

СРАВНИТЕЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ЛЕСНЫХ И ТРАВЯНЫХ ЭКОСИСТЕМ

© 2023 г. Б. Д. Абатуров^{а,*}

^аИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

*E-mail: abaturovbd@mail.ru

Поступила в редакцию 01.11.2022 г.

После доработки 23.11.2022 г.

Принята к публикации 01.12.2022 г.

Среди господствующих на суше природных формаций — лесных и травяных — основное внимание человечества в настоящее время привлечено к первым. Именно лесам умеренных и тропических зон отводится важная роль в регуляции биосферных, в том числе современных климатических процессов на Земле. При этом почти полностью игнорируется значение травяных систем, широко представленных степями и лугами. Признаётся многократное превосходство лесов над травяными экосистемами по продуктивности и запасам фитомассы. Сравнительный анализ накопленных в научной литературе оценок продукции (т/га · год) и запасов органического материала (т/га) в подземной и надземной частях травяных и лесных экосистем показал, что луга и степи не уступают лесам (часто даже превосходят их) как по массе накопленного органического вещества, так и по годовичному приросту фитомассы. Различия сводятся лишь к тому, что в лесных сообществах органическая продукция локализуется преимущественно в надземной части в виде мощной древесной (стволовой) массы, а в травяных — в равной или большей степени смещается в подземную в виде почвенного органического вещества. Листовая (фотосинтезирующая) масса травяных и лесных сообществ близка по величине, соответственно, схожи синтез органической продукции и углеродный обмен с атмосферой. Автор утверждает, что степные и луговые экосистемы не отстают от лесов по органической массе, по участию в биосферных процессах и заслуживают не меньших усилий по их сохранению.

Ключевые слова: лесные и травяные сообщества, степная экосистема, луговые экосистемы, годовичная продукция, надземная фитомасса, подземная органическая масса, почвенный органический материал, биологическая продуктивность.

DOI: 10.31857/S0869587323020020, EDN: FBLCSC

Современные проблемы, вызванные потеплением климата, заставили человечество обратить особое внимание на глобальную роль лесов. Признаётся, что в биосферных процессах, включающих динамику климата, “особенно важны лесные экосистемы, покрывающие 33% поверхности

Земли” [1, с. 44]. По итогам международного климатического саммита глав государств и правительств в Глазго (ноябрь 2021 г.) в очередной раз заявлено, что лесам отводится важнейшее место в планах государств по стабилизации климата, а их сохранение служит одним из главных путей сдерживания глобального потепления. В то же время бросается в глаза практически полное игнорирование других, казалось бы, не менее значимых природных систем, например, травяных (включая луговые и степные). Очевидно, сказывается традиционное отношение к степям и лугам как к менее продуктивным по сравнению с лесами природным формациям. Такие представления обусловлены многократным превосходством массы лесов, накапливающейся в течение десятков и даже сотен лет преимущественно в виде древесного материала: 150–500 т/га в лиственных и широколиственных лесах и 10–37 т/га в степях [2].



АБАТУРОВ Борис Данилович — доктор биологических наук, главный научный сотрудник ИПЭЭ РАН.

По мнению специалистов, “система скелетно-транспортных органов позволяет лесным фитоценозам... поддерживать в течение вегетации листовую полог, по величине LAI^1 и первичной продуктивности примерно вдвое превосходящий травяные фитоценозы” [3, с. 126]. С этим связано стремление заменить степные и луговые природные образования более богатыми и производительными лесными, площадь которых, как считается, в настоящее время ощутимо сокращена в результате деятельности человека.

Между тем давно замечено, что различные растительные сообщества, независимо от их видового состава, в похожих условиях произрастания должны быть близки по своей продуктивности. По мнению А.А. Ничипоровича, “растения в ценозах используют с более или менее одинаковыми коэффициентами полезного действия поглощаемую энергию ФАР². В соответствии с этим при оптимальной обеспеченности и в сходных условиях освещённости разные фитоценозы формируют более или менее одинаковые урожаи” [4, с. 36].

Действительно, было обнаружено, что в лесостепной природной зоне (Центрально-Чернозёмный заповедник) годовая продукция органического вещества в лесу и луговой степи в близких условиях произрастания сходна (по 13.9 т/га) [5], а, по другим данным, в луговой степи даже заметно выше (20.9–24.7 т/га) [6, 7]. В азиатской южной тайге в похожих природных условиях продукция лесных экосистем оказалась ниже лугово-степных, однако в этом случае пониженные показатели леса, по мнению авторов, обусловлены недоучётом подземной корневой массы [1, с. 48]. Отмечается также, что продукция лугов в лесных областях “обычно лежит в тех же пределах, что и продукция лесов, лишь несколько превышая её” [8, с. 269]. Недавно появились оценки, согласно которым травяные сообщества в степях в 2 раза превышают по продуктивности леса [9], а продукция луговых степей более чем в 3 раза выше расположенных рядом широколиственных лесов и южной тайги [10]. Подобные соотношения при сравнении лесных и травяных экосистем фиксируются и в других регионах Земли [11–13]. Тем не менее такие представления до сих пор не закрепились в общественном сознании, хотя возникли уже давно [14, с. 11].

Функциональная роль природных биологических систем в биосферных и климатических про-

цессах ясна пока ещё не в полной мере. Заметим, что к настоящему времени накопилось достаточно много количественных оценок роли лесных и травяных систем. Однако сложность заключается в том, что такие оценки выполнялись специалистами отдельно или по лесам, или степям и лугам без связи друг с другом и без сравнения полученных результатов. Преимущественное общественное внимание в сфере биологических процессов в природных экосистемах неоправданно получили более привлекательные и внешне приметные лесные природные образования, что привело к признанию их ключевой роли.

Рассмотрим эту проблему на примере прямого сопоставления показателей продуктивности и массы накопленного органического вещества в лесных и травяных экосистемах, что позволит понять сравнительную эффективность функционирования каждой из них.

Искусственные лесные и естественные травяные сообщества в степной экосистеме. В результате известного Государственного (Сталинского) плана преобразования природы, принятого и утверждённого в 1948 г., в степных регионах страны начиная с 1950 г. были развёрнуты грандиозные работы по созданию искусственных лесных насаждений — государственных защитных лесных полос — для борьбы с суховеями, засухами и с целью повышения плодородия степных земель. На ранее свободных степных площадях возникли лесные массивы.

Сравним продуктивность естественных степных сообществ и создаваемых на их месте лесных насаждений. Для этого воспользуемся материалами многолетнего учёта продуктивности естественной степной и искусственной лесной растительности, который проводился сотрудниками организованного в те же годы Джаныбекского стационара Института леса АН СССР (ныне Институт лесоведения РАН) в Волгоградской и Западно-Казахстанской областях. Территория стационара расположена в сухостепной (пустынно-степной) климатической зоне с комплексным почвенно-растительным покровом, состоящим из степных мезофильных (лугово-степных) разнотравно-дерновинно-злаковых сообществ на темноцветных каштановых и чернозёмовидных почвах по понижениям рельефа, сухостепных сообществ галофильных полукустарничков, ксерофильных злаков и разнотравья на сильно засоленных солонцовых и светло-каштановых почвах по микроповышениям и микросклонам [15–18]. В этих почвенно-растительных условиях опытные лесные насаждения произрастают с разной степенью устойчивости и сохранности начиная с момента создания государственных защитных лесных полос в 1950 г. до настоящего времени [19–21].

¹ LAI — листовая индекс, соотношение между суммарной площадью поверхности листьев растительного сообщества и площадью занятой им земной поверхности ($m^2 \cdot m^{-2}$; $га \cdot га^{-1}$).

²Фотосинтетически активная радиация (ФАР) — часть спектра поступающей солнечной радиации, используемой растениями для фотосинтеза.

Таблица 1. Фитомасса и годовая продукция в степных (травяных) сообществах и лесных культурах Джаныбекского стационара в оптимальных и сходных условиях произрастания, т/га (сухой вес)

Фитоценоз, возраст и год исследования	Осадки, мм/год	Годичный прирост надземной фитомассы, т/га · год			Подземная фитомасса, т/га		Суммарная масса тонких корней и надземной продукции, т/га	Источник
		Стволы и крупные ветви	Листья и однолетние побеги	Всего	Общая	Тонкие корни <1 мм		
Культура вяза мелколистного, 5 лет, 1963 г.	225	20.3	8 6.4*	28.3	8.7	2.3**	30.6***	[22]
Древесно-кустарниковый, 13 лет, 1952 г.	371	10	6.5*	16.5	23.8	12.6	29.1	[23, 24]
Травостой лугово-степной разно-травно-злаковый, 1950 г.	167	—	2.8	2.8	36.8	25	27.7	[15]
Тот же, 1952 г.	371	—	4.2	4.2	31.5	29.9	34.1	[28]
Тот же, 1960 г.	305	—	3.2	3.2	17.5	15.7	18.9	[29]

Примечания: *лиственная масса, **годовой прирост корневой массы, ***годовая продукция древостоя.

Для сравнения выбраны древесные и травяные сообщества, расположенные в оптимальных для обоих условий произрастания с одинаковыми гидротермическими и почвенными показателями: древесные — в крупных по площади замкнутых степных понижениях — больших падинах, периодически затапливаемых талыми водами, на промытых от солей темноцветных (чернозёмовидных) почвах с пресной линзой грунтовых вод на глубине около 7 м; естественные травяные — в степных микропонижениях — западинах, затапливаемых талыми и дождевыми водами, с луговокаштановыми незасоленными почвами и пресной линзой грунтовых вод на той же глубине. Отметим, что травяной покров в лесных сообществах отсутствовал в результате регулярного хозяйственного удаления трав с целью исключения конкуренции с их стороны за дефицитную влагу.

Для оценки продукции (годового прироста фитомассы) лесных сообществ использовались опубликованные материалы по продуктивности молодой (пятилетней) культуры вяза мелколистного (*Ulmus pumila* L.) [22] и результаты учётов массы листвы, годовых побегов, прироста стволовой древесины, подземной корневой массы тринадцатилетнего смешанного древесно-кустарникового насаждения из тополя бальзамического (*Populus balsamifera* L.), клёна ясенелистного (*Acer negundo* L.), вяза мелколистного (*Ulmus pumila* L.), лоха узколистного (*Elaeagnus angustifolia* L.) и жимолости татарской (*Lonicera tatarica* L.) [23–25]. Оценка годового прироста фитомассы молодой культуры вяза мелколистного выполнялась путём ежегодного взвешивания в течение четырёх лет надземной и подземной сухой массы

модельных деревьев [22]. Годичный прирост стволовой древесины смешанного древесно-кустарникового насаждения, исходно выраженный в объёмных величинах (см³), переведён нами в весовые показатели, исходя из удельного веса (плотности) древесины каждой породы. Подземная масса оценивалась в почвенных монолитах 50 × 25 × 25 см из траншей глубиной до 5 м с разделением крупных и мелких корней по диаметру [24]. При анализе подземной фитомассы у деревьев и трав во всех сравниваемых случаях мы ограничивались данными только общей подземной массы корней и отдельно массы мелких корней диаметром <1 мм.

Изучение травяной растительности и её продуктивности началось в первый год работы стационара (1950) и продолжается с перерывами до настоящего времени. Продукция надземной фитомассы определялась стандартными укосными методами в течение всего вегетационного периода с последующим пересчётом [26] по сумме масс доминирующих видов в момент максимума прироста каждого (то есть путём суммирования пиков [27]). Подземная масса трав учтена стандартными методами в почвенных монолитах на глубине корнеобитаемого слоя почвы (1–2 м) с разделением крупных и мелких корней по диаметру [15, 28, 29].

Ежегодный прирост модельных деревьев в культуре вяза мелколистного, определённый по разнице массы деревьев текущего и предыдущего годов в сомкнутом пятилетнем древостое высотой около 5.5 м и диаметром стволов 10 см, с индексом листовой поверхности 7 достиг к этому возрасту предельной величины (табл. 1). Годич-

ная продукция надземной массы была весьма высокой (28.3 т/га) и многократно превышала подземную (2.3 т/га). Характерно, что надземная продукция представлена преимущественно приростом стволовой древесины (20.3 т/га). Листовая масса составила 6.4 т/га, а вместе с однолетними побегами – 8 т/га. Суммарная надземная и подземная годовая продукция в культуре вяза – 30.6 т/га³.

Несколько отлична по структуре продукция и фитомасса смешанного тринадцатилетнего древесно-кустарникового сообщества. Годичный прирост надземной фитомассы (16.5 т/га) здесь ниже, чем в насаждении вяза мелколистного, и также образован в основном приростом стволов и крупных ветвей (10 т/га). Однако подземная масса значительно больше – 23.8 т/га, из которых 12.6 т/га приходится на тонкие корни <1 мм. Листовая масса (6.5 т/га) практически та же, что и в древостое вяза. Сумма продукции надземной фитомассы и подземной массы тонких корней – 29.1 т/га, то есть сходна с аналогичной продукцией вяза. Более низкая продуктивность надземной фитомассы древесно-кустарникового сообщества по сравнению с древостоем вяза мелколистного (16.5 и 28.3 т/га) объясняется, по-видимому, участием в этом сообществе кустарников, значительная часть массы которых локализуется, как и у трав, в подземной части.

В сравниваемом естественном травяном разнотравно-злаковом сообществе общая подземная фитомасса в период 1950–1960 гг. колебалась в пределах 17.5–36.8 т/га, при этом подавляющую её часть (15.7–29.9 т/га) составляли тонкие корни (см. табл. 1). Надземная масса (2.8–4.2 т/га) многократно уступала подземной: их соотношение варьировало в пределах 1 : 6 и 1 : 13. Сумма надземной продукции и подземной массы тонких корней в разнотравно-злаковом сообществе составляла в разные годы 18.9–34.1 т/га.

Такие же объёмы продукции и фитомассы аналогичного степного сообщества были независимо получены в соседнем регионе Северного Прикаспия, расположенном в тех же климатических и геоморфологических условиях [30]. Здесь надземная масса лугово-степного сообщества колебалась за 14 лет наблюдений в сухие и влажные годы от 5.8 до 8.9 т/га, подземная – 13.9–18.0 т/га, суммарно 19.7–26.9 т/га, то есть практически совпала с приведёнными выше значениями на Джаныбекском стационаре. Точно так же в сходных по условиям приазовских степях первичная продукция в разных травяных фитоценозах изменя-

лась от 31.5 до 38.9 т/га, при этом на надземную часть приходилось 1.8–9.3 т/га, а на подземную – 29–30.1 т/га [31].

Таким образом, в рассмотренном степном регионе в оптимальных и одинаковых условиях произрастания деревьев и трав годовая продукция травяных лугово-степных сообществ (18.9–34.1 т/га) мало отличалась от показателей древесного и древесно-кустарникового сообществ (29.1–30.6 т/га). Очевидно, искусственные древесные, древесно-кустарниковые и естественные травяные сообщества в наиболее благоприятных для роста и сходных гидротермических условиях формируют близкую по величине фитомассу. Примечательно, что показатели надземной продукции лесного древесного сообщества (вяз мелколистный) и усреднённые величины подземной массы (тонкие корни) травяного практически сходны (28.3 и 23.5 т/га). Низкими и относительно близкими оказались также и подземная масса тонких корней лесного (вяз) и надземная продукция травяного сообществ (2.3 и 3.4 т/га). Получается, различия сводятся лишь к тому, что в древесных сообществах органическая продукция с мощной стволовой массой локализуется преимущественно в надземной части, а в травяных смещается в подземную, что отмечалось ранее [32]. Эти данные согласуются с упомянутыми выше представлениями о более или менее равной продуктивности различных по составу и структуре фитоценозов, произрастающих в одинаковых условиях.

Однако оценка равной продуктивности сравниваемых сообществ в данном случае получена в засушливых, нехарактерных для лесов климатических условиях, что могло негативно отразиться на их продуктивности и результатах сравнения. Теперь рассмотрим продуктивность обоих сообществ в естественных условиях произрастания.

Продуктивность естественных лесных и травяных сообществ. Широко развернувшиеся во второй половине XX в. исследования биологической продуктивности природных систем по Международной биологической программе (МБП), а также начавшееся тогда же активное изучение почвоведцами биологического круговорота в системе “почва–растение” привели к активному накоплению количественных оценок продуктивности [1–3, 8, 33–35]. Их выборочный анализ показал, что годовая продукция в зональном ряду различных по составу европейских лесов (от лесостепных дубрав до хвойно-широколиственных) в умеренных природных зонах меняется в пределах 4.4–24.9 т/га (табл. 2). При этом на долю надземной фитомассы приходится основная часть годового прироста (2.1–18.3 т/га), корней значительно меньше (0.6–6.7 т/га).

³ Проведён уточнённый расчёт величин надземной продукции [26] на основании исходных данных автора [22], поэтому значение годичной продукции в нашем расчёте (30.6 т/га) отличается от оригинальной величины в источнике (22.8 т/га).

Таблица 2. Годичная продукция надземной, подземной и суммарной фитомассы лесных сообществ в условиях умеренных и бореальных широт Европейской России и соседних регионов (т/га·год, сухая масса)

Растительное сообщество и географические координаты	Продукция общая, т/га · год	Надземная продукция, т/га · год	Подземная продукция, т/га · год	Источник
Умеренный пояс				
Велико-Анадольский лес, дубняк древесно-кустарниковый (47°38' с.ш., 37°28' в.д.)	13.7–24.9	12.8–18.3	0.9–6.6	[36]
Теллермановский лес, дубрава снытевая (51°51' с.ш., 42°00' в.д.)	17.4	10.7 4.8*	6.7 4.8**	[37]
Теллермановский лес, дубравы перестойные (51°51' с.ш., 42°00' в.д.)	4.4–11.2	3.7–9 2.1–4.8*	0.6–1	[3]
Осинник осоково-снытевый разновозрастный, 10–50 лет (51°52' с.ш., 39°22' в.д.)	8.2–23.8	–	–	[33]
Широколиственный лес (бук), 79 лет (50°33' с.ш., 13°28' в.д.)	16.6	12.5	4.1	[1] (электронное приложение)
Ельник, 142 года (50°12' с.ш., 11°53' в.д.)	13.9	10.3	3.6	[1] (электронное приложение)
Широколиственный лес (бук), 120 лет (50°04' с.ш., 11°50' в.д.)	10.8	7.7	3.1	[1] (электронное приложение)
Широколиственно-еловые леса, липняк волосисто-осоковый (55°26' с.ш., 37°07' в.д.)	8.4	6.5	1.9	[38]
Бореальный пояс				
Республика Коми, ельник-зеленомошник (61°13' с.ш., 50°00' в.д.)	6.4	5.4	1	[1] (электронное приложение)
Республика Карелия, сосново-еловая тайга (62°13' с.ш., 19°30' в.д.)	4.7	–	–	[1] (электронное приложение)
Республика Карелия, березняк с елью (61°30' с.ш., 34°31' в.д.)	6.2–9.1	–	–	[1] (электронное приложение)

Примечания: *масса листвы, **масса сосущих корней.

В степных и лугово-степных фитоценозах, располагающихся на тех же географических широтах со сходными природными условиями, годовая продукция при таком же размахе колебаний заметно выше лесных (8.3–38.9 т/га), при этом основная часть приходится на подземную массу (6.0–30.8 т/га), меньшая (1.2–11.2 т/га) – на надземную (табл. 3). Заметим, что большой диапазон колебаний годичной продукции обусловлен неоднородностью условий произрастания растений в каждой географической точке. Например, в Теллермановском лесу (Воронежская область) с перестойными дубравами в одном ряду находились низкопродуктивные древостои на бедных солонцовых почвах (4.4 т/га) и более производительные нагорные дубравы (11.2 т/га) на плодородных тёмно-серых почвах (см. табл. 2).

Неоднородность продукции разнотравно-злаковой лугово-степной растительности в Северном Прикаспии (19.7–26.9 т/га) с характерным для степей дефицитом почвенной влаги вызвана изменчивостью атмосферных осадков по годам, то есть связана с динамикой влагообеспеченности растений (см. табл. 3).

Подобное превосходство травяных сообществ над лесными свойственно не только умеренным областям, но и расположенному севернее бореальному климатическому поясу с зональными таёжными лесами и материковыми лугами (Карелия, Ленинградская область). Здесь годовая продукция материковых и пойменных лугов достигает 18.1 и не опускается ниже 10.7 т/га (см. табл. 3), тогда как в лесных сообществах не превышает 9.1 т/га, иногда снижаясь до 4.7 т/га

Таблица 3. Годичная продукция надземной, подземной и общей фитомассы степных и луговых сообществ в умеренных и бореальных широтах Европейской России и соседних регионов (т/га·год, сухая масса)

Растительное сообщество и географические координаты	Продукция общая, т/га · год	Надземная продукция, т/га · год	Подземная продукция, т/га · год	Источник
Умеренный пояс				
Заповедник “Хомутовская степь”, луговые и степные сообщества (47°17' с.ш., 38°11' в.д.)	31.5–38.9	1.8–9.3	29–30.1	[31]
Лугово-степное, Центрально-Чернозёмный заповедник (51°40' с.ш., 36°20' в.д.)	20.9	6.5	14.4	[6]
Луговая степь “Михайловская целина” (50°45' с.ш., 34°12' в.д.)	9.8–12.8	3.8–4.8	6–8	[39]
Разнотравно-злаковая луговая степь, Северный Прикаспий (50° с.ш., 51° в.д.)	19.7–26.9	5.8–8.9	13.9–18	[30]
Луговые степи (ЦЧЗ), 1972–1981 гг. (51°40' с.ш., 36°20' в.д.)	15.5–37.8	4.2–11.2	11.3–26.4	[7]
Остепнённые луга Приобья, 1982–1984 гг. (54°38' с.ш., 83°18' в.д.)	23.2–25.2	4.8–6.7	17.2–19.6	[7]
Республика Тыва, степи луговые, настоящие, сухие, опустыненные (50° с.ш., 95° в.д.)	8.3–34.4	1.2–3.6	7.1–30.8	[40]
Степные луга Забайкалья (51°18'–52°71' с.ш., 106°29'–111°56' в.д.)	14.1–24	1.2–5	12.2–19	[41]
Бореальный пояс				
Пойменные луга, Карельский перешеек (61°07' с.ш., 29°55' в.д.)	18.1	11.8	6.4	[34]
Материковые луга, бассейн Онежского озера (61° с.ш., 34° в.д.)	10.7	4.2	6.5	[1]
Материковые луга, Ленинградская область (60° с.ш., 34° в.д.)	14.1	3.7	10.4	[1]

(см. табл. 2). Очевидно, что во всех сравниваемых случаях продуктивность естественных лесных экосистем не только не превосходит производительность травяных, но и заметно ниже.

Чем же вызваны столь явные различия при равном или близком радиационном режиме и сходной влагообеспеченности? Более низкую продукцию лесной экосистемы по сравнению с лугово-степной на Центрально-Сибирском трансекте специалисты объясняют возможным недоучётом доли подземной фитомассы в лесах [1]. Действительно, обычно она учитывается до глубины не более 2 м. Однако в двух почвенных траншеях, заложенных в степной климатической зоне (Джаныбекский стационар) на глубину 5–5.5 м в древесных насаждениях [24], существенная доля корней (19.1–29.3%) располагалась глубже 2 м. По-видимому, до трети корневой массы в древесных (лесных) насаждениях при обычных исследованиях (на глубину менее 2 м) может не учитываться.

Напрашивается другое объяснение пониженной по отношению к степям и лугам депонированной продукции в лесах, связанное с различием расходов органической массы на дыхание древесных и травянистых жизненных форм растений. Согласно расчётам, для дубрав Теллермановского леса суммарные расходы органического углерода на дыхание снытево-осоковой лесостепной дубравы разного возраста (20–200 лет) составляют 16–20 т/га в год, что соответствует 75% валовой годичной продукции фотосинтеза, при этом 61–67% этого расхода приходится на дыхание стволов [3, 42]. Считается, что в травяных ценозах, в том числе в степных экосистемах, расходы на дыхание, несмотря на повышенную подземную органическую массу, обычно не превышают 50%. В разнотравно-злаковых луговых и сухих степях Забайкалья они изменялись в пределах 39–60% [41], то есть были ощутимо ниже лесных. Казалось бы, именно большой объём скелетной (стволовой) части в надземной массе лесных фитоце-

нозов с их высоким расходом на дыхание объясняет более низкую отложенную продукцию в лесах. Однако по самым последним данным в экосистемах луговых и сухих степей до 70–78% продукции фитоценоза минерализуется и в виде CO_2 выделяется в атмосферу [10], соответственно, затраты органического вещества на дыхание в данном случае не уступают лесным.

Изложенные сравнительные материалы согласуются с приведёнными в начале статьи суждениями о более или менее равной или близкой продуктивности различных по видовому составу растительных сообществ, произрастающих в сходных природных условиях. В любом случае травяные сообщества, в том числе степные, не только не уступают по продуктивности лесным, но часто их превосходят. Изменчивость первичной продуктивности определяется гидротермическими характеристиками экосистем и зависит преимущественно от двух факторов: влагообеспеченности растений и радиационного режима среды. Поэтому при достаточном увлажнении прослеживается увеличение продуктивности от северных тундровых экосистем к южным степным в соответствии с ростом радиационного режима. В этом случае одинаковые растительные сообщества в разных климатических поясах отличаются друг от друга: в частности, продукция широколиственных лесов в субтропическом поясе почти в 2 раза выше, чем в суббореальном [43]. В то же время в пределах одного климатического пояса различные по составу и жизненным формам сообщества (травяные и лесные) сходны или, как видно из нашего сравнения, смещаются в сторону некоторого превосходства продуктивности травяных.

Органическая масса лесных и травяных экосистем. Широко распространённые ныне представления о лесах как ключевых регуляторах биосферных (включая климатические) процессов на суше основаны на их очевидном превосходстве над лугами и степями по растительной массе, накопленной в надземной части в течение многих десятков и сотен лет в форме стволовой древесины. Действительно, по существующим оценкам запасы растительной массы в лесных экосистемах европейской и азиатской части России от северо-таёжных до субтропических зон колеблются в пределах от 100 до 400 т/га, тогда как луговых и степных — в пределах 10–20 т/га [8]. Однако в данной сравнительной оценке не учтена важная часть органического материала, создаваемого и накапливаемого травами в виде почвенного органического вещества также в течение многих лет. Травяные фитоценозы не уступают лесным с их древесной массой, если учитывать создаваемую травами почвенную органическую массу.

Органическая масса, образуемая лесами и травяными сообществами с учётом почвенного органического вещества, практически одинакова. По имеющимся фактическим оценкам, в таёжном климатическом поясе (Костромская область) запасы органического углерода в луговых (залежи) и лесных (ельники) экосистемах изменяются (по максимальным значениям) от 127 до 195 т/га [44]. Точно так же в лесостепной климатической зоне (Курская область) эти значения в лесных (широколиственных) и луговых чернозёмных экосистемах варьируют всего в пределах 404–440 т/га [44]. То есть травяные и лесные экосистемы по созданной и накопленной здесь органической массе практически равны. Разница только в том, что в лесных экосистемах основная органическая масса локализуется в надземной сфере (в древесине), а в луговых и степных — в подземной.

Внутрипочвенный органический материал скрыт от глаз и не воспринимается как субстрат биологического (растительного) происхождения, но именно за счёт него степные экосистемы выравниваются по запасам органического вещества с лесными вместе с их огромной древесной массой. Добавим к этому, что земли степей, обогащённые почвенной органикой, оказываются наиболее плодородными и вместе с возделываемыми на них сельскохозяйственными культурами служат для человека важнейшей продовольственной житницей.

* * *

Если вернуться к суждениям о сравнительной роли лесных и травяных экосистем в изменении климата, то изложенный материал подтверждает, что травяные экосистемы не уступают лесным по продуктивности и запасам органического вещества, а следовательно, по активности потоков органического углерода между ними и атмосферой. Поглощение углерода экосистемой отражается на концентрации CO_2 в атмосфере и, как считается, сказывается на парниковом эффекте и глобальных климатических процессах. Синтез органического вещества в травяных и лесных экосистемах (т/га в год) почти идентичный. Соответственно, поглощение экосистемой CO_2 практически одинаково. Различия только в локализации органической продукции: в одном случае — в почве, в другом — преимущественно в стволовой массе. По эмиссии CO_2 из почв (выделение углерода в атмосферу) в результате дыхания корней и микробного разложения почвенной органики луговая экосистема, по недавним оценкам, ощутимо превышает лесную [45]. Однако в этом конкретном случае показатели лесной экосистемы, очевидно, существенно занижены. В данном расчёте не учитывалось дыхание стволовой массы в лесном древостое. Если оценивать эмиссию углерода

всей экосистемой с учётом дыхания не только почв, но и надземной растительной массы (в том числе ствольной), эти значения, вероятно, сравниваются.

Таким образом, леса — далеко не единственный и даже не основной элемент, ответственный за биосферные процессы на суше. Травяные экосистемы не менее, а возможно, и более эффективны при регуляции биосферных и климатических процессов. По своей биомассе и функциональной роли они не уступают лесам, а во многих случаях превосходят их. Безусловно, травяные экосистемы, в частности степи, заслуживают не меньшего внимания, охраны и поддержания естественных природных форм их функционирования.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Базилевич Н.И., Титлянова А.А.* Биотический круговорот на пяти континентах: азот и зольные элементы в природных наземных экосистемах. Новосибирск: Изд-во СО РАН, 2008.
2. *Родин Л.Е., Базилевич Н.И.* Динамика органического вещества и биологический круговорот зольных элементов и азота в основных типах растительности земного шара. М.—Л.: Наука, 1965.
3. *Романовский М.Г., Мамаев В.В., Селочник Н.Н. и др.* Экосистемы Теллермановского леса. М.: Наука, 2004.
4. *Ничипорович А.А.* Основы фотосинтетической продуктивности растений // Современные проблемы фотосинтеза. М.: Изд-во МГУ, 1973. С. 17–43.
5. *Марголина Н.Я., Александровский А.Л., Ильичёв Б.А. и др.* Возраст и эволюция чернозёмов. М.: Наука, 1988.
6. *Утехин В.Д.* Первичная биологическая продуктивность лесостепных экосистем. М.: Наука, 1977.
7. *Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Шмакова Е.И. и др.* Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е изд., испр. и доп. Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018.
8. *Базилевич Н.И.* Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. М.: Наука, 1993.
9. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Жиенгалиев А.Т., Кудеяров В.Н.* Углеродный бюджет степных экосистем России // Доклады АН. 2019. № 6. С. 732–735.
10. *Титлянова А.А., Шибарева С.В.* Изменение чистой первичной продукции и восстановление запасов углерода в почвах залежей // Почвоведение. 2022. № 4. С. 500–510.
11. *Canedoli C., Ferrè C., El Khair D. et al.* Evaluation of ecosystem services in a protected mountain area: Soil organic carbon stock and biodiversity in alpine forests and grasslands // Ecosystem Services. 2020. V. 44. P. 32–45.
12. *Conant R.T., Cerri C.E.P., Osborne B.B., Paustian K.* Grassland management impacts on soil carbon stocks: a new synthesis // Ecological Applications. 2017. № 2. P. 662–668.
13. *Doblas-Miranda E., Rovira P., Brotons L. et al.* Soil carbon stocks and their variability across the forests, shrublands and grasslands of peninsular Spain // Bio-geosciences. 2013. V. 10. P. 8353–8361.
14. *Абатуров Б.Д.* Биопродукционный процесс в наземных экосистемах (на примере экосистем пастбищных типов). М.: Наука, 1979.
15. *Каменецкая И.В.* Естественная растительность Джаныбекского стационара // Труды комплексной научной экспедиции по вопросам полезащитного лесоразведения. Т. 2. М.: АН СССР, 1952. С. 101–162.
16. *Роде А.А.* Почвы Джаныбекского стационара, их морфологическое строение, механический и химический состав и физические свойства // Труды Почв. ин-та им. В.В. Докучаева. 1961. Т. 56. С. 3–214.
17. *Большаков А.Ф., Базыкина Г.С.* Природные биогеоценозы и условия их существования // Биогеоэкологические основы освоения полупустыни Северного Прикаспия / Ред. А.А. Роде. М.: Наука, 1974. С. 6–34.
18. *Доскач А.Г.* Природное районирование Прикаспийской полупустыни. М.: Наука, 1979.
19. Научное наследие Джаныбекского стационара / Ред. М.К. Сапанов. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2012.
20. *Сапанов М.К.* Экология лесных насаждений в аридных регионах. Тула: Гриф и К, 2003.
21. *Сиземская М.Л.* Современная природно-антропогенная трансформация почв полупустыни Северного Прикаспия. М.: Тов-во научных изданий КМК, 2013.
22. *Эрперт С.Д.* Динамика накопления фитомассы у вяза мелколистного в первые годы жизни на темноцветной почве больших палин в северо-западном Прикаспии // Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971. С. 70–74.
23. *Хлебникова Н.А., Маркова М.Н.* Особенности роста и водного режима древесных пород в условиях Прикаспийской низменности // Труды Института леса. 1955. Т. 25. С. 95–109.
24. *Эрперт С.Д.* Корневые системы некоторых древесных растений в условиях больших палин северо-западной части Прикаспийской низменности // Труды Института леса. 1955. Т. 25. С. 136–174.
25. *Карандина С.Н.* Корневые системы, влагопотребление и газовый режим почвы // Чистые культуры древесных пород на больших палинах Прикаспийской низменности / Ред. А.А. Роде. М.: Изд-во АН СССР, 1961. С. 45–118.
26. *Абатуров Б.Д., Нухимовская Ю.Д., Кулакова Н.Ю.* Первичная продуктивность степных растительных сообществ в комплексной полупустыне Северного Прикаспия // Успехи современной биологии. 2016. № 5. С. 439–448.
27. *Титлянова А.А.* Методология и методы оценки чистой первичной продукции и построения баланса химических элементов в экосистемах // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга

- га / Ред. В.Е. Соколов, Н.И. Базилевич. М.: Наука, 1983. С. 63–76.
28. *Каменецкая И.В., Гордеева Т.К., Ларин И.В.* Структура и динамика естественной растительности в районе Джаныбекского стационара // Труды Института леса. 1955. Т. 25. С. 175–211.
 29. *Оловянная И.Н.* Динамика продуктивности растительного покрова в Заволжской глинистой полупустыне // Ботанический журнал. 2004. № 7. С. 1122–1136.
 30. *Фартушина М.М.* Особенности функционирования основных ассоциаций пустынно-степного комплекса Северного Прикаспия // Флора и растительность Северного и Западного Казахстана (Перспективы использования). Алма-Ата: Наука, 1987. С. 69–75.
 31. *Быстрицкая Т.Л., Осычнюк В.В.* Почвы и первичная биологическая продуктивность степей Приазовья. М.: Наука, 1975.
 32. *Абатуров Б.Д.* Конкурентное разобщение травяных и древесных растительных сообществ в степной и лесной природных зонах // Успехи современной биологии. 2014. № 5. С. 494–502.
 33. *Ремезов Н.П., Быкова Л.Н., Смирнова К.М.* Потребление и круговорот азота и зольных элементов в лесах европейской части СССР. М.: Изд-во Московского университета, 1959.
 34. *Алексеев Л.Н.* Продуктивность луговых растений в зависимости от условий среды. Л.: Изд-во Ленинградского университета, 1967.
 35. *Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А. и др.* Биологическая продуктивность травяных экосистем. Новосибирск: Наука, 1988.
 36. *Быстрицкая Т.Л., Ватковский О.С.* Почвы и первичная биологическая продуктивность Велико-Анадольского леса // Почвенно-биогеоэкологические исследования в Приазовье. М.: Наука, 1975. С. 158–177.
 37. *Молчанов А.А.* Научные основы ведения хозяйства в дубравах лесостепи. М.: Наука, 1964.
 38. *Дылис Н.В., Носова Л.М.* Фитомасса лесных биогеоценозов Подмосковья. М.: Наука, 1977.
 39. *Тишков А.А., Царевская Н.Г.* Продуктивность природных, полуприродных и антропогенно модифицированных экосистем // Проблемы региональной экологии. 2005. № 2. С. 6–21.
 40. *Титлянова А.А., Косых Н.П., Курбатская С.С. и др.* Продуктивность травяных экосистем Тувы // Почвы и окружающая среда. 2020. № 2. С. 1–17.
 41. *Чимитдоржиева Г.Д., Егорова Р.А., Мильхеев Е.Ю., Цыбенков Ю.Б.* Потoki углерода в степных экосистемах (на примере Южного Забайкалья) // Растительный мир Азиатской России. 2010. № 2 (6). С. 33–39.
 42. *Романовский М.Г., Гопиус Ю.А., Мамаев В.В., Щекалёв Р.В.* Автотрофное дыхание лесостепных дубрав. Архангельск: ИПП “Правда Севера”, 2008.
 43. *Базилевич Н.И., Гребенщиков О.С., Тишков А.А.* Географические закономерности структуры и функционирования экосистем. М.: Наука, 1986. С. 50–180.
 44. *Чернова О.В., Рыжова И.М., Подвезенная М.А.* Влияние исторических и региональных особенностей землепользования на величину и структуру запасов углерода в южной тайге и лесостепи Европейской России // Почвоведение. 2018. № 6. С. 747–758.
 45. *Курганова И.Н., Лопес де Гереню В.О., Хорошаев Д.А. и др.* Анализ многолетней динамики дыхания почв в лесном и луговом ценозах Приокско-Террасного биосферного заповедника в свете современных климатических трендов // Почвоведение. 2020. № 10. С. 1220–1236.