

УДК 631.4574.4

ИЗМЕНЕНИЕ ЧИСТОЙ ПЕРВИЧНОЙ ПРОДУКЦИИ И ВОССТАНОВЛЕНИЕ ЗАПАСОВ УГЛЕРОДА В ПОЧВАХ ЗАЛЕЖЕЙ

© 2022 г. А. А. Титлянова^а, *, С. В. Шибарева^а^аИнститут почвоведения и агрохимии СО РАН, пр-т акад. Лаврентьева, 8/2, Новосибирск, 630090 Россия

*e-mail: atitlyanova@mail.ru

Поступила в редакцию 19.07.2021 г.

После доработки 01.11.2021 г.

Принята к публикации 26.11.2021 г.

В ходе залежной сукцессии на черноземе обыкновенном и каштановой почве Тывы определены изменения видового состава фитоценоза, общего запаса фитомассы, ее структуры и величины чистой первичной продукции. Установлено, что в первую очередь восстанавливаются видовой состав фитоценоза и запасы почвенного органического вещества, характерные для зональных целинных почв. Наиболее медленно формируется структура подземной части растительного вещества. Первая стадия сукцессии характеризуется высокими запасами надземной и низкими запасами подземной фитомассы. В ходе сукцессии величина надземной фитомассы уменьшается, подземной — увеличивается. Общий запас растительного вещества за период сукцессии (4–17 лет) возрастает на черноземе обыкновенном в 2 раза, на каштановой почве в 3 раза, при этом запасы не достигают зонального уровня. Чистая первичная продукция за этот период увеличивается на черноземе обыкновенном в 1.5, на каштановой почве — в 2.5 раза. Величина чистой первичной продукции зональных степей больше почти в 2 раза. Рассчитана суммарная чистая первичная продукция, выраженная в углероде, за 17 лет сукцессии, которая составляет в луговой степи 67 т С/га, в сухой — 49 т С/га. Суммарная продукция распределяется следующим образом: ее доля, пошедшая на образование надземной и подземной фитомассы, одинакова в обоих фитоценозах, в то время как доля продукции, перешедшая в гумус, в каштановой почве больше в 2 раза. Эмиссия CO₂ в обоих случаях составляет 70–75%.

Ключевые слова: структура растительного вещества, запасы почвенного органического вещества, сукцессия на залежах, Naplic Chernozems (Loamic), Naplic Kastanozems (Chromic)

DOI: 10.31857/S0032180X2204013X

ВВЕДЕНИЕ

Известно, что существует связь между чистой первичной продукцией экосистемы (NPP), почвенным дыханием, запасами органического вещества в почве (SOM) и восстановлением этих запасов в ходе залежных сукцессий [5, 12, 21, 28]. Наличие связи между величиной NPP и запасами SOM в почве определяется тем, что почвенное органическое вещество создается при разложении мертвой фитомассы. Тем не менее, прямой связи между NPP и запасами SOM не установлено, поскольку на гумусообразование оказывают влияние атмосферные осадки, характер промерзания почвы, температура воздуха и почвы, положение в рельефе и другие факторы. В целом связь между величиной NPP и количеством SOM прослеживается при сопоставлении средних величин чистой первичной продукции экосистем и запасов органического вещества в почвах зональных экосистем или биомов (табл. 1).

От северной тайги к южной чистая первичная продукция увеличивается в среднем в 1.9 раза, а

запасы SOM — в 1.8 раза. Следовательно, увеличение чистой первичной продукции таежных лесов и запасов гумуса в почве происходит в одинаковой степени.

При движении от южной тайги к лиственным лесам, расположенным на серых и темно-серых почвах, NPP увеличивается лишь в 1.2 раза, а запас SOM — в 3 раза. Более активное накопление SOM в лиственных лесах связано в основном с изменением химического состава растительных остатков, обогащенных азотом и минеральными элементами.

Смена древесной растительности на травянистую приводит к повышению чистой первичной продукции экосистем и изменению условий гумификации. В травяных экосистемах основная масса живых органов растений и мертвых растительных остатков сосредоточена в почве. Подземная продукция превышает надземную в 3–7 раз. Гумификация происходит в нижнем слое подстилки и в самой почве. Продукты гумификации остаются на месте образования.

Чистая первичная продукция луговых степей в 3.7 раза больше продукции южной тайги, запасы SOM – в 5.7 раза. Гидротермические условия лесостепной зоны благоприятствуют накоплению SOM и его длительному сохранению в почве.

Переход от луговой степи к опустыненной сопровождается уменьшением величины продукции от 37 до 9 т/(га год) и запасов SOM от 390 до 75 т С/га. Как видим, от луговых степей к опустыненным величины чистой первичной продукции и запасов SOM уменьшаются почти с одинаковой скоростью. Следовательно, запасы SOM в почве зависят не столько от климатических условий определенного биома, сколько от величины чистой первичной продукции фитоценоза данного биома и доли продукции, переходящей в SOM, то есть от коэффициента гумификации.

При оценке коэффициента гумификации в полевых условиях невозможно установить его истинной величины, так как в почве одновременно идут два процесса: образование SOM и его минерализация, сопровождаемая эмиссией CO₂. Чем дальше почва от стационарного состояния, тем больше определяемый коэффициент гумификации, поскольку интенсивность образования SOM выше скорости его минерализации. При приближении к стационарному состоянию это различие уменьшается. В зрелой почве количество почвенного органического вещества флуктуирует, но в среднем не меняется, и его новообразование равно его минерализации.

В экспериментальных условиях с помощью метода меченых атомов можно оценить новообразование гумуса. Однако вопрос о коэффициенте гумификации остается открытым, так как часть меченого углерода будет поступать в органические соединения, строящие клетки почвенной биоты.

Поскольку термин “коэффициент гумификации” закрепился в научной литературе, будем его использовать. Для оценки гумификации применяют несколько методов. Широко используется оценка гумификации растительной массы при разложении лесной подстилки. В экосистемах южной тайги в полевом эксперименте изучалось разложение лесных подстилок в 25-летних чистых культурах кедра, сосны, лиственницы, ели, осины и березы [3]. В качестве почвенного субстрата использовали малогумусный опесчаненный суглинок ($C_{\text{гумуса}} = 0.38\%$). На суглинок в течение трех лет укладывали известное количество опада текущего года. Увеличение запаса С в слое 0–2 см почвы принимали за меру гумификации лесных подстилок. Рассчитывали коэффициенты гумификации фитодетрита для различных древесных пород: кедр – 2.1, сосна – 2.0, лиственница – 1.6, ель – 1.5, осина – 4.7, береза – 1.5%.

Таблица 1. Чистая первичная продукция (т/(га год)) и запасы углерода в почвах (т С/га, слой почвы 0–100 см) в экосистемах основных природных зон европейской части России

Тип экосистемы	NPP	Запас углерода в почвах
Северная тайга	5.1	35
Средняя тайга	6.4	40
Южная тайга	9.8	70
Широколиственные леса	12.3	200
Луговая степь	37.0	390
Настоящая степь	18.2	140
Сухая степь	11.2	90
Опустыненная степь	9.1	75

Примечание. Запасы SOM по [17], NPP (строки 1, 2, 3, 4) по [1], 5 – [2], 6 – [11], 7 – [9], 8 – [23].

В последующие 2 года из вносимого опада убрали крупные древесные остатки. В их отсутствии величина гумификации подстилки оказалась значительно больше: для хвойных видов от 5 до 9%, лиственных 11–18% от массы разлагающегося фитодетрита. Следовательно, в зависимости от условий оценка искомой величины может меняться в 3–4 раза.

Годичный цикл углерода исследовали в средней тайге Красноярского края в разновозрастных зеленомошных сосняках (почва – подзол глеевый) [22]. За меру гумификации принимали изменение концентрации углерода гуминовых кислот в растительных остатках, произошедшее за год. Как показали авторы, интенсивность гумификации увеличивается в лесах до 90-летнего возраста и уменьшается в перестойном сосняке. Соответственно, гумификация, выраженная в процентах от чистой первичной продукции, увеличивается с возрастом леса от 2 до 6% и уменьшается в перестойных лесах до 2.5%.

Итак, разные авторы под руководством Э.Ф. Ведровой, работавшие вдоль Енисейского меридиана в лесах разного возраста с помощью разнообразных методов установили, что коэффициент гумификации растительного материала, образующегося за год, меняется от 1.5 до 18%. Однако большинство оценок лежит около 5%, что с некоторой долей вероятности можно считать приближенной оценкой коэффициента гумификации в лесных экосистемах.

Обычно в природных условиях определяют коэффициент гумификации по накоплению в почве SOM. Данный процесс хорошо выражен в почвах, ранее потерявших гумус. Прежде всего, такими являются используемые долгое время пахотные почвы. Потери гумуса в постагрогенных почвах могут составлять 10–20% от исходного [19].

Таблица 2. Характеристика нераспаханных участков зональных степей

Местность	Координаты	Годовая сумма осадков, мм	Среднегого-летняя температура, °С		Степь	Почва	Запас $C_{орг}$ в слое 0–20 см, т С/га	Число видов растений на 500 м ²
			января	июля				
Турано-Уюкская котловина	52° N, 94° E	350–400	–30	18	Луговая	Обыкновенный чернозем, <i>Haplic Chernozem (Loamic)</i>	53	68
Центрально-Тувинская котловина	51° N, 90° E	250–350	–33.7	19.6	Сухая	Каштановая среднемошная суглинистая, <i>Haplic Kastanozem (Chromic, Loamic)</i>	24	32

Примечание. Методанные по: <http://www.pogodaiklimat.ru/history/36307.htm>.

В 90-е годы прошлого столетия в Российской Федерации произошло резкое сокращение сельскохозяйственных площадей в результате системного кризиса, охватившего страну. По оценкам разных специалистов, общая площадь пахотных угодий, выведенных из сельскохозяйственного использования в 1990–2005 гг., варьирует от 11 до 32 млн га [7, 14].

Залежные земли проходят длительную стадию восстановления, вначале зарастают травами и кустарниками, а на последних стадиях сукцессии в лесной зоне лесом. В залежах в результате постоянного поступления растительной массы на и в почву происходит новообразование гумусовых веществ. Накопление углерода оценивают по разности его запасов в залежах различного возраста и в современных обрабатываемых почвах.

Накопление почвенного органического вещества в ходе постагрогенной сукцессии, идущей от пашни через луговую стадию к ельнику-черничнику, изучали Рыжова с соавт. [15]. Луговая стадия сукцессии длилась 7 лет. За эти годы запасы углерода в почвенном органическом веществе увеличились в слое почвы 0–50 см на 7 т С/га. На седьмой год запасы углерода в надземной и подземной фитомассе составляли 1.3 и 4.2 т С/га. Используя оценки запасов, можно рассчитать величины надземной (ANP) и подземной (BNP) продукции, по уравнениям, приведенным в справочнике [13]. Рассчитанные величины составляют: ANP = 2.3, BNP = 3.5, NPP = 5.8 т С/(га год). При такой ежегодной продукции травостой за 7 лет произвел 40.6 т С/га. Следовательно, доля углерода, перешедшего из продукции фитомассы в почвенное органическое вещество, составила около 17%.

Приведенный материал показывает, что коэффициент гумификации является очень вариabельной величиной, которая зависит как от природных условий, так и от метода его оценки. В

большинстве работ, посвященных накоплению С в почве, отсутствуют данные о его источнике, то есть о чистой первичной продукции экосистемы.

Принимая во внимание связь между величиной чистой первичной продукции фитоценоза и количеством SOM, в исследованиях степных экосистем поставлены следующие задачи: изучить формирование фитоценоза в ходе залежной сукцессии, оценить чистую первичную продукцию изучаемых экосистем, оценить накопление углерода в почве и определить коэффициент гумификации, выяснить распределение (за 17 лет) суммарной чистой первичной продукции между фитомассой, накоплением почвенного органического вещества и эмиссией CO₂ из почвы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Исследования проводили в Республике Тыва в двух межгорных котловинах. Для оценки накопления растительного и почвенного органического вещества в ходе залежной сукцессии выбрали залежи в луговой и сухой степях. На участках залежей ранее возделывали пшеницу, ее посев прекращен в 1994 г. Невдалеке от залежей находятся коренные нераспаханные степи (табл. 2).

Полное описание видового состава сообществ с выделением доминантов проводили весовым методом в период максимального развития травостоя (июль) на 4, 7, 11 и 17-й годы сукцессии (1997, 2000, 2004, 2010 гг. соответственно). В эти годы на каждом выбранном участке залежи случайным образом закладывали 10 пробных площадок (50 × 50 см). Надземную фитомассу срезали на уровне почвы, собирали подстилку. Ветошь отбирали от зеленой фитомассы и последнюю разбирали по видам растений. Подстилку отмывали от почвы на ситах.

В центре каждой площадки специальным пробоотборником из слоев 0–10 и 10–20 см отбирали

почвенные монолиты объемом 1 дм³. Монолиты размывали путем декантации, содержащийся в них растительный материал оставался на сите 0.5 мм.

Всю надземную и подземную фитомассу высушивали в течение 24 ч при 80°C и взвешивали. Подземные органы растений разделяли на живую и мертвую части, исходя из того, что живые корни более эластичны и не ломаются при скручивании или легком растяжении. Кроме того, активно растут, живые корни светлее, имеют тургор и покрыты корневыми волосками.

В результате выделили 5 фракций запаса растительной массы (т С/га): зеленую фитомассу (G_{\max}), ветошь (D), подстилку (L), живые подземные органы растений (B), мертвые подземные органы (V). Содержание углерода приняли равным 42% для зеленой фитомассы, 37% для ветоши и подстилки и 40% для подземных органов растений [10].

Оценку величины надземной чистой продукции (ANP) и подземной чистой продукции (BNP) (т С/(га год)) проводили по следующим регрессионным уравнениям [13]:

$$\text{ANP} = 1.108G + 0.53(D + L), \quad (1)$$

$$\text{BNP} = 1.108B + 0.53V. \quad (2)$$

Определение углерода в почве проводили биохроматным методом на 4- и 17-й годы сукцессии. Пользуясь данными о величинах надземной и подземной продукции за первый, четвертый, седьмой, одиннадцатый и семнадцатый годы строили кусочно-линейную функцию, графиком которой является ломаная кривая с вершинами в экспериментальных временных точках. Продукция для первого года залежи приблизительно равна 1.1 т С/га. Пользуясь данной кривой, графически оценили величины продукции за те годы, когда ее определение не производили, а также суммарную продукцию за 17 лет исследования.

Эмиссию CO₂ из почвы за счет минерализации фитомассы, созданной в ходе продукционного процесса за 17 лет, обозначили буквой E.

$$E = \text{NPP} - \text{PM} - S,$$

где NPP – чистая первичная продукция, созданная фитоценозом за 17 лет, PM – растительное вещество ($G + D + L + B + V$), накопившееся к 17-му году сукцессионного процесса, S – количество углерода, перешедшее в почву за 17 лет исследования. Все величины выражены в углероде.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В ходе восстановительной сукцессии на залежах изменяется количество видов растений, которое за 13 лет увеличилось на черноземе обыкновенном с 19 до 62, на каштановой почве с 12 до 29.

Типы сменяющихся ассоциаций и растительные доминанты приведены в табл. 3 [20, 21].

В луговой степи на 4-й год самовосстановления залежи травостой представлен группировкой из одно- и двулетних полыней и сорных видов. На 7-й год основным доминантом становится злак *Elytrigia repens*. Доминант зональной луговой степи *Bromopsis inermis* появляется на этой стадии лишь единично. На 11-й год сукцессии главным доминантом становится *Bromopsis inermis*. Появляются типичные дерновинные злаки: *Leymus chinensis* и *Stipa capitata*. В 17-летнем сообществе доминируют злаки и осока (*Carex pediformis*), характерные для зональной луговой степи. Сообщество 17-го года сукцессии близко по видовой структуре к терминальному, фитоценоз залежи на 96% сложен видами луговой степи.

В сухой степи на 4-й год сукцессии залежь была покрыта низкорослыми полынями. На 7-й год в травостое преобладал вид *Elytrigia repens*. Остальные доминанты принадлежали к разнотравью. На следующей стадии развития (11 лет) общее количество видов снизилось, полностью исчезли однолетние и двулетние формы. В составе доминантов больше не отмечался *Elytrigia repens*, появлялись типичные степные злаки: *Stipa krylovii* и *Koeleria cristata*. Семнадцатилетняя залежь – это засоренный вариант сухой степи. Отметим, что травостой 17-летней залежи по своему видовому составу ближе к терминальной стадии в сухой степи по сравнению с луговой.

Изучение накопления углерода в зависимости от возраста залежи проводили на участках как в луговой, так и сухой степи (табл. 4). В залежах на обыкновенном черноземе запас зеленой фитомассы максимален на 4-й год сукцессии, когда растительный покров был представлен рудеральными видами, характеризующимися большой надземной фитомассой.

Запас живых подземных органов в первые 11 лет сукцессии очень низок. Увеличение их массы происходит только на 17-й год, когда основными доминантами становятся *Bromopsis inermis* и *Carex pediformis*, имеющие разветвленную систему корней и корневищ. Тем не менее этот запас (B) составляет только 40% от соответствующего показателя на целине.

Запас подземной мортмассы резко увеличивается на 17-й год, но составляет 35% от аналогичного запаса на целине, хотя на 17-й год травостой на 96% сложен видами целинной степи.

Ход изменения запасов фракций фитомассы различен в надземной и подземной сферах сообщества. Запасы G, D и L уменьшаются в ходе сукцессии, запасы B и V увеличиваются. Структура запасов растительного вещества еще очень далека от терминального уровня, характерного для целинной степи.

Таблица 3. Характеристика стадий сукцессий на залежах (Республика Тыва, 1994–2010)

Возраст залежи, год	Ассоциация	Количество видов на 500 м ²	Доминанты
Обыкновенный чернозем			
4	Разнотравно-полынная	19	<i>Artemisia</i> sp., <i>Atriplex fera</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Chenopodium album</i>
7	Разнотравно-пырейная	43	<i>Elytrigia repens</i> , <i>Heteropappus altaicus</i> , <i>Convolvulus arvensis</i> , <i>Atriplex fera</i>
11	Разнотравно-вострещово-костровая	53	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Elytrigia repens</i> , <i>Leymus chinensis</i>
17	Злаково-осоково-разнотравная	62	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Stipa capillata</i>
Зональная луговая степь	Злаково-разнотравная	70–75	<i>Bromopsis inermis</i> , <i>Carex pediformis</i> , <i>Cirsium setosum</i> , <i>Stipa capillata</i>
Каштановая почва			
4	Полынная, мелкобурьянистая	12	<i>Artemisia</i> sp.
7	Пырейно-разнотравная	35	<i>Elytrigia repens</i> , <i>Potentilla bifurca</i> , <i>Heteropappus altaicus</i> , <i>Atriplex fera</i>
11	Разнотравно-злаковая	27	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Heteropappus altaicus</i> , <i>Potentilla acaulis</i>
17	Разнотравно-ковыльная	29	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Potentilla acaulis</i> , <i>Festuca valesiaca</i>
Зональная сухая степь	Разнотравно-ковыльная	20–25	<i>Stipa krylovii</i> , <i>Festuca valesiaca</i> , <i>Koeleria cristata</i> , <i>Cleistogenes squarrosa</i>

Существует отличие в накоплении растительной массы в ходе сукцессии на залежах между экосистемами луговой и сухой степи. В случае залежи на каштановой почве запас зеленой фитомассы уже на 4-й год соответствует запасу в целинной степи. При этом накопление (D + L) происходит медленно, и на 17-й год запас несколько меньше, чем в целинной степи. Накопление массы живых подземных органов происходит равномерно, и на 17-й год достигает 50% от запаса в целинной почве. Запас мертвых подземных органов увеличивается медленнее, и на 17-й год составляет лишь 30% от запаса на целине.

Сукцессионные изменения надземной и подземной фитомассы в двух сравниваемых видах степей различны. В луговой степи все фракции надземной фитомассы в течение сукцессии уменьшают свои запасы, тогда как в сухой степи величина G_{\max} постоянна. Скорость увеличения запасов живых подземных органов выше в сухой степи, мертвых подземных органов — почти одинакова. В целом наблюдения показали, что в ходе сукцессии видовая структура фитоценоза формируется быстрее, чем структура запасов растительной массы.

Следовательно, видовой состав фитоценоза, уже характерный для природной степи, не отра-

жает зрелость экосистемы, поскольку ее стационарное состояние достигается только тогда, когда и видовая структура, и структура запасов растительного вещества не меняются, испытывая во времени лишь флуктуационные отклонения.

Уменьшение запасов зеленой фитомассы от рудеральной стадии к промежуточной в ходе сукцессии на залежах отмечалось ранее для луговой степи [6]. В то же время для луговой степи установлено, что запас живых подземных органов достигает зонального уровня на 8-й год сукцессии, а запас мертвой подземной фитомассы — на 38-й [6].

В наших наблюдениях показано, что запас мертвых подземных органов растений на 7-й год сукцессии составляет 2% в луговой и 5% в сухой степи, что совпадает с данными Карелина с соавт. [6]. Однако наши результаты по запасам живых подземных органов растений противоречат данным цитируемой статьи.

Накопление надземной и подземной фитомассы изучалось также в ходе сукцессии на залежах на лёссовых породах в Китае в течение 30 лет [27]. Запасы зеленой фитомассы менялись в этом случае за период наблюдений от 0.7 до 1.7 т С/га, составляя в среднем 1.2 т С/га. Запасы мертвой надземной фитомассы и общие запасы живых и мертвых подземных органов растений монотонно

Таблица 4. Изменение запасов фитомассы (т С/га), почвенного углерода (т С/га) и чистой первичной продукции (т С/(га год)) в ходе сукцессии на залежах

Показатель	Длительность сукцессии, лет				
	4	7	11	17	целина
Луговая степь на обыкновенном черноземе					
Запас углерода, G_{\max}	2.5	1.9	1.4	1.6	1.1
Запас углерода, (D + L)	1.9	1.5	1.3	1.2	1.5
Запас углерода, B	0.2	0.3	0.6	2.8	6.7
Запас углерода, V	0.1	0.2	0.8	3.5	10.1
Суммарный запас углерода во всех компонентах растительной массы	4.7	3.9	4.1	9.1	19.4
Запас углерода в слое почвы 0–20 см	47	–	–	53	54
ANP	3.8	3.0	2.2	2.4	2.1
BNP	0.3	0.4	1.1	5.0	8.7
NPP	4.1	3.4	3.3	7.4	10.8
Сухая степь на каштановой почве					
Запас углерода, G_{\max}	0.9	0.8	0.9	0.9	0.9
Запас углерода, (D + L)	0.5	0.5	0.6	0.7	0.8
Запас углерода, B	0.2	0.6	1.9	2.2	4.2
Запас углерода, V	0.2	0.4	1.4	2.4	8.0
Суммарный запас углерода во всех компонентах растительной массы	1.8	2.3	4.8	6.2	13.9
Запас углерода в слое почвы 0–20 см	14	–	–	23	24
ANP	1.3	1.2	1.3	1.4	1.4
BNP	0.3	0.9	2.9	3.7	8.9
NPP	1.6	2.1	4.2	5.1	10.3

росли, достигнув через 30 лет 2.8 и 7.2 т С/га соответственно.

Темпы накопления растительной массы в фитоценозах на лёссовой почве в Китае оказались близки к скорости накопления оцениваемых компонентов фитомассы на каштановой почве Тывы. Однако запасы всех фракций фитомассы меньше в обсуждаемом исследовании по сравнению с нашими данными. Следовательно, процессы накопления растительного вещества в травяных постагрогенных экосистемах в Китае и Тыве качественно подобны, но в последнем случае протекают быстрее.

За период сукцессии на обыкновенном черноземе запас углерода в слое почвы 0–20 см увеличился от 47 до 53 т С/га, то есть почти достиг содержания С в почве целинной луговой степи. Приведенный материал показывает, что восстановление SOM в ходе сукцессии на залежах происходит на начальных стадиях процесса, в основном, за счет высокой продукции надземной фитомассы.

В ходе сукцессии на каштановой почве запас углерода в слое 0–20 см увеличивается и достигает к 17-му году 23 т С/га, что составляет 95% запаса

С в целинной сухой степи. Как показано, темп накопления С в почвах заброшенных земель зависит от типа фитоценоза, в частности от запасов надземной и подземной фитомассы [24–26, 29, 31].

В работе [27] оценивалось накопление SOM в ходе постагрогенной сукцессии. До того, как пашня была заброшена, на ней культивировали кукурузу и вносили большое количество удобрений в форме мочевины и овечьего навоза. В связи с высоким обогащением исходной почвы органическими удобрениями, в процессе их минерализации запасы С уменьшались в течение 8 лет от 83 до 72 т С/га, а затем увеличивались, достигнув к 30-ти годам 130 т С/га.

В течение залежной сукцессии на типичном черноземе (Русская равнина) накопление углерода в почве за 8 лет составило 20 т С/га, за 38 лет – 64 и за 66 лет – 72 т С/га. По отношению к запасу SOM в целинном черноземе луговой степи содержание SOM на 66-й год сукцессии оказалось равным 91% [6].

В ходе залежной сукцессии на обыкновенном черноземе малогумусном (Ростовская область) количество С на начало сукцессии в слое почвы 0–20 см составило 43.3 т С/га [8]. Через 5 лет за-

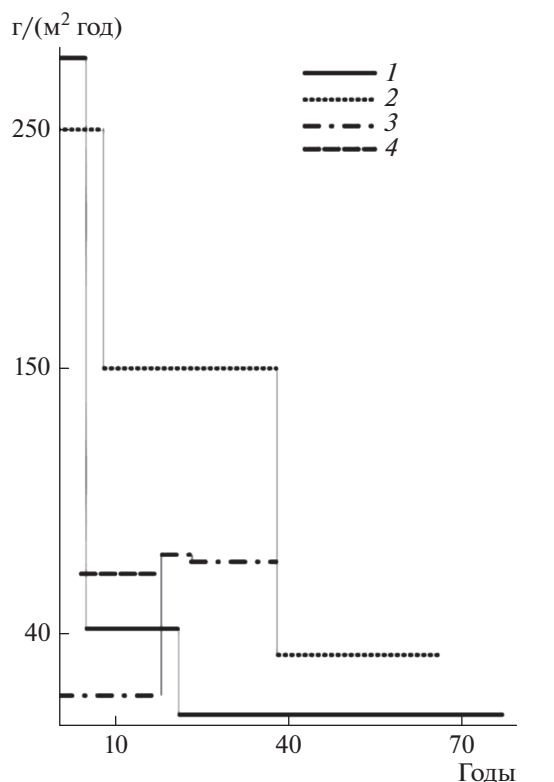


Рис. 1. Скорости накопления С в различных почвах в ходе постагрогенной сукцессии: 1 — чернозем обыкновенный маломощный (Ростовская область) (Haplic Chernozems (Loamic), WBR 2015), 2 — чернозем типичный (Курская область) (Haplic Chernozems (Loamic, Pachic), WBR 2015), 3 — серая (Московская область) (Retic Greyzemic Phaeozems (Loamic), WRB 2015), 4 — каштановая (Республика Тыва) (Haplic Kastanozems (Chromic), WRB 2015).

пасы С возросли до 57.2, к 21-му году — до 63.8 и к 77-му году сукцессии достигли 66.5 т С/га. За период наблюдений (77 лет) запасы SOM увеличились на 23.2 т С/га, что составляет 35% от запаса С в целинном черноземе.

Наблюдения за ходом постагрогенного накопления SOM проводили в Московской области на сеяном некосимом [30] и самозарастающем [28] лугах, на серых почвах. На сеяном лугу количество SOM в почве возросло за 24 года сукцессии от 27.7 (пар) до 34.8 т С/га, то есть всего на 20%. В ходе самозарастания за 29 лет количество С в почве увеличилось от 28.8 до 44.0 т С/га, то есть на 35%.

Величина накопления С в почве зависит от чистой первичной продукции фитоценоза, характера его антропогенного использования, свойств почвы и времени накопления SOM. Рассмотрим наиболее общий показатель — среднюю скорость накопления SOM, равную $(X_2 - X_1)/t$, где X_1 и X_2 — запасы SOM на момент времени t_1 и t_2 , t — время накопления.

Проанализируем скорость накопления органического вещества в залежных почвах (г С/(м² год)) и его динамику. Проиллюстрируем изменение скоростей накопления С в почвах четырьмя примерами (рис. 1): самозарастающий луг на серой почве (Московская область), луговая степь на черноземе типичном (Курская область), настоящая степь на черноземе обыкновенном малогумусном (Ростовская область) и сухая степь на каштановой почве (Республика Тыва).

Общей формы изменения содержания С в рассматриваемых экосистемах не наблюдается. Наибольшая скорость накопления С на начальных этапах характерна для настоящей степи, наименьшая — для луга. На последующих этапах вплоть до 66 года наблюдений скорость накопления С наибольшая в типичном черноземе под луговой степью. Форма кривой накопления в серой почве демонстрирует небольшую скорость в первые годы сукцессии, ее увеличение на 9-й год и сохранение в течение последующих 20 лет. В интервале 5–20 лет скорость накопления SOM в каштановой почве (сухая степь, Тыва) больше, чем в обыкновенном малогумусном черноземе и несколько меньше, чем в серой почве.

Единый характер изменения скорости накопления SOM в постагрогенных почвах подтверждается изменением накопления С в лёссовых почвах Китая в ходе 30-летней сукцессии [27].

В целом данные о скоростях накопления SOM противоречивы. Так, для серой почвы оценки скорости накопления гумуса за 15 лет меняются от 32 до 134 г С/(м² год) [7, 28], для типичного чернозема от 175 до 200 [6], для маломощного чернозема от 43 до 120 [7, 8], для каштановой почвы от 64 до 66 г С/(м² год) [7]. Разница в скоростях накопления SOM может быть и очень большой (серая почва), и ничтожной (каштановая почва). По-видимому, такие различия в скоростях связаны с разной продуктивностью экосистем одного и того же типа, но расположенных в различных географических областях и на разных поверхностях. В европейской части России чистая первичная продукция, выраженная в сухом веществе, суходольных лугов изменяется от 9 до 31 т/(га год), луговых степей от 15 до 48, настоящих степей от 7 до 41 и сухих степей от 3 до 24 т/(га год) [13].

Изменение величины продукции может быть связано не только с местоположением экосистемы, но и со стадией или характером восстановительной сукцессии (залежной, пастбищной, пирогенной). В Тыве на черноземе обыкновенном величина надземной продукции увеличивается и на 11-й год достигает величины продукции целинной луговой степи, в то время как подземная продукция от начала сукцессии монотонно возрастает, но к 17-му году составляет 40% от подземной продукции целинной луговой степи. В су-

хих степях Тывы на каштановой почве величина NPP в зависимости от пастбищной нагрузки (1 голова/10 га—1 голова/0.5 га) отличается в 2.5 раза, при пирогенной сукцессии в зависимости от года восстановления (2-й—6-й год) в 1.7 раза.

В регионах с различными гидротермическими условиями и разными почвами восстановление запасов растительного вещества и скорости продукционного процесса могут значительно отличаться.

Определение запасов фитомассы и ее продукции проводили в Московской области на самозрастающем лугу на серых почвах под пастбищной нагрузкой [28]. Показано, что после прекращения вспашки на 4-й год сукцессии ANP = 2.7, BNP = 3.0 т С/(га год). В дальнейшем, вплоть до 28-го года сукцессии, величины надземной и подземной продукции незначительно колебались около средних уровней.

В этой местности величины ANP и BNP на сеянном суходольном лугу, находящемся в заповедном режиме, оказались равны 2.3 и 3.7 т С/(га год) [4]. Приведенные величины надземной и подземной продукции являются низкими. В Московской области на дерново-подзолистых почвах ANP и BNP заповедного суходольного луга могут достигать 4.4 и 4.2 т С/(га в год) [16].

Величины продукции восстанавливающихся лугов в Московской области резко отличаются от полученных результатов по послепахотному восстановлению степей в Тыве. В аридной зоне скорость восстановления запасов подземных органов растений и их продукции происходит очень медленно.

С течением времени меняется распределение чистой первичной продукции между компонентами экосистемы. Чем продолжительнее сукцессия, тем большее количество углерода возвращается в атмосферу. Величины суммарной чистой первичной продукции за 17 лет восстановительной сукцессии в Тыве представлены в табл. 5.

Созданная за 17 лет чистая первичная продукция луговой степи превышает продукцию залежи в сухой степи в 1.4 раза. Величины суммарной подземной продукции травостоев залежей больше надземной в луговой степи в 1.4 раза, в сухой степи — в 1.9 раза. Эти результаты позволяют предположить, что восстановление запасов С в почве сухой степи происходит, в основном, за счет подземной продукции.

В каждой экосистеме одновременно идут следующие процессы: создание живой фитомассы, ее закрепление в компонентах фитоценоза и выделение CO₂ в процессе минерализации мертвой фитомассы. В ходе сукцессии на залежах некоторая часть продукции остается во вновь образующейся фитомассе и в лабильном органическом веществе почвы. Запасы надземной фитомассы в

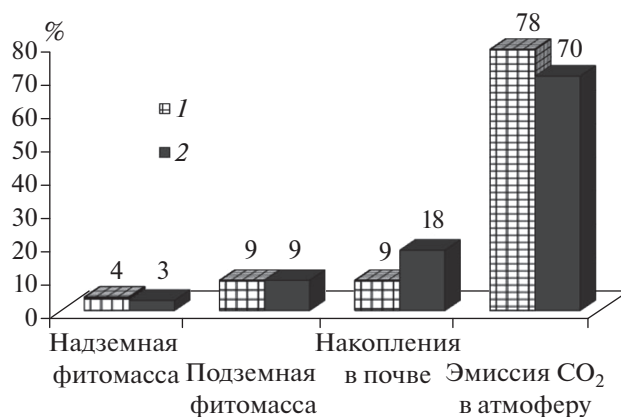


Рис. 2. Распределение углерода суммарной чистой первичной продукции в 17-летних послепахотных экосистемах луговой (1) и сухой степей (2).

степных экосистемах постепенно восстанавливаются, и значительная часть продукции минерализуется. В почве происходит закрепление углерода, как в подземных органах растений, так и в новых лабильных органических веществах почвы.

Зная суммарную продукцию, образовавшуюся за 17 лет сукцессии, можно оценить ее распределение между основными резервуарами и потоками в экосистеме, выраженными в углероде (рис. 2).

Небольшая часть суммарной продукции закрепляется в надземной фитомассе и неизвестная часть — в почве при минерализации и гумификации подстилки. Часть продукции фиксируется в подземных органах растений, другая часть подземной продукции идет на образование новых порций почвенного органического вещества. В результате процессов гумификации как подстилки, так и мертвой подземной фитомассы, запас почвенного органического вещества увеличивается и достигает за 17 лет сукцессии практически зональных значений. Как показано на рис. 2, от суммарной величины чистой первичной продукции на создание фитомассы тратится не более 15%, на создание почвенного органического вещества, в зависимости от типа почвы, 10–20%. Основная часть (70–80%) минерализуется до CO₂ и поступает в атмосферу. С течением времени доля продукции, идущая на восстановление

Таблица 5. Суммарная чистая первичная продукция, образовавшаяся в ходе сукцессии на залежах за 17 лет наблюдений, т С/га

Продукция	Луговая степь	Сухая степь
ANP	28	17
BNP	39	32
NPP	67	49

запасов фитомассы и почвенного органического вещества, будет уменьшаться, эмиссия в атмосферу – возрастать.

Представленные данные позволяют рассчитать коэффициент гумификации, то есть долю чистой первичной продукции, идущей на образование гумуса. Коэффициент гумификации, рассчитанный для 17 лет сукцессии в луговой степи Тывы, составил 9%, в сухой степи – 18%. Одновременное изучение величин надземной и подземной продукции и накопления углерода в грунте было проведено в ходе сукцессии зарастания отвалов каменноугольной промышленности в лесостепной зоне Красноярского края. Показано, что суммарная продукция (NPP) за 5 лет зарастания составила 18.5 т С/га. В грунте накопилось почвенное органическое вещество в количестве 2.3 т С/га. Рассчитанный коэффициент гумификации составляет 12% [21].

Коэффициент гумификации, найденный исходя из данных Карелина с соавт. [6] и величины чистой первичной продукции, оцененной для луговой степи Курской области 8 т С/га в год, составляет около 4%.

Исследования разных авторов показывают, что коэффициент гумификации меняется со временем, уменьшаясь в большинстве случаев от начала сукцессии к ее заключительной стадии. Иногда на промежуточных стадиях сукцессии он больше, чем в начальной стадии. Так, в ходе постагрогенной сукцессии на серой почве коэффициент гумификации в первые 4 года составлял 2%, в последующие 4 года сукцессии 14%, а через 20 лет 12% [28].

С течением залежной сукцессии в травяных экосистемах коэффициент гумификации колеблется снижается в различных регионах и почвах по-разному от 20 до 2%. Средний коэффициент гумификации, определенный в природных условиях для 20 экосистем, приведенных в данной статье, составляет 7.5%, что близко к теоретической величине (10%), приводимой в статье [18].

ВЫВОДЫ

1. Формирование видового состава фитоценоза от первых стадий зарастания к состоянию зональной степи происходит уже за 17–20 лет, за этот срок в основном восстанавливаются природные запасы почвенного органического вещества. В связи с медленным нарастанием подземных органов растений, характерная структура растительной массы формируется в последнюю очередь.

2. На основе анализа литературных данных показана тесная связь между величиной чистой первичной продукции и запасами почвенного органического вещества в экосистемах. От северной тайги к луговой степи продукция увеличивается в 7 раз и уменьшается в 4 раза от луговой степи к опустыненной степи. Соответственно запасы

почвенного органического вещества возрастают от северной тайги к луговой степи в 10 раз и снижаются от луговой степи к опустыненной степи в 5 раз. Коэффициент гумификации, то есть доля чистой первичной продукции, переходящая в гумусные соединения, меняется в очень широких пределах: от 1.5 до 20%.

3. На основе собственных и литературных данных показано, что скорости восстановления $C_{орг}$ в почве на черноземах типичном и обыкновенном малогумусном в первые 10 лет приблизительно одинаковы 250–300 г С/(м² год). В ходе последующей постагрогенной сукцессии скорости быстро уменьшаются и не превышают 30 г С/(м² год) для типичного чернозема в период 40–66 лет и 5 г С/(м² год) для чернозема обыкновенного малогумусного в период 20–80 лет. Скорости накопления $C_{орг}$ уменьшаются при переходе к более влажным луговым и экстрааридным степным экосистемам и составляют за период 0–18 лет около 30 г С/(м² год) для серой почвы и 60 г С/(м² год) для каштановой почвы.

4. Суммарная чистая первичная продукция за 17 лет сукцессии на черноземе обыкновенном в 1.4 раза превышает суммарную чистую первичную продукцию на каштановой почве. При этом доля суммарной продукции, пошедшей на образование надземной и подземной фитомассы, одинакова, доля продукции, перешедшая в SOM, больше в каштановой почве в 2 раза. Эмиссия CO₂ из черноземов несколько больше по сравнению с каштановой почвой и составляет около 75% от суммарной чистой первичной продукции.

5. Коэффициент гумификации в постагрогенных почвах варьирует от 2 до 20% от NPP.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993. 293 с.
2. *Базилевич Н.И., Шмакова Е.И., Тишков А.А., Тран Ти.* Травяные экосистемы Русской равнины, Курская область // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 58–66.
3. *Ведрова Э.Ф.* Деструкционные процессы в углеродном цикле лесных экосистем Енисейского меридиана. Автореф. дис. ... докт. биол. н. Красноярск, 2005. 60 с.
4. *Ермолаев А.М., Ширшова Л.Т.* Продуктивность и функционирование многолетнего сеяного луга различного режима использования // Почвоведение. 1994. № 12. С. 97–105.

5. *Иванов И.В., Чендев Ю.Г.* История формирования черноземов ЦЧО и современное состояние их гумусового профиля // География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов: к 100-летию профессора Н.И. Базилевич. М.: Ин-т географии РАН, 2010. С. 67–77.
6. *Карелин Д.В., Люри Д.И., Горячкин С.В., Лунин В.Н., Кудиков А.В.* Изменение почвенной эмиссии диоксида углерода в ходе постагрогенной сукцессии в черноземной лесостепи // Почвоведение. 2015. № 11. С. 1354–1366.
7. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О.* Запасы органического углерода в почвах Российской Федерации: современные оценки в связи с изменением системы землепользования // Доклады АН. 2009. Т. 426. № 1. С. 132–134.
8. *Лопес де Гереню В.О., Курганова И.Н., Ермолаев А.М., Кузяков Я.В.* Изменение пулов органического углерода при самовосстановлении пахотных черноземов // Агрехимия. 2009. № 5. С. 5–12.
9. *Магомедова Л.Н.* Сухая опустыненная степь Дагестана // Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1988. С. 15–25.
10. Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах / Под ред. А.А. Роде. М.: Мысль, 1978. 182 с.
11. *Миронычева-Токарева Н.П.* Антропогенная динамика степных экосистем Урала // Вестник Сибирского гос. геодезической академии. 2006. № 11. С. 203–207.
12. *Наумов А.В.* Продукционно-деструкционное звено биотического круговорота (глобальный аспект) // География продуктивности и биогеохимического круговорота наземных ландшафтов: к 100-летию профессора Н.И. Базилевич. М.: Ин-т географии РАН, 2010. С. 96–100.
13. Продуктивность травяных экосистем: справочник. М.: Изд-во МБА, 2020. 100 с.
14. *Романовская А.А.* Основы мониторинга антропогенных эмиссий и стоков парниковых газов (CO₂, N₂O, CH₄) в животноводстве, при сельскохозяйственном землепользовании и изменении землепользования в России. Автореф. ... докт. биол. наук. М., 2008. 40 с.
15. *Рыжова И.М., Ерохова А.А., Подвезенная М.А.* Изменение запасов углерода в постагрогенных экосистемах в результате естественного восстановления лесов в Костромской области // Лесоведение. 2015. № 4. С. 307–317.
16. Суходольный луг как биогеоценоз. М.: Наука, 1978. 84 с.
17. *Титлянова А.А.* Первичная продукция и запасы гумуса в экосистемах // Проблемы почвоведения в Сибири. Новосибирск: Наука, 1990. С. 47–53.
18. *Титлянова А.А., Базилевич Н.И.* Функциональная модель обменных процессов // Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы. Т. 2. Биогеоценозотические процессы. 1976. С. 449–467.
19. *Титлянова А.А., Булавко Г.И., Кудряшова С.Я., Наумов А.В., Смирнов В.В., Танасиенко А.А.* Запасы и потери органического углерода в почвах Сибири // Почвоведение. 1998. № 1. С. 51–59.
20. *Титлянова А.А., Самбуу А.Д.* Детерминированность и синхронность залежной сукцессии в степях Тувы // Известия РАН. Сер. биологическая. 2014. № 6. С. 621–630.
21. *Титлянова А.А., Самбуу А.Д.* Сукцессии в травяных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН. 2016. 191 с.
22. *Трефилова О.В., Ведрова Э.Ф., Кузьмичев В.В.* Годичный цикл углерода в зеленомошных сосняках Енисейской равнины // Лесоведение. 2011. № 1. С. 3–12.
23. *Фартушина М.М.* Динамика продуктивности ассоциаций пустынно-степного комплекса Северного Прикаспия // Продуктивность сенокосов и пастбищ. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1986. С. 74–77.
24. *Cerli Ch., Celi L., Johansson M.-B., Kögel-Knabner I., Rosenqvist L., Zanini E.* Soil organic matter changes in a spruce chronosequence on Swedish former agricultural soil I. Carbon and Lignin Dynamics // Soil Science. 2006ю V. 171. № 11. P. 837–849. <https://doi.org/10.1097/01.ss.0000228061.23334.98>
25. *Deng L., Liu G.B., Shangguan Z.P.* Land-use conversion and changing soil carbon stocks in China's 'Grain-for-Green' Program: a synthesis // Glob. Chang. Biol. 2014. V. 20. P. 3544–3556.
26. *Kukušs I., Kļaviņš M., Nikodemus O., Kasparinskis R., Brūmelis G.* Changes in soil organic matter and soil humic substances following the afforestation of former agricultural lands in the boreal-nemoral ecotone (Latvia) // Geoderma Regional. 2019. V. 15. P. e00213.
27. *Li J., Li M., Dong L., Wang K., Liu Y., Hai X., Pan Y., Lv W., Wang X., Shangguan Zh., Deng L.* Plant productivity and microbial composition drive soil carbon and nitrogen sequestrations following cropland abandonment // Sci. Total Environ. 2020. V. 744. P. 140802. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2020.140802>
28. *Kurganova I.N., Lopes de Gerenyu V.O., Myakshina T.N., Lichko V.L., Yermolaev A.M.* Changes in carbon stocks of former croplands in Russia // Žemės ūkio mokslai. 2008. V. 15. № 4. P. 10–15.
29. *Kurganova I., Lopes de Gerenyu V., Kuzyakov Y.* Large-scale carbon sequestration in post-agrogenic ecosystems in Russia and Kazakhstan // Catena. 2015. V. 133. P. 461–466. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2015.06.002>
30. *Larionova A., Ermolaev A., Nikitishen V., Lopes de Gerenyu V., Evdokimov I.* Carbon budget in arable gray forest soils under different land use conditions // Eurasian Soil Science. 2009. V. 42. P. 1364–1373.
31. *Wang T., Kang F.F., Cheng X.Q., Han H.R., Ji W.J.* Soil organic carbon and total nitrogen stocks under different land uses in a hilly ecological restoration area of North China // Soil Till. Res. 2016. V. 163. P. 176–184.

Change in Net Primary Production and Recovery of Carbon Stock of Old Field Soils

A. A. Titlyanova¹, * and S. V. Shibareva¹

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

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

In Tuva, during fallow succession on chernozem ordinary (Voronik Chernozems pachic, WRB 2006) and chestnut soil (Haplic Kastanozems Chromic, WRB 2006), were determined the changes in the species composition of the phytocenosis, the total reserve of plant matter, its structure and the value of net primary production. It has been established that the composition of the zonal phytocenosis and humus reserves, which are specific for virgin soils, are primarily restoring. The structure of underground plant matter is forming most slowly. The first stage of succession is characterized by high reserves of aboveground and low reserves of underground phytomass. In the course of succession, the value of the aboveground phytomass decreases, while the underground one increases. During the succession (4–17 years) the total reserve of plant matter increases two times on chernozem ordinary, three times on chestnut soil, but not reaching the zonal level in both cases. For the same period net primary production increases 1.5 times on ordinary chernozem and 2.5 times on chestnut soil. The net primary production of the zonal steppes is almost two times higher. The summary net primary production, expressed in carbon, was calculated for 17 years of succession, and it amounts to 67 t C/ha in the meadow steppe, and 49 t C/ha in the dry one. Distribution of the summary net production proceeding in the following way: one part, which is transferring in to aboveground and underground phytomass is equal in both ecosystems, at the same time, a part which is transferring into humus is two times more in chestnut soil. CO₂ emissions in both cases are about 70–75%.

Keywords: plant matter structure, stocks of soil organic matter, old field succession