

---

---

УДК 911.52(470.56)

## ЧУВСТВИТЕЛЬНОСТЬ ФИТОПРОДУКЦИОННОГО ПРОЦЕССА В НИЗКОГОРНО-СТЕПНЫХ ЛАНДШАФТАХ ЮЖНОГО УРАЛА К ФЛУКТУАЦИЯМ ГИДРОТЕРМИЧЕСКОГО РЕЖИМА

© 2025 г. А.В. Хорошев

*Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, географический факультет,  
Москва, Россия*

*E-mail: avkh1970@yandex.ru*

Поступила в редакцию 27.02.2025 г.

После доработки 08.05.2025 г.

Принята к публикации 27.05.2025 г.

Выявление естественного диапазона и последовательности состояний ландшафта требуется для оценки реакции фитопродукционного процесса на внешние сигналы, которая может оцениваться в категориях инерционности и восприимчивости. Мы используем динамику пространственного распределения нормализованных разностных вегетационных индексов (NDVI) для ранжирования групп урочищ степного ландшафта заповедника “Оренбургский” по чувствительности функционирования к гидротермическим флуктуациям и климатическим трендам. Использованы данные вегетационного периода 2013–2024 гг. за 82 срока. Методом главных компонент выделены 5 факторов дифференциации, описывающие либо динамику NDVI за ту или иную часть вегетационного периода, либо специфическую реакцию части урочищ на экстремальные погодные события. Выделены 8 классов годового хода, различающихся по времени достижения пика фитомассы и выраженности ее позднелетнего уменьшения. Установлена синхронность внутрисезонных изменений средних NDVI между группами урочищ. Выявлены формы устойчивости урочищ к гидротермическим флуктуациям. Ксеропетрофитные и сухие степи гребней и склонов наиболее инертны в случае летней засухи почти без потери фитомассы, но восприимчивы к обильным осадкам второй половины лета с ростом фитомассы. В случае потепления и иссушения климата они будут наиболее устойчивы. Типичные разнотравно-типчаково-ковыльные степи плато на среднесуглинистых черноземах южных более восприимчивы к позднелетним экстремальным осадкам при условии влажной первой половины лета. Ксеромезофитные и мезофитные сообщества лощин наиболее сильно теряют фитомассу при летней засухе и почти не восприимчивы к дополнительному увлажнению, что делает их наиболее уязвимыми в случае тренда на рост температур и уменьшения осадков.

*Ключевые слова:* NDVI, степь, гидротермические условия, сезонная динамика, засуха, экстремальные осадки, инертность, рельеф, прогноз

DOI: 10.31857/S0869607125030034, EDN: LTENTV

### Введение

Стабильно высокий интерес науки и общества к реакции природной среды на климатические изменения и способам адаптации к ним стимулирует исследования естественного диапазона состояний ландшафтов. Выход за пределы этого диапазона под действием внешних сигналов может означать прекращение стабильного

функционирования. Вопрос в том, в каких случаях природные комплексы адаптируются к флуктуациям новым способом функционирования и потом восстанавливаются (эластичность), “не замечают” внешнего сигнала (пассивность), реагируют с запозданием (инерционность) или реагируют только после “накопления” эффектов в каком-либо геокомпоненте [4].

Современный уровень информационного обеспечения позволяет получать информацию не только эпизодически в “точках описания” (т.е. о “мгновенном снимке” одного из множества возможных состояний “репрезентативного” участка пространства), но и в постоянном режиме с полным площадным охватом. Материалы космической съемки обеспечивают возможность выявления режима функционирования, т.е. повторяемости характерных состояний, “поведения” ландшафта [3], с представлением пространственной структуры, хотя и, разумеется, с некоторой потерей детальности. Полевые исследования превращаются в способ верификации непрерывных в пространстве и во времени данных о функционировании.

Среди наиболее эффективных косвенных источников информации о функционировании ландшафта в последние десятилетия по мере накопления многолетних архивов спутниковых изображений стали вегетационные индексы. В степной зоне режим фитопродукционного процесса особенно четко увязывается с режимом увлажнения [1, 6, 7, 8, 12] и, следовательно, может индцировать режим такого “невидимого” геокомпонента, как подземные и грунтовые воды. Перераспределение тепла и влаги, как хорошо известно, — функция рельефа. Поэтому пространственное распределение фитопродукционного процесса может рассматриваться как важнейшая характеристика функционирования ландшафта в целом. Основным источником информации о фитопродукции в настоящее время служат не только данные трудоемких «точечных» измерений, но и вегетационные индексы.

Литературные материалы [2, 15, 19, 21] и наши уточнения с учетом региональной специфики уральских и предуральских степей [9, 11] об информативности нормализованного разностного вегетационного индекса (NDVI) свидетельствуют о том, что он: 1) в целом нарастает с увеличением зеленой фитомассы; 2) может иметь разные значения при одинаковой зеленой фитомассе в зависимости от отражения сигнала открытой почвы; 3) нарастает с ростом проективного покрытия, причем часто сильнее, чем с ростом зеленой массы; 4) при наличии подстилки принимает большие значения, чем при открытой почве при одинаковом проективном покрытии; 5) убывает при значительной доле ветоши, экранирующей живые органы; 6) может убывать в период массового цветения; 7) менее корректно отражает зеленую массу при больших ее значениях за счет экранирования части живых органов верхними ярусами фитоценоза; 8) информативность относительно фитомассы варьирует в зависимости от фазы вегетации с максимумом в начале лета и минимумом в начале осени; 9) большой вклад в первой половине лета вносит разнотравье, который может превышать вклад злаков; 10) показывает не зеленую фитомассу как таковую, а баланс живой и мертвой фитомассы.

В современной литературе о фитопродукционном процессе наибольшее внимание привлекают широкоохватные исследования, нацеленные на многолетние тренды как реакцию на климатические изменения в региональном масштабе. Значительно меньше внимания уделяется детальному (крупному) масштабу в пространстве и времени, в котором можно сравнить чувствительность групп урочищ и даже фаций к гидротермическим флуктуациям как при кратковременных событиях, так и с учетом накопленных эффектов. Для ландшафтов бореального экотона Восточно-

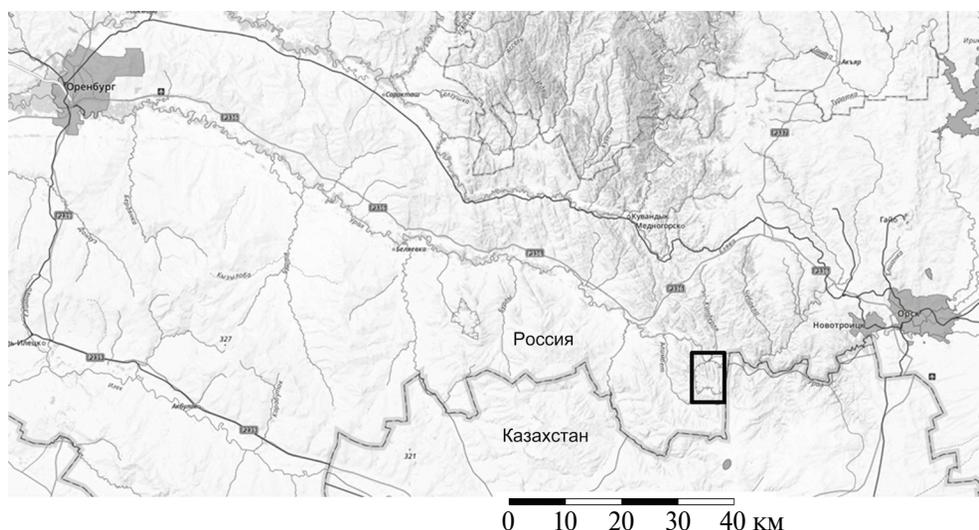
Европейской равнины пионерное исследование локальных откликов продукционного процесса на глобальные изменения провел Э.Г. Коломыц [5]. Интерес к изменчивости сезонного хода фитомассы обусловлен как актуальностью вопроса об устойчивости в условиях климатических изменений, так и необходимостью корректного распознавания растительных сообществ и их модификаций [12, 18]. Чувствительность фитопродукционного процесса к гидротермическим изменениям может рассматриваться как полезный индикатор для определения видов устойчивости ландшафта, в том числе способности сопротивляться (*resistance*) и способности восстанавливаться (*resilience*) после внешнего воздействия [16, 19, 20].

В данном исследовании поставлена цель установить различия в чувствительности фитопродукционного процесса ландшафтных комплексов к внутрисезонным и межгодовым гидротермическим флуктуациям. Решались следующие задачи: 1) выявить классы годового хода фитомассы по NDVI; 2) оценить синхронность внутрисезонных изменений NDVI между видами урочищ; 3) выявить формы устойчивости урочищ к гидротермическим флуктуациям.

## Материалы и методы

В качестве объекта исследования выбран низкогорно-степной ландшафт участка “Айтуарская степь” государственного заповедника “Оренбургский” и смежных с ним пастбищных территорий (рис. 1).

Ландшафт представляет собой структурно-эрозионное складчатое грядово-балочное низкогорье, сложенное чередующимися пластами карбоновых и пермских песчаников, конгломератов, известняков и алевролитов, с останцами эоценовых поверхностей выравнивания, с петрофитными разнотравно-ковыльно-типчачовыми степями на черноземах южных маломощных сильнокаменистых поверхностей.



**Рис. 1.** Положение территории исследования (Айтуарская степь) в Кувандыкском районе Оренбургской области. Источник — Google Earth.

**Fig. 1.** Location of the study area (Aituar steppe) in the Kuvandyk district of the Orenburg region. Source: Google Earth.

но-карбонатных [10]. Район исследования обеспечен ландшафтными картами на уровне урочищ, 216 комплексными описаниями, охватывающими 33 видами урочищ, объединенных в 8 групп (плато, гребни и останцовые сопки, крутые аструктурные склоны, покатые и пологие структурные склоны, делювиальные шлейфы, ложины, днища балок, амфитеатрообразные водосборные понижения). По 68 измерениям наземной фитомассы на площадках  $0.5 \times 0.5$  м на пике вегетации коэффициент корреляции с NDVI в июне 2019 г. составил 0.62 [9]. Для исследования динамики вегетационных индексов использовано 82 безоблачных космических снимка Landsat 9 с радиометрической и геометрической коррекцией (табл. 1) с самой ранней датой 5 апреля (2014 и 2023 гг.), самой поздней — 21 октября (2020 г.). Интервал между датами съемки без учета года составляет от 1 до 8 суток, причем в 81% случаев — не более 4 суток, а 49% — 1 сутки; в 5 случаях интервал между датами составляет 7 или 8 дней. Таким образом, использованный ряд достаточно равномерно охватывает вегетационный период. Для получения NDVI использована платформа Google Earth Engine. Расчет проводился по 80410 пикселям с разрешением 30 м. Для визуализации годового хода использованы как простые линейные графики в порядке номеров суток с начала года, так и кривые аппроксимации, построенные методом локально взвешенной регрессии (Lowess).

Для каждого срока по 33 видам урочищ, выделенных на ландшафтном плане для заповедной части территории (85%), проведен расчет среднего значения NDVI и среднеквадратичного отклонения. Эти данные использованы для исследования по линейным графикам годового хода внутриурочищной (фациальной)

**Таблица 1.** Даты и количество сцен космических снимков Landsat 9, использованных для расчета и анализа динамики вегетационных индексов NDVI

**Table 1.** Dates and number of scenes of Landsat 9 space images used to calculate and analyze the NDVI dynamics

| Год   | Количество сцен |     |      |      |        |          |         | год |
|-------|-----------------|-----|------|------|--------|----------|---------|-----|
|       | апрель          | май | июнь | июль | август | сентябрь | октябрь |     |
| 2013  | 1               |     |      | 1    | 3      |          |         | 5   |
| 2014  | 1               | 1   | 1    | 1    | 2      | 2        |         | 8   |
| 2015  | 1               | 1   | 1    | 2    | 1      | 1        |         | 7   |
| 2016  |                 |     |      | 1    | 3      |          |         | 4   |
| 2017  | 2               |     |      |      | 1      | 1        |         | 4   |
| 2018  | 1               |     |      |      | 3      | 1        |         | 5   |
| 2019  | 2               | 1   | 3    |      | 1      |          | 1       | 8   |
| 2020  | 1               | 2   | 1    | 2    |        | 1        | 3       | 10  |
| 2021  |                 | 3   | 1    | 1    | 3      |          | 2       | 10  |
| 2022  | 2               |     | 1    | 1    | 1      | 1        | 1       | 7   |
| 2023  | 2               | 2   |      | 1    | 1      | 1        |         | 7   |
| 2024  | 1               | 1   |      | 1    | 1      | 2        | 1       | 7   |
| ВСЕГО | 14              | 11  | 6    | 11   | 20     | 10       | 8       | 82  |

пространственной вариабельности фитопродукционного процесса, а также скорости изменения пространственной вариабельности до и после достижения пика.

Для снижения размерности данных и выявления факторов дифференциации вегетационных индексов применен метод главных компонент с вращением Varimax normalized (программа Statistica 7.0). Каждый из факторов характеризует пространственные различия “поведения” зеленой фитомассы в ту или иную часть сезона. Классификация пикселей по годовому ходу фитомассы проведена по 5 главным факторам дифференциации NDVI методом  $k$ -средних с выделением 8 классов в каждом варианте. Визуализация пространственного распределения значений NDVI, факторов их дифференциации, классов годового хода проведена в ГИС ArcMap 3.0.

Для каждого из 33 видов урочищ построены кривые годового хода средних значений NDVI за 2013–2024 гг. Рассчитана разность между максимальным значением за теплый сезон (как правило, начало первой или третьей декады июня) и минимальным NDVI лета (как правило, в конце августа).

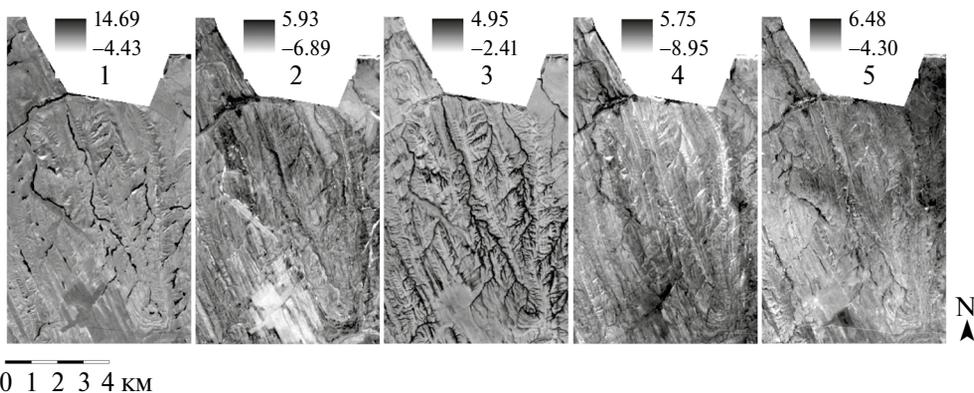
Исследование синхронности внутрисезонных изменений NDVI между 8 группами урочищ проводилось по коэффициентам корреляции Пирсона и Спирмена по всей совокупности сроков космосьемки. Оценка достоверности различий в приращениях NDVI (с положительным или отрицательным знаком) между группами урочищ проводилась методом дисперсионного анализа в программе Statistica 7.0.

Для описания гидротермических флуктуаций и трендов использованы данные метеостанций Беляевка (95 км к восток-северо-востоку, ряд с 1951 г.) и Кувандык (50 км к северо-востоку, более короткий ряд).

## Результаты

По результатам применения метода главных компонент сезонная динамика фитопродукционного функционирования описывается пятью переменными-“факторами” (93% объясненной дисперсии) (рис. 2).

Фактор 1 (27% объясненной дисперсии после вращения методом Varimax normalized) описывает возможность создания и удержания в июле–сентябре макси-



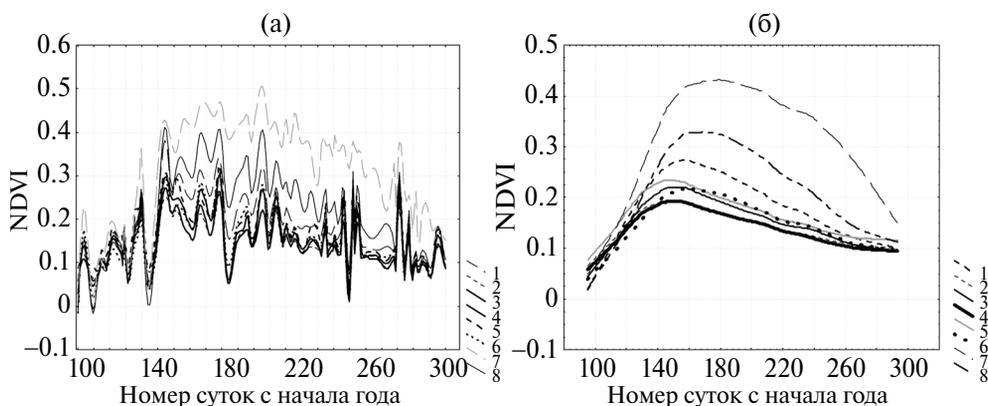
**Рис. 2.** Значения факторов 1...5 дифференциации NDVI по данным 82 сроков съемки в апреле–октябре 2013–2024 гг. Метод главных компонент с вращением Varimax normalized. Более темный тон соответствует более высоким значениям NDVI в период, описываемый данным фактором.

**Fig. 2.** Values of NDVI differentiation factors 1...5 based on 82 survey periods in April–October 2013–2024. Principal component analysis with Varimax normalized rotation. Darker tones indicate higher NDVI values in the period described by the factor.

мальной фитомассы при постоянно избыточном увлажнении в приручьевых черноольшанниках и отчасти на залежах и пастбищах, в отличие от большинства резко теряющих фитомассу степей. Фактор 2 (11% дисперсии) описывает возможность раннего начала вегетации в мае в петрофитных степях, кустарниковых и лесных сообществах при сильной задержке вегетации в залежных ковыльных степях плоских плато и днищ балок как наследие пахотных режимов. Фактор 3 (45% дисперсии) описывает возможность развития максимальной фитомассы в июне с относительно слабым уменьшением во второй половине лета в лугово-кустарниковых и лесных сообществах при минимальных значениях в петрофитных и сухих степях. Факторы 4 (7% дисперсии) и 5 (2% дисперсии) отражают возможность специфической реакции части урочищ на экстремально влажные условия второй половины лета в отдельные годы (2024 и 2013 гг. соответственно).

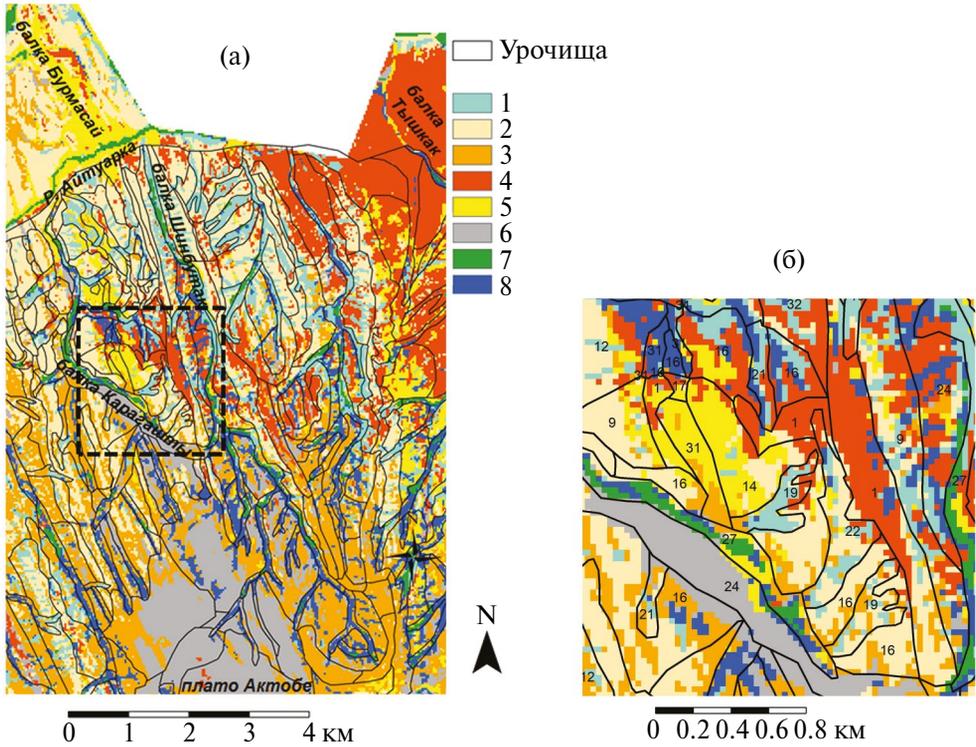
Классификация по годовому ходу NDVI приведена на рис. 3, а пространственное распределение классов — на рис. 4. Очевидно, что для всех групп урочищ характерны сильные межгодовые флуктуации в близкие сроки с отклонениями в ту или иную сторону (рис. 3а) относительно преобладающего внутрисезонного тренда с пиком в начале июня и постепенным спадом к осени (рис. 3б).

Для абсолютного большинства видов урочищ характерен раннеиюньский пик среднего NDVI (2–6 июня) (рис. 3б). Исключение составляют приручьевые черноольшанники с пиком в начале 3-й декады июня. Замедленный спад NDVI после июньского пика характеризует условия, где саморегулирование ландшафта проявляется в способности поддерживать достаточно высокую зеленую фитомассу после истощения весеннего запаса влаги и/или эффективно использовать максимум осадков, приходящийся обычно на июль, но расходуемый преимущественно на сильное физическое испарение. К группе урочищ со способностью поддерживать относительно большую фитомассу в июле относятся плато с ксерофитными



**Рис. 3.** Классы годового хода NDVI по данным 82 космоснимков Landsat 9 за вегетационный период 2013–2024 гг. (а) — средние значения NDVI для 15 наиболее типичных пикселей каждого класса (с минимальной дистанцией до центра класса); интерполяция на не обеспеченные снимками даты методом Spline. (б) — годовой ход со сглаживанием методом локально взвешенной регрессии (Lowess).

**Fig. 3.** Classes of the annual NDVI variation based on 82 Landsat 9 satellite images for the 2013–2024 growing season. (a) — average NDVI values for the 15 most typical pixels of each class (with the minimum distance to the class center); interpolation for dates not provided by images using the Spline method. (b) — annual variation with smoothing using the locally weighted regression method (Lowess).



**Рис. 4.** Классификация пикселей по годовому ходу NDVI за теплый период 2013–2024 гг. на основании значений 5 факторов дифференциации (главных компонент), совокупно объясняющих 93% дисперсии. Содержание классов — см. рис. 3. Линиями показаны границы урочищ в заповедной части территории. Справа — выделенный прямоугольником фрагмент карты; подписаны номера видов урочищ.

**Fig. 4.** Classification of pixels by the annual NDVI variation for the warm period of 2013–2024 based on the values of 5 principal components, which explain 93% of the variance. The content of the classes — see Fig. 3. The lines indicate the boundaries of the natural landscape units in the protected part of the territory.

степями, пологие приводораздельные склоны на окраине плато с ксерофитными степями, делювиальные шлейфы с ксерофитными и мезоксерофитными степями, поймы с черноольшанниками в днищах балок. Эти группы урочищ объединяет либо возможность развития хорошо дифференцированных глубокогумусированных (30–60 см) средне- или тяжелосуглинистых почв, либо возможность латерального привноса влаги. К группе урочищ с наиболее быстрым спадом NDVI начиная со второй половины июня и до августа относятся преимущественно гребни и останцы с ксеропетрофитными степями, крутые ступенчатые склоны с ксеропетрофитными степями, лощины и днища балок с сочетанием мезоксерофитных и ксеромезофитных степей, кустарников и лугов.

Пик пространственной вариабельности для урочищ плато, гребней, склонов достигается позже, чем пик среднего NDVI. Это происходит в начале 3-й декады июня, когда в одних фациях (как правило, при выпуклом микрорельефе) уже начинается летний перерыв вегетации, а в других еще сохраняется высокая интенсивность фитопродукционного процесса. На 3-ю декаду приходится пик пространственной вариабельности на шлейфах, в лощинах, балках, долинах, где есть дополнительный

латеральный привнос влаги в некоторых фациях, способных сохранять высокий уровень фитомассы до конца июня. Наиболее быстрое сокращение внутриурочищной варибельности NDVI после позднеиюньского пика к началу августа происходит в автономных видах урочищ с выпуклым рельефом и интенсивным оттоком влаги — гребней, останцовых гряд.

Распределение типов годового хода NDVI по видам урочищ (рис. 4) показывает как случаи почти полного совпадения границ, так и необходимость их корректировки или уточнения внутреннего строения в соответствии с функциональными показателями. Так, урочища округловершинных гребней с ксеропетрофитными степями практически однородны по годовому ходу (рис. 4б, № 1). Урочища лощин (рис. 4б, № 19) могут быть как однородными (класс 1) с закустаренными кощерецовыми лугами, так и мозаичными с чередованием фаций кустарниковых ковыльно-разнотравных степей и кощерецовых лугов. Днище балки Карагашты (рис. 4б, № 24), монотонно по годовому ходу (класс 6), что индицирует наследие пахотных режимов до 1980-х гг. При этом ареал класса годового хода 6 позволяет уточнить границы урочища, проведенные по весьма постепенному вогнутому перегибу рельефа. В то же время другой контур урочища того же вида (№ 24) в восточной части территории (рис. 4б) сохраняет внутреннее разнообразие фитопродукционного функционирования, предопределенное чередованием фаций с ксерофитными и ксеромезофитными степями в соответствии с микрорельефом. В некоторых случаях карта годового хода четко показывает необходимость дробления контуров на две части в соответствии с достигаемой интенсивностью фитопродукционного процесса. Например, крутые аструктурные склоны с ксеропетрофитными степями (рис. 4б, вид урочища № 14) делятся на два сектора: класс годового хода 2 отличается от класса 5 меньшей фитомассой из-за повышенной каменистости почв, особенно в июне.

Сопряженность изменения средних NDVI между типами геосистем оказалась близка к абсолютной (КК 0.98-0.99) как в целом за вегетационный период (1984–2024), так и отдельно по месяцам. Наиболее высока сопряженность средних NDVI лощин и днищ балок, что свидетельствует о сопряженности латеральных потоков. Отклонения от практически линейной зависимости наблюдались в экстремально сухие годы (2010, 2014, 2016, 2021) за счет большей фитомассы днищ балок, вскрывающих, в отличие от лощин, подземные воды. Сопряженность средних NDVI склонов и лощин чуть ниже, чем между лощинами и балками. В лощинах средняя фитомасса в сухие годы (1995, 2009, 2019) могла быть выше предсказанной. Это свидетельствует о наличии дополнительного источника влаги, помимо атмосферной, — инерционного поступления подземных вод весенних месяцев.

Экстремально влажные условия второй половины лета 2013 и 2024 гг. четко проявили различия фитопродукционного функционирования ряда местностей, что хорошо видно по пространственному распределению значений факторов 4 и 5 (рис. 2). Наибольшей восприимчивостью к позднелетнему избытку влаги (07.07.2013–15.08.2013, 21.07.2024–29.08.2024), проявляющейся в приростах NDVI, отличались группы урочищ: 1) возвышенного плато и седловин с суглинистыми почвами; 2) низменных широких днищ балок; 3) узких гребней и смежных крутых каменистых склонов с ксеропетрофитными сообществами, в том числе южной экспозиции; 4) низменные сектора балок Тышкак и Бурмасай. Граница местностей с прогивоположной реакцией на экстремально избыточное увлажнение была очень резкой и проходила вдоль днища верхнего сектора балки Карагашты.

Восприимчивость к избыточной позднелетней влаге, способной нейтрализовать обычный летний “перерыв вегетации” многих видов, неодинакова в зависимости от предшествующих условий теплого периода. В прохладном августе (после прохладного июля) экстремально влажного 2024 г. повышенные NDVI были характерны вдоль крупнейших балок и для плато Актобе. Эти урочища отличаются относительно хорошо развитым профилем среднесуглинистых черноземов южных с мощностью гумусового профиля (A + AB) 44–56 см. Однако в 2013 г. с нормативными температурами влажных июля и августа, но с сухим июнем, повышенные NDVI наблюдались только в глубокорасчлененном центральном (междуречье балок Карагашты и Шинбутак) и северо-восточном секторах. Таким образом, усиление вегетации в августе на плато Актобе произошло только в 2024 г., когда экстремально влажным было все лето и зима, но не в 2013 г, когда май и июнь были суше и теплее обычного. В годы с обычными характеристиками второй половины теплого сезона отличия были несущественными.

В июле–августе влажного 2013 г. сокращение фитомассы (т.е. невосприимчивость к аномальному притоку влаги) проявлялось: а) в юго-западном секторе с субвертикальным залеганием верхнепермских пластов и преобладанием покатых и пологих склонов; б) на останцовой поверхности выравнивания; в) в водосборном понижении балки Шинбутак.

Пастбищные угодья балок и останцовых сопок к северу от р. Айтуарка с наибольшей длительностью пребывания скота характеризуются высокой восприимчивостью к экстремальным осадкам июля–августа (2013, 2024), в отличие от аналогичных урочищ заповедника (к югу от р. Айтуарка). По нашим наблюдениям, в это время повышено обилие полыни австрийской, грудницы шерстистой и пасторальных видов (рогач) при резко сократившейся доле злаков и низком проективном покрытии (20%). В засушливые годы (2014, 2019) значения NDVI почти не отличались.

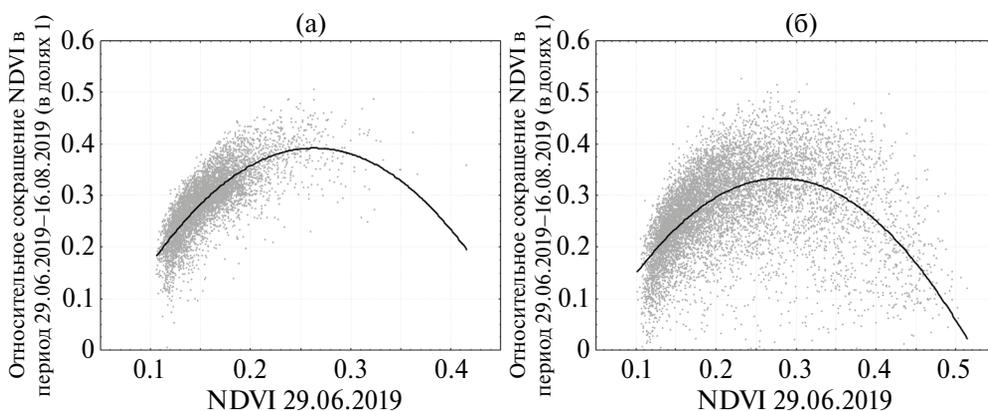
Реакция на экстремально влажные условия 2024 г. мезофитных сообществ водосборных понижений отличалась от реакции ксерофитных сообществ. Уменьшалась фитомасса степномятликово-молочайно-кровохлебково-кострецового луга на мощном выщелоченном черноземе и звездчатково-тростникового луга на лугово-черноземной почве, в отличие от ксерофитных и ксерогалофитных сообществ. Следовательно, даже обильная позднелетняя атмосферная влага не формирует потока подземных вод, которые могли бы увеличить увлажненность почв починенных позиций, где разгрузка вод формирует большую фитомассу в июне. Влага второй половины лета, видимо, полностью потребляется в автономных позициях степными фитоценозами. Во всяком случае, интенсивность формирования ветоши во второй половине лета в лугах превышает интенсивность формирования новой зеленой массы.

Низкая восприимчивость к дополнительной позднелетней влаге свойственна супераквальным урочищам прирусловых врезов и днищ балок, трансаккумулятивным урочищам днищ лошин, покатых северных и западных склонов с повышенным обилием кустарников, ксеромезофитов и мезофитов. Баланс фитомассы, несмотря на возможный прирост массы некоторых видов, смещен в сторону усиленного образования ветоши, что снижает NDVI. Следовательно, ксеромезофиты и мезофиты используют для производства фитомассы в основном раннелетний период нормальной влагообеспеченности. Позднелетняя аномалия влажности в отдельные годы мезофитами воспринимается в меньшей степени.

В условиях засушливого лета пространственные закономерности сезонной динамики NDVI иные. Так, в 2019 г. мезофитные сообщества водосборных понижений позднее начинали вегетацию, позднее достигали пика фитомассы и сильнее ее теряли во второй половине лета, чем степные сообщества автономных позиций.

В сухие годы (2019) при июньских NDVI 0.10–0.20 (что соответствует ксерофитным и ксеропетрофитным степям) относительное сокращение фитомассы (в долях 1) за лето было тем более сильным, чем выше были июньские значения (рис. 5). Максимальное падение было характерно для луговых и ксеромезофитно-кустарниковых степей (NDVI июня 0.20–0.30). В мезофитных фациях ложин (с NDVI июня более 0.30) сокращение фитомассы было менее интенсивным (рис. 5б). Среди степных сообществ минимальное сокращение было характерно для сухих типчаковых степей. В более влажных местообитаниях относительное сокращение увеличивалось. В группе урочищ плато с хорошо развитыми среднесуглинистыми черноземами южными под разнотравно-ковыльными или галофитными степями зафиксирована линейная зависимость: чем большая фитомасса накопилась к июню, тем больше были ее относительные потери за оставшийся летний период (рис. 5а), что свидетельствует об отсутствии механизмов инертности (как для заповедных, так и для залежных участков разного возраста).

Помимо межурочищных различий фитопродукционного процесса, в некоторые сроки могут усиливаться или ослабляться контрасты между секторами территории, разделенными крупными балками. Сухой июнь (после сухого мая) 2019 г. не создавал резких контрастов между секторами при обычной дифференциации фитомассы по рельефу с ростом по мере увеличения вогнутости. Во второй половине июня высокими значениями отличалась залежь 1992 г. в южном секторе плато Актобе, проявлявшая устойчивость инертность на фоне истощения запасов почвенной влаги (которое на плато в целом проявлялось меньше, чем в расчлененном секторе). В экстремально жарком и сухом 2010 г. в интервале 22 июля — 8 сентября минимальное сокращение фитомассы было свойственно урочищам плато с хорошо развитыми

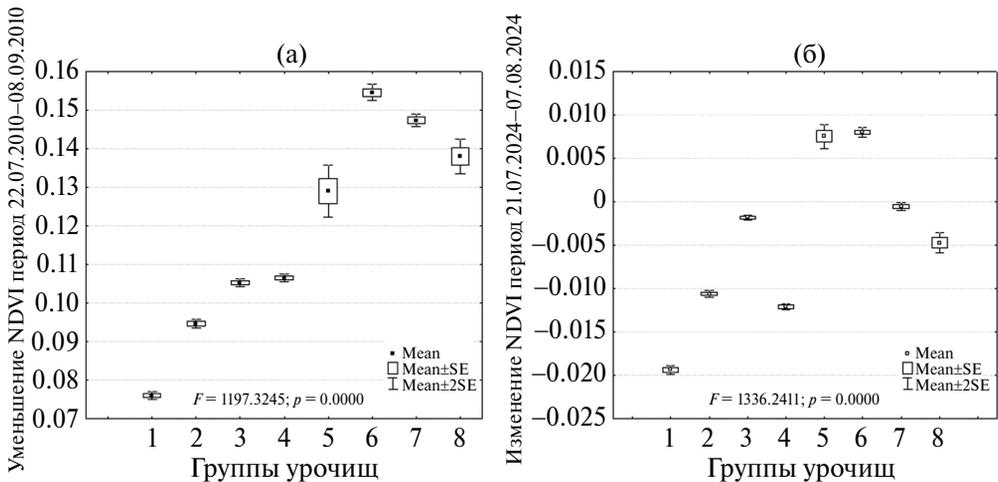


**Рис. 5.** Относительное сокращение NDVI в период 29 июня — 16 августа жаркого сухого 2019 г. (в долях 1 от NDVI 29.06.2019) в группах урочищ: (а) — на плато (6685 пикселей), (б) — в ложинах (9280 пикселей). Аппроксимация полиномом 2-й степени.

**Fig. 5.** Relative decrease in NDVI in the period June 29 — August 16 of the hot dry year 2019 (in fractions of 1 from NDVI on June 29, 2019) in groups of units: (a) — on the plateau (6685 pixels), (b) — in gullies (9280 pixels). Quadratic polynomial approximation.

глубокогумусированными черноземами. Сильнее сократилась фитомасса на гребнях с петрофитными степями на маломощных литоземах, еще сильнее — на крутых и покатых склонах с разнотравно-типчаково-ковыльным степями (рис. 6а). Максимальное сокращение фитомассы произошло в урочищах, наиболее сильно зависимых от разгрузки подземных вод: в днищах балок и водосборных понижениях с луговыми степями, лугами и кустарниками с порослью осины на черноземах гидрометаморфизированных. В экстремально влажном 2024 г. в урочищах плато происходило максимальное приращение, на шлейфах и в ложинах — уменьшение (рис. 6б).

Сопоставлены приращения NDVI за интервалы длительностью около 2 недель в начале летней паузы вегетации (июнь—начало июля) и в конце летнего периода (август) для сухих и влажных лет для зон аккумуляции (на склонах, в днищах ложин) грунтовыми водами за счет разгрузки грунтовых вод. В сухой год (2019) в местах разгрузки грунтовых вод в водосборных понижениях в июле еще продолжалось нарастание фитомассы, в отличие от фоновых степей. Проявлялась инерционность латеральной гидрогеологической связи между плато и водосборами. В августе сухого 2014 г. именно в этих урочищах происходило наиболее сильное сокращение фитомассы после прекращения латерального притока влаги и усыхания мезофильного разнотравья. Во влажные годы (2013, 2015, 2024) сокращение фитомассы к началу июля проявляется даже в местах разгрузки грунтовых вод, что индицирует прекращение латеральной подпитки.



**Рис. 6.** Изменение NDVI для групп урочищ, в период 22 июля — 8 сентября экстремально жаркого сухого 2010 г. (а) и 21 июля — 29 августа экстремально влажного 2024 г. Положительные значения соответствуют сокращению фитомассы, отрицательные — увеличению. Группы урочищ: 1 — плато, 2 — гребни, 3 — крутые склоны, 4 — покатые и пологие склоны, 5 — делювиальные шлейфы, 6 — ложины, 7 — днища балок, 8 — водосборные понижения. Дисперсионный анализ. Mean — среднее. SE — стандартная ошибка.  $F$  — критерий Фишера,  $p$  — уровень значимости.

**Fig. 6.** Changes in NDVI for groups of natural units in the period July 22 — September 8 of the extremely hot and dry year 2010 (A) and July 21 — August 29 of the extremely wet year 2024. Positive values correspond to a decrease in phytomass, negative values — to an increase. Groups of natural boundaries: 1 — plateaus, 2 — ridges, 3 — steep slopes, 4 — gentle slopes, 5 — diluvial trains, 6 — gullies, 7 — valley bottoms, 8 — catchment depressions. Analysis of variance. Mean — average. SE — standard error.  $F$  — Fisher's criterion,  $p$  — significance level.

## Обсуждение

Исследование позволило установить для групп сообществ и урочищ характерные типы сезонного хода фитопродукционного функционирования, индикатором которой служил NDVI. В условиях отсутствия детальных микроклиматических данных сведения об изменчивости фитопродукционного функционирования могут рассматриваться как индикатор метахронности гидротермических режимов.

Мезофитные и ксеромезофитные сообщества формируются при наличии достаточного увлажнения до июня, в том числе за счет позднего снеготаяния в вогнутых и затененных позициях рельефа. Такие урочища выделяются повышенным содержанием илистых частиц и мощными гумусовыми горизонтами почв (до 40–45 см). Такие сообщества эффективно и полностью используют запас почвенной влаги в первой половине июня, наращивая до максимума фитомассу. Затем истощение запасов влаги вызывает сокращение фитомассы, особенно сильное в засушливые годы. В годы с влажной второй половиной лета приращение фитомассы минимальное или отсутствует; дополнительный запас влаги не используется. Уже отмечалось [13], что кустарники (в нашем случае увеличивающие обилие в лучше увлажненных местообитаниях) менее чувствительны к росту увлажнения, чем травы.

Ксерофитные и ксеропетрофитные сообщества на маломощных супесчано-скелетных литоземах и петроземах формируются на выпуклых позициях рельефа, где снегонакопление минимально из-за сдувания в понижения, а снеготаяние начинается наиболее рано и происходит быстро, особенно на южных склонах. Поэтому максимальная фитомасса достигается уже в начале мая, когда еще не произошло иссушение почв. В засушливые периоды второй половины лета сокращение фитомассы существенно меньше, чем в мезофитных и ксеромезофитных сообществах. В отличие от последних, пик вегетации многих доминирующих полукустарничков и трав (прутняк, грудница шерстистая, полынь австрийская и др.) смещен с июня на август. Это проявление инерционности. В случае экстремально влажной второй половины лета дополнительная влага используется эффективно с существенным приращением фитомассы. Этот результат согласуется с литературными сведениями о большей восприимчивости к дополнительным осадкам в более засушливых местообитаниях, чем в увлажненных [13], более высокой сопротивляемости засухам и более высокой восстанавливаемости после избыточного увлажнения, по сравнению с гумидными ландшафтами [16]. Возобновление и усиление вегетации во второй половине теплого периода при комбинировании условия длительно высокой влажности и невысоких температур отмечалось для американских прерий [21] и аргентинской пампы [13]. При этом приращения фитомассы в геохимически сопряженных лощинах не происходит, что свидетельствует о полном потреблении избыточной влаги сообществами склонов и гребней без поступления в латеральный сток. Уже обращалось внимание на важность кумулятивного эффекта накопления влаги за несколько месяцев [13]. Наше исследование показало разную восприимчивость типично-степных плакорных и петрофитно-степных урочищ к экстремальным осадкам второй половины лета в зависимости от гидротермических условий предшествующих месяцев.

Полученные результаты, в том числе о значимости кумулятивных гидротермических эффектов, дают возможность представить наиболее вероятные реакции групп урочищ при разных сценариях климатических трендов. Такой подход считается перспективным для практических целей, в частности для прогнозирования кормовых ресурсов в степях за некоторое время до сезона выпаса [17].

Данные ближайших метеостанций показывают, что в последние 10–15 лет улучшаются условия для ускорения весеннего снеготаяния и более раннего начала вегетационного периода из-за уменьшения мартовских осадков и роста апрельских температур. В мае и июне благодаря снижению температур и, соответственно, испарения, условия стали благоприятны для продления сохранности весенних влагозапасов. Рост июльских осадков, однако, не способствует продлению раннелетней вегетации из-за резкого роста температур и испарения. В летний период с начала XXI в. господствуют засушливые условия при эпизодических сильных флуктуациях (экстремально влажные 2013, 2024 гг., засушливые 2010, 2019–2021 гг.).

При продолжении тренда можно ожидать роста фитопродуктивности мезофитных и мезоксерофитных сообществ, которые обычно достигают пика вегетации в первой декаде июня. Возможно смещение пика вегетации на вторую половину июня, как это происходит в менее петрофитных сообществах Буртинской степи. Однако в то же время не формируется благоприятных условий для улучшения вегетации зональных степных и луговых сообществ в июле и августе из-за роста испарения на фоне повышающихся температур. В случае формирования тренда на рост июльских (уже обозначившегося) и августовских осадков наибольшего роста фитомассы следует ожидать в ксеропетрофитных и сухостепных типчаково-грудницево-австрийскопопынных сообществах глубокорасчлененной местности, а также депрессионных степных сообществ выпасаемой северной части ландшафта.

Совпадение естественного позднелетнего пика вегетации с дополнительным увлажнением приводит в ксеропетрофитных и ксерогалофитных сообществах к росту зеленой фитомассы и, соответственно, расходованию влаги на транспирацию. Однако при этом не приходится ожидать роста продуктивности мезофитных и ксеромезофитных сообществ вогнутых позиций рельефа (лощин, днищ балок, пойм). Сопряженного роста фитомассы в трансаккумулятивных и супераквальных урочищах во влажные годы не происходит. Одной из существенных причин может быть большой расход влаги на создание фитомассы на гребнях, плато и склонах, а не на сток, несмотря на водопроницаемость супесчано-скелетных почв. Мезофитные и ксеромезофитные сообщества в обычных условиях засушливого лета наиболее быстро теряют живую массу и наращивают массу ветоши в августе по сравнению со степными и петрофитными. Эта закономерность не отменяется даже в случае обильных осадков июля и августа. Исследования на другом участке заповедника “Оренбургский”, — Предуральской степи — расположенном западнее на равнине [14], также показали неустойчивость ксеромезофитных сообществ к засухам, но мезофитные сообщества с кустарниками снижали фитомассу гораздо меньше, что расходится с нашими результатами.

Глубокая гумусированность и тяжелый гранулометрический состав почв плато в экстремально влажные годы способствуют удержанию влаги, что благоприятно для активной позднелетней вегетации типичностепных разнотравно-типчаково-ковыльных и старозалежных разнотравно-ковыльных степей. Следовательно, в случае тренда на рост увлажнения второй половин лета можно прогнозировать, как и для ксеропетрофитных сообществ, рост продуктивности и “смягчение” обычного для степей летнего перерыва вегетации. Исследования в Предуральской степи показали неустойчивость к засухам ксеромезофитных сообществ и залежей на месте ксерофитных сообществ [14].

В случае активного роста июльских и августовских температур, т.е. тренда последних 30 лет, и отсутствия роста осадков (что характерно сейчас для августа)

ксеропетрофитные сообщества обладают запасом инерционности, так как способны эффективно использовать скудную влагу и почти сохранять фитомассу в наиболее засушливые годы, в отличие от типичных степей и лугов.

Наше исследование ограничено применением только одного вегетационного индекса, характеризующего соотношение живой и мертвой фитомассы и степень покрытия почвы. Другие стороны изменчивости функционирования ландшафта могут быть охарактеризованы через индексы, отражающие влажность фитомассы, температурный режим приповерхностного слоя, отражающую способность открытой почвы и др. Для развития исследований необходимо применение более широкого набора вегетационных индексов, учитывающих влияние почвы, а также более подробная верификация их содержания с учетом соотношения фракций фитомассы, особенно в наиболее высокопродуктивных многоярусных мезофитных сообществах. Требуется дальнейшей проверки для разных групп урочищ полученный результат о регулирующей роли свойств почв в способности фитоценоза сохранять инерционность при экстремальных гидротермических условиях.

## **Заключение**

Интеграция режимов функционирования может происходить в экстремальные годы по большим группам урочищ — местностям. Приращение и падение средней интенсивности фитопродукционного процесса происходит синхронно в разных группах урочищ.

Ксеропетрофитные и сухие степи глубокорасчлененного сектора с литоземами и петроземами наиболее восприимчивы к обильным осадкам второй половины лета с ростом фитомассы, но инертны в засушливые периоды без уменьшения фитомассы. Для сильностравленных сообществ, сходных по составу доминантов после сокращения обилия злаков, характерна та же закономерность. В случае потепления и иссушения прогнозируется устойчивое состояние.

Типичные разнотравно-типчаково-ковыльные степи плато на хорошо развитых среднесуглинистых черноземах южных более восприимчивы к позднелетним экстремальным осадкам с ростом фитомассы, чем ксеропетрофитные степи сильнокаменистых местообитаний.

Во второй половине лета во влажные годы сообщества днищ балок, лощин и шлейфов невосприимчивы к дополнительному увлажнению и теряют массу или рост ветоши превышает рост зеленой массы, в отличие от склонов и гребней, которые позитивно реагируют на увлажнение. Ксеромезофитные и мезофитные сообщества лощин наименее устойчивы к засухе.

## **Благодарности**

Исследование выполнено при финансовой поддержке Российского научного фонда (проект 24-17-00045).

## **Список литературы**

1. Базилевич Н.И. Биологическая продуктивность экосистем Северной Евразии. Москва: Наука, 1993. 293 с.
2. Барталев А.С., Егоров В.А., Жарко В.О., Лупян Е.А., Плотников Д.Е., Хвостиков С.А., Шабанов Н.В. 2016. Спутниковое картографирование растительного покрова России. Москва: ИКИ РАН. 208 с.

3. Беручашвили Н.Л. Этология ландшафта и картографирование состояний природной среды. Тбилиси: Изд-во Тбилисского университета, 1989. 198 с.
4. Гродзинский М. Д. Ландшафтна екологія. Київ: Знання, 2014. 550 с.
5. Коломыц Э.Г. Экспериментальная географическая экология. Записки географа-натуралиста. Москва: Товарищество научных изданий КМК, 2018. 716 с.
6. Мордкович В.Г. 2014. Степные экосистемы. Новосибирск: Акад. изд-во “Гео”, 170 с.
7. Рябинина Н.О. Степедание. Волгоград: Изд-во ВолГУ, 2014. 472 с.
8. Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Шмакова Е.И., Снытко В.А., Дубынина С.С., Магомедова Л.Н., Нефедьева Л.Г., Семенюк Н. В., Тишков А.А., Ти Гран, Хакимзянова Ф.И., Шатохина Н.Г., Кыргыз Ч.О., Самбуу А.Д. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018. 110 с.
9. Хорошев А. В. Пространственная структура как фактор стабильности биопродукционного функционирования степных геосистем (на примере Айтуарской степи, Южный Урал) // Принципы экологии. Т. 9. 2020. № 3. С. 71–86.
10. Хорошев А.В., Леонова Г.М. Реакции при изменении увлажнения в ландшафте Айтуарской степи (Южный Урал) // Вестник Московского университета, серия 5 география. 2015. № 4. С. 95–103.
11. Хорошев А.В., Калмыкова О.Г., Дусаева Г.Х. Оценка индекса NDVI как источника информации о наземной фитомассе в степях // Исследование Земли из космоса. 2023. № 3. С. 27–43. <https://doi.org/10.31857/S020596142303003X>
12. Eastman J.R., Sangermano F., Machado E.A., Rogan J., Anyamba A. Global trends in seasonality of normalized difference vegetation index (NDVI), 1982–2011 // Remote Sensing. Vol. 5. 2013. P. 4799–4818. <https://doi.org/10.3390/rs5104799>
13. Fabricante I., Oesterheld M., Paruelo J.M. Annual and seasonal variation of NDVI explained by current and previous precipitation across Northern Patagonia // Journal of Arid Environments. Vol. 73, Issue 8. 2009. P. 745–753.
14. Fedorov N.I., Zharkikh T.L., Mikhailenko O.I., Bakirova R.T., Martynenko V.B. Forecast changes in the productivity of plant communities in the Pre-Urals steppe site of Orenburg state nature reserve (Russia) in extreme drought conditions using NDVI // Nature Conservation Research. Заповедная наука 2019. 4 (Suppl.2). P. 104–110. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.044>
15. Gilmanov T.G., Tieszen L.L., Wylie B.K., Flanagan L.B., Frank A.B., Haferkamp M.R., Meyers T.P., Morgan J.A. Integration of CO<sub>2</sub> flux and remotely-sensed data for primary production and ecosystem respiration analyses in the Northern Great Plains: potential for quantitative spatial extrapolation // Global Ecology and Biogeography. 2005. Vol. 14. P. 271–292.
16. Hossain L., Li J. NDVI-based vegetation dynamics and its resistance and resilience to different intensities of climatic events // Global Ecology and Conservation. Vol. 30. 2021, e01768. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01768>
17. Jobbagy E.G., Sala O.E., Paruelo J.M. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach // Ecology. Vol. 83(2). 2002. P. 307–319.
18. Klimavicius L., Rimkus R., Stonevicius E. Seasonality and long-term trends of NDVI values in different land use types in the eastern part of the Baltic Sea basin // Earth system changes in marginal seas / Oceanologia. Vol. 65. 2023. P. 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.02.007>
19. Sternberg T., Tsolmon R., Middleton M., Thomas D. Tracking desertification on the Mongolian steppe through NDVI and field-survey data // International Journal of Digital Earth. Vol. 4(1). 2011. P. 50–64. <https://doi.org/10.1080/17538940903506006>

20. Vogel A., Scherer-Lorenzen M., Weigelt A. Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness // PLoS One. Vol. 7(5). 2012, e36992. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036992>

21. Wang R., Gamon J.A., Montgomery R.A., Townsend P.A., Zyguelbaum A.I., Bitan K., Tilman D., Cavender-Bares J. Seasonal Variation in the NDVI–Species Richness Relationship in a Prairie Grassland Experiment (Cedar Creek) // Remote Sensing. 2016. Vol. 8, 128. <https://doi.org/10.3390/rs8020128>

## Sensitivity of Phytoproduction in Low-Mountain Steppe Landscapes in the Southern Urals to Hydrothermal Fluctuations

A.V. Khoroshev

*Lomonosov Moscow State University, Faculty of Geography, Moscow, Russia*

*E-mail: avkh1970@yandex.ru*

Received 27.02.2025

Revised 08.05.2025

Accepted 27.05.2025

Identification of the natural range and sequence of landscape states is required to assess the response of the phytoproduction process to external signals in terms of inertia and susceptibility. We studied the spatio-temporal dynamics of normalized difference vegetation indices (NDVI) in the steppe landscape of the Orenburgsky Reserve to rank groups of natural units by the sensitivity of functioning to hydrothermal fluctuations and climatic trends. Data for the vegetation period of 2013–2024 for 82 periods were taken. We performed the principal component analysis to identify 5 factors describing either the NDVI dynamics for a particular part of the vegetation period or the specific response of units to extreme weather events. Eight classes of annual variation were identified, differing in the time of reaching the peak of phytomass and the severity of its late summer decrease. We found evidence for the synchronicity of intraseasonal changes in average NDVI between groups of units. Various forms of resistance to hydrothermal fluctuations were distinguished. Xerophytic and dry steppes on ridges and slopes are the most resistant to summer drought almost not losing phytomass. However, they are susceptible to heavy precipitation in the late summer and increase phytomass. In case of climate warming and drying, they will be the most resistant. Typical steppes on the plateau on loamy southern chernozems are more susceptible to late summer extreme precipitation, provided that the first half of summer was wet. Xeromesophytic and mesophytic communities in gullies lose phytomass most strongly during summer drought being almost not susceptible to additional moisture. This makes them the most vulnerable in case of increase in temperature and decrease in precipitation.

*Keywords:* NDVI, steppe, hydrothermal conditions, seasonal dynamics, drought, extreme precipitation, inertia, relief, forecast

## References

1. Bazilevich N.I. Biologicheskaja produktivnost' jekosistem Severnoj Evrazii. Moskva: Nauka, 1993. 293 s.
2. Bartalev A.S., Egorov V.A., Zharko V.O., Lupjan E.A., Plotnikov D.E., Hvostikov S.A., Shabanov N.V. 2016. Sputnikovoe kartografirovanie rastitel'nogo pokrova Rossii. Moskva: IKI RAN. 208 s.
3. Beruchashvili N.L. Jetologija landshafta i kartografirovanie sostojanij prirodnoj sredy. Tbilisi: Izd-vo Tbilisskogo universiteta, 1989. 198 s.

4. Grodzins'kij M. D. Landshaftna ekologija. Kiiiv: Znannja, 2014. 550 s.
5. Kolomyts Je.G. Jeksperimental'naja geograficheskaja jekologija. Zapiski geografa-naturalista. Moskva: Tovarishhestvo nauchnyh izdanij KMK, 2018. 716 s.
6. Mordkovich V.G. 2014. Stepnye jekosistemy. Novosibirsk: Akad. izd-vo "Geo", 170 s.
7. Rjabinina N.O. Stepevedenie. Volgograd: Izd-vo VolGU, 2014. 472 s.
8. Titljanova A.A., Bazilevich N.I., Shmakova E.I., Snytko V.A., Dubynina S.S., Magomedova L.N., Nefed'eva L.G., Semenjuk N. V., Tishkov A.A., Ti Tran, Hakimzjanova F.I., Shatohina N.G., Kyrgys Ch.O., Sambuu A.D. Biologicheskaja produktivnost' travjanyh jekosistem. Geograficheskie zakonomernosti i jekologicheskie osobennosti. Novosibirsk: IPA SO RAN, 2018. 110 s.
9. Khoroshev A. V. Prostranstvennaja struktura kak faktor stabil'nosti bioprodukcionnogo funkcionirovaniya stepnyh geosistem (na primere Ajtuarskoj stepi, Juzhnyj Ural) // Principy jekologii. T. 9. 2020. № 3. S. 71–86.
10. Khoroshev A.V., Leonova G.M. Reakcii pri izmenenii uvlazhnenija v landshafte Ajtuarskoj stepi (Juzhnyj Ural) // Vestnik Moskovskogo universiteta, serija 5 geografija. 2015. № 4. S. 95–103.
11. Khoroshev A.V., Kalmykova O.G., Dusaeva G.H. Ocenka indeksa NDVI kak istochnika informacii o nadzemnoj fitomasse v stepjah // Issledovanie Zemli iz kosmosa. 2023. № 3. S. 27–43. <https://doi.org/10.31857/S020596142303003X>
12. Eastman J.R., Sangermano F., Machado E.A., Rogan J., Anyamba A. Global trends in seasonality of normalized difference vegetation index (NDVI), 1982–2011 // Remote Sensing. Vol. 5. 2013. P. 4799–4818. <https://doi.org/10.3390/rs5104799>
13. Fabricante I., Oesterheld M., Paruelo J.M. Annual and seasonal variation of NDVI explained by current and previous precipitation across Northern Patagonia // Journal of Arid Environments. Vol. 73, Issue 8. 2009. P. 745–753.
14. Fedorov N.I., Zharkikh T.L., Mikhailenko O.I., Bakirova R.T., Martynenko V.B. Forecast changes in the productivity of plant communities in the Pre-Urals steppe site of Orenburg state nature reserve (Russia) in extreme drought conditions using NDVI // Nature Conservation Research. Заповедная наука 2019. 4 (Suppl.2). P. 104–110. <https://doi.org/10.24189/ncr.2019.044>
15. Gilmanov T.G., Tieszen L.L., Wylie B.K., Flanagan L.B., Frank A.B., Haferkamp M.R., Meyers T.P., Morgan J.A. Integration of CO<sub>2</sub> flux and remotely-sensed data for primary production and ecosystem respiration analyses in the Northern Great Plains: potential for quantitative spatial extrapolation // Global Ecology and Biogeography. 2005. Vol. 14. P. 271–292.
16. Hossain L., Li J. NDVI-based vegetation dynamics and its resistance and resilience to different intensities of climatic events // Global Ecology and Conservation. Vol. 30. 2021, e01768. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2021.e01768>
17. Jobbagy E.G., Sala O.E., Paruelo J.M. Patterns and controls of primary production in the Patagonian steppe: a remote sensing approach // Ecology. Vol. 83(2). 2002. P. 307–319.
18. Klimavicius L., Rimkus R., Stonevicius E. Seasonality and long-term trends of NDVI values in different land use types in the eastern part of the Baltic Sea basin // Earth system changes in marginal seas / Oceanologia. Vol. 65. 2023. P. 171–181. <https://doi.org/10.1016/j.oceano.2022.02.007>
19. Sternberg T., Tsolmon R., Middleton M., Thomas D. Tracking desertification on the Mongolian steppe through NDVI and field-survey data // International Journal of Digital Earth. Vol. 4(1). 2011. P. 50–64. <https://doi.org/10.1080/17538940903506006>
20. Vogel A., Scherer-Lorenzen M., Weigelt A. Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness // PLoS One. Vol. 7(5). 2012, e36992. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0036992>
21. Wang R., Gamon J.A., Montgomery R.A., Townsend P.A., Zyguelbaum A.I., Bitan K., Tilman D., Cavender-Bares J. Seasonal Variation in the NDVI–Species Richness Relationship in a Prairie Grassland Experiment (Cedar Creek) // Remote Sensing. 2016. Vol. 8, 128. <https://doi.org/10.3390/rs8020128>