyzyl, Russia. E-mail: ana.kurbatskaya@mail.ru

³NCO "Irbis Army for preservation of rare and endangered animal species", Tyva Republic, Kyzyl, Russia. E-mail: chaizu@rambler.ru

⁴Khakassia State University, Khakassia Republic. E-mail: romirapet@mail.ru

⁵Tuva Institute for Exploration of Natural Resources of the Siberian Branch of the RAS, Kyzyl, Tyva Republic, Russia. E-mail: sambuu@mail.ru

The aim of the study. The aim of the study was to estimate biological productivity of Tyva grasslands.

Location and time of the study. The living and dead above- and belowground phytomass, as well as net primary production, were estimated in the montane ecosystems and depressions of the Tyva Republic, Russia.

Methodology. Field and laboratory studies of the biological production by grasslands were conducted using botanical, geobotanical and ecological methods.

Main results. In the montane ecosystems the aboveground phytomass production was shown to range from 1.3 to 3.6 Mg ha⁻¹ yr⁻¹, whereas the belowground production was evaluated as ranging 10-65 Mg ha⁻¹ yr⁻¹. The belowground production was found to vary widely, being associated with location of mountain ridges, slope geomorphology and grazing, but no association was found with the altitude. In depressions the average green phytomass stock changed from 0.7 to 1.9 Mg ha⁻¹, living belowground phytomass varied 3.4 to 19.3 Mg ha⁻¹. From the meadow steppes to the deserted ones the living above- and belowground stocks decreased 2.7 and 5.7 fold, respectively, whereas the above- and belowground production was estimated to decrease 3 and 4 times, respectively. Several indices to characterize the growth and development, hence the productivity, of herbaceous plants was proposed. The values of the indices calculated for the Tyva grasslands suggested high photosynthetic activity: all studied steppes had the same share of belowground production in the total ecosystem production, i.e. 90%. The turnover rate of the living belowground phytomass was estimated to increase from meadow steppes to the deserted ones, whereas green phytomass increment, as related to its stock, slightly decreased.

Conclusions. The living belowground phytomass stock was found to exceed the green phytomass stock by 5-8 times, both in montane ecosystems and depressions. Preservation of living belowground organs during hot dry summers and cold winters, when soil freezes through, is apparently indispensable for grassland survival under any climatic conditions.

Key words: Tyva; phytomass productivity; net primary production; phytomass stock aboveground production; belowground production; grasslands

How to cite: Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Kyrgys Ch.S., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P., Sambuu A.D., Shibareva S.V. Productivity of grassland ecosystems in the Tyva Republic, Russia // *The Journal of Soils and Environment*. 2020. 3(2). e110. doi: [10.31251/pos.v3i2.110](https://doi.org/10.31251/pos.v3i2.110) (in Russian with the English abstract).

REFERENCES

1. Bazilevich N.I. *Biological productivity of ecosystems in Northern Eurasia*. Moscow: Nauka Publ., 1993. 294 p.
2. *Biological productivity of herbal ecosystems. Geographic patterns and ecological features* / Titlyanova A.A., Bazilevich N.I., Snytko V.A. and others. Novosibirsk: Nauka Publ., Siberian Branch, 1988. 134 p. (in Russian)
3. Vernadsky V.I. *Biosphere and Noosphere*. Moscow: Nauka Publ., 1989. 261 p. (in Russian)
4. Vernadsky V.I. *The chemical structure of the Earth's biosphere and its environment*. Moscow: Nauka Publ., 1965. 374 p. (in Russian)
5. *REPORT on the state and use of land in the Republic of Tyva in 2019* (Office of the Federal Service for State Registration, Cadastre and Cartography in the Republic of Tyva). Kyzyl, 2020. 112 p. (in Russian)
6. Kostyuk V.I. Influence of cyclical variations in solar activity on the yield and quality of perennial grasses in the Kola north, *International scientific journal "Innovative Science"*, 2016, No. 4, part 5, p. 25-28. (in Russian)
7. Kudryashova S.Ya., Mironycheva-Tokareva N.P., Kurbatskaya S.S., Kurbatskaya S.G., Samdan A.M., Mongush A.M., Chumbaev A.S. *The structure of plant matter and reserves of phytomass fractions and mortmass of tundra-steppe ecosystems of the Mongun-Taiga mountain massif* In book: Biodiversity and preservation of the gene

- pool of flora, fauna and population of the Central Asian region: Proc. of the IV Int. Sci.-Pract. Conf. (Kyzyl, 10-14 October, 2015). Kyzyl: Publishing House of TuvGU RIO, 2015, p. 55-58 (in Russian)
8. Kurbatskaya S.G., Kurbatskaya S.S., Kudryashova S.Ya., Mironycheva-Tokareva N.P., Samdan A.M., Chumbaev A.S., Chash M.G. *Soils and productivity of landscapes of the northeastern foothills of the Mongun-Taiga massif* In book: Biodiversity and preservation of the gene pool of flora, fauna and population of the Central Asian region: Proc. of the IV Int. Sci.-Pract. Conf. (Kyzyl, 10-14 October, 2015). Kyzyl: Publishing House of TuvGU RIO, 2015, p. 153-156. (in Russian)
 9. Kurbatskaya S.G., Mironycheva-Tokareva N.P., Kurbatskaya S.S., Kudryashova S.Ya., Chumbaev A.S. *Biological productivity of the tundra-steppe ecosystems of the northern macroslope of the Mongun-Taiga mountain massif* In book: Tuv Aziin ecosystems: sudalгаа, khamgaalal, zohistoy ashiglalt: "UVS NUUR" Olon ulsyn eelzhit XIV Symp. (Ulangom, Mongolia, 3-5 August, 2018). Ulan baatar, 2018, p. 99-102. (in Russian)
 10. Kurbatskaya S.S., Mongush Ch.O., Kuzhuget S.K. *Monitoring of the dynamics of productivity and stock of plant matter in the sandy massif of the Tsuger-Eliss of the Ubsunur Basin of Tuva* In book: Nature of the Ubsunur Basin. Krasnoyarsk, 2009. Issue. 1, p. 96-104. (in Russian)
 11. Kyrgys Ch.O., Sambuu A.D., Titlyanova A.A. *Dry and deserted steppes of Tuva* In book: Biological productivity of grass ecosystems. Geographic patterns and ecological features / Titlyanova A.A., Bazilevich N.I. Snytko V.A. et al. 2nd edition, revised and enlarged. Novosibirsk: ISSA SB RAS, 2018, p.77-84. doi: [10.31251 / 978-5-600-02350-5](https://doi.org/10.31251/978-5-600-02350-5) (in Russian)
 12. Lyapunov A.A., Titlyanova A.A. Systematic approach to the study of exchange processes in biogeocoenosis, *Botanicheskii Zhurnal*, 1974, Vol. 59, No8, p.1081-1092. (in Russian)
 13. Methods of studying biological circulation in various natural zones / N.I. Bazilevich, A.A. Titlyanova, V.V. Smirnov, L.E. Rodin, N.T. Nechaeva, F.I. Levin. Moscow: Mysl' Publ., 1978. 182 p. (in Russian)
 14. Mironycheva-Tokareva N.P., Kurbatskaya S.S., Sambuu A.D., Demdirel A. *Restoration of plowed steppes on the chestnut soils of the Ubsunur depression* // Soils of Siberia: genesis, geography, ecology and rational use. Materials of the Sci. Conf. dedicated to the 100th anniversary of the outstanding organizer of Soil Science R.V. Kovalev (Novosibirsk, 01-04 December, 2017). / M.I. Dergacheva (ed.) Novosibirsk: ISSA SB RAS, 2007, p. 112-114. (in Russian)
 15. Namzalov B.B. *Steppes of Tuva and South-Eastern Altai*. Novosibirsk: Academic Publishing House "Geo", 2015, 294 p. (in Russian)
 16. Nosin V.A. *Soils of Tuva*. Moscow: Publishing house of the Academy of Sciences of the USSR, 1963, 342 p. (in Russian)
 17. Sambuu A.D. *The main features and patterns of the altitudinal-zonal distribution of the steppe vegetation of the Eastern Tannu-Ola ridge of Tuva* In book: Soils and flora of mountain territories. Moscow, 2009, p. 265-267. (in Russian)
 18. Sambuu A.D., Khomushku N.G. *Pure primary production of the regenerating dry steppes of Tuva*, *Advances in current natural sciences*, 2010, No. 1, p. 159. (in Russian)
 19. Sambyla Ch.N. Study of co-dominating and associated species in the volume of above-ground phytomass of humid alpine communities (a case study of the Altai-Sayan mountain region), *Bulletin of Higher Education Institutes. North Caucasus Region. Natural Sciences*, 2017, No. 4-1 (196-1), p. 82-86. doi: [10.23683 / 0321-3005-2017-4-1-82-86](https://doi.org/10.23683/0321-3005-2017-4-1-82-86). (in Russian)
 20. Sambyla Ch.N. Phytomass structure in connection with the steepness of slopes in the main phytocenoses of the Tuva highlands, *Natural and technical sciences*, 2016, No. 10, p. 18-20. (in Russian)
 21. Sambyla Ch. N. Characteristics of high-level phytomass from a living component in various types communities of the Altai-Sayan mountain area arid highlands, *Sciences of Europe. Praha, Czech Republic*, 2017, Vol. 1, No. 19 (19), p. 14-21. (in Russian)
 22. Titlyanova A.A. *Biological cycle of nitrogen and ash elements in grass biogeocenoses*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1979, 149 p. (in Russian)
 23. Titlyanova A.A. *Biological carbon cycle in grass biocenoses*. Novosibirsk: Nauka Publ., 1977, 218 p. (in Russian)
 24. Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P. *Roots as soils biota component in Siberian grassland ecosystems*, *Pochvovedenie*, 1994, No.12, p.43-50. (in Russian)
 25. Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P. *Below ground organs of plants in grassland ecosystems*. Novosibirsk: Science. Siberian Publishing Company RAS, 1996.128 p. (in Russian)
 26. Titlyanova A.A., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P., Kosykh N.P., Kyrgys Ch.S., Sambuu A.D. *Productivity of the steppes* In book: Steppes of Central Asia. Novosibirsk: Novosibirsk branch of the Publishing House "Nauka", 2002, p. 95-173. (in Russian)
 27. Titlyanova A.A., Romanova I.P. *Reasons for the stability of steppe ecosystems* In book: Sustainable development of small peoples of Central Asia and steppe ecosystems. Proc. of the V Ubsunur. Int. Symp. Kyzyl-Moscow: «Slovo» Publ., 1997, p. 16-19. (in Russian)
 28. Titlyanova A.A., Romanova I.P., Mironycheva-Tokareva N.P. *The structure of plant matter in the steppes of the Ubsunur Basin* In book: Global Monitoring and the Ubsunur Basin of Tuva. Proc. of the IV Int. Sym. Moscow: «Intellect» Publ., 1996, p. 15-19. (in Russian)

29. Titlyanova A.A., Sambuu A.D. *Succession in grasslands*. Novosibirsk: Publishing house SO RAN, 2016, 191 p. (in Russian)
30. Titlyanova A.A., French N.R., Shatokhina N.G. Anthropogenic transformation of grassland ecosystems in the temperate zone. Report 1, *Bulletin of the Siberian branch of the USSR Academy of Sciences. Series of Biological Sciences*, 1983, No. 10, Issue 2, p. 9-21. (in Russian)
31. Titlyanova A.A., Shibareva S.V., Sambuu A.D. Grass and forest litter in the mountain forest-steppe of Tuva *Sibirskij ekologicheskij zhurnal*, 2004, Vol. 11, No. 3, p. 425–432. (in Russian)
32. Chistyakov K.V., Ganyushkin D.A., Moskalenko I.G. and others. *Mountain range Mongun-Taiga*. Sankt-Peterburg: «Art-Express» Publ., 2012 310 p. (in Russian)
33. Shulgin I.A. *Plant and Sun*. Leningrad: Gidrometeoizdat Publ., 1973. 252 p. (in Russian)

Received 04 September 2020

Accepted 11 November 2020

Published 15 December 2020

About the authors:

Titlyanova Argenta A. – Doctor of Biological Sciences, Professor, Principal Researcher of the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); argenta@issa-siberia.ru

Kosykh Natalia P. – Candidate of Biological Sciences, Professor, Senior Researcher of the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); kosykh@issa-siberia.ru

Kurbatskaya Svetlana S. — Doctor of Geographical Sciences, Principal Researcher; State Budgetary Institution of the Republic of Tyva "Tuva Scientific Center" (Kyzyl, The Republic of Tyva, Russia); lanakurbatskaya@mail.ru

Kyrgys Chaisu S. – Candidate of Biological Sciences, General Director of the Autonomous Non-Commercial Organization “Irbis Army for preservation of rare and endangered animal species” (Kyzyl, The Republic of Tyva, Russia); chaizu@rambler.ru

Mironycheva-Tokareva Nina P. – Candidate of Biological Sciences, Head of the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); mirtok@issa-siberia.ru

Romanova Irina P. – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor of the Chair of Fundamental Medicine and Hygiene in the Medico-psychologico-social Institute of the Khakassia State University (Abakan, The Republic of Khakassia, Russia); romirapet@mail.ru

Sambuu Anna D. – Doctor of Biological Sciences, Professor, Leading Researcher of the Tuva Institute for Exploration of Natural Resources of the Siberian Branch of the RAS (Kyzyl, The Republic of Tyva, Russia); sambuu@mail.ru

Shibareva Svetlana V. – Candidate of Biological Sciences, Researcher of the Laboratory of Biogeocenology in the Institute of Soil Science and Agrochemistry of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russia); shibareva@issa-siberia.ru

The authors read and approved the final manuscript



The article is available under [Creative Commons Attribution 4.0 License](https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/)