

Научная статья
УДК 581.5+574.45
doi: 10.17223/19988591/68/11

Динамика фитомассы лугов поймы Средней Оби в течение вегетационного сезона

Людмила Федоровна Шепелева¹, Лариса Геннадьевна Колесниченко²,
Егор Евгеньевич Чураков³, Марина Сергеевна Пудова⁴,
Инна Олеговна Рожкова-Тимина⁵, Сергей Николаевич Воробьев⁶

^{1, 2, 3, 4, 6} Национальный исследовательский Томский государственный университет,
Томск, Россия

^{1, 5} Береговой научно-технологический центр, Сахалинский государственный
университет, Южно-Сахалинск, Россия

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>, shepelevalf@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>, klg7777@mail.ru

³ georgy-chaika@yandex.ru

⁴ marina.teslinova@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0002-8995-6062> inna.timina@mail.ru

⁶ <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>, soil@green.tsu.ru

Аннотация. Для понимания механизмов круговорота органического углерода в пойменной экосистеме изучалась динамика фитомассы лугов поймы Средней Оби (стационар Кайбасово Томского карбонового полигона). В течение вегетационного сезона 2023 г. исследовали 4 не выкашиваемых фитоценоза: разнотравно-злаковый, разнотравный девясилловый, вейниково-осоковый, разнотравно-дернистоосоковый и 2 сенокоса – аналоги разнотравно-злакового и вейниково-осокового фитоценозов. Оценивались динамика надземной фитомассы лугов по компонентам, видовое разнообразие, состав доминантов, соотношение биологических и экологических групп видов. Укосы проводились ежемесячно с мая по октябрь. Соотношение подземной живой фитомассы и мортмассы оценивали в три срока – начало июля, сентября, октября. Установлено, что запас фитомассы изученных сообществ составляет от 1 288 до 3 763 г/м², доля надземной части составляет от 18 до 23%. Превышение подземной массы над надземной отражает особенности функционирования пойменных травяных экосистем. Наблюдается существенное превышение запасов живой подземной массы над мортмассой во все сроки наблюдений на всех лугах. Отношение зеленой биомассы к биомассе живых корней составляет 0,3–0,4 при высоких положениях рельефа и от 0,1 до 0,3 – при низких положениях. Под влиянием меняющихся гидроклиматических условий в сообществах происходят существенные изменения фитомассы в течение сезона. Выявленные изменения фитомассы свидетельствуют о роли индивидуальной ритмики развития доминантных видов в формировании запасов фитомассы лугов, что необходимо учитывать в сроках отбора образцов.

Ключевые слова: пойма Оби, луговые сообщества, запасы надземной и подземной фитомассы

Источник финансирования: работа выполнена при поддержке проектов государственного задания № 0721–2020–0019 (концептуализация, написание и редактирование основного текста), № FSWM–2023–0005 (камеральная и статистическая обработка материала), РНФ № 23–16–00218 (полевые исследования) и РНФ № 24–17–00300 (обработка методики исследования корневой системы).

Благодарности: работы выполнены на оборудовании Уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента» ТГУ.

Для цитирования Шепелева Л.Ф., Колесниченко Л.Г., Чураков Е.Е., Пудова М.С., Рожкова-Тимина И.О., Воробьев С.Н. Динамика фитомассы лугов поймы Средней Оби в течение вегетационного сезона // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2024. № 68. С. 195–218. doi: 10.17223/19988591/68/11

Original article

doi: 10.17223/19988591/68/11

Dynamics in the phytomass of meadows in the middle Ob floodplain during the growing season

Ludmila F. Shepeleva¹, Larisa G. Kolesnichenko², Egor E. Churakov³, Marina C. Pudova⁴, Inna O. Rozhkova-Timina⁵, Sergey N. Vorobyev⁶

^{1, 2, 3, 4, 6} Tomsk State University, Tomsk, Russian Federation

^{1,5} Coastal Scientific and Technological Center, Sakhalin State University, Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation)

¹ <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>, shepelevalf@mail.ru

² <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>, klg77777@mail.ru

³ georgy-chaika@yandex.ru

⁴ marina.teslinova@gmail.com

⁵ <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>, soil@green.tsu.ru

Summary. The article is related to the study of the dynamics in the phytomass in order to understand the mechanisms of circulation and establish the initial conditions for the retention of organic carbon in the floodplain ecosystem. During the 2023 growing season, the rhythmicity of the primary production process of meadow phytocenoses of the middle Ob floodplain were studied. The research was carried out at the Kaibasovo stationary of Tomsk State University (57°14'44.0391"N, 84°11'00.2761"E), located within the subzone of the southern taiga, the Shegarsky segment of the Ob floodplain (see Fig. 1). 4 non-mowed phytocenoses were studied: mixed-grass, mixed-herb elecampane (ass. *Poa angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986), veiny-sedge (ass. *Thalictrum-Phalaroidetum* (Libbert 1931) Taran, 1995), mixed-grass-sod-sedge (ass. *Sanguisorbo officinalis-Caricetum cespitosae* Taran 1995). Hayfields were also studied - two trial areas - analogues of grass-grass and veiny-sedge phytocenoses.

The dynamics of the aboveground phytomass of meadows was considered by components - green mass, litter, standing dead plant biomass. Sampling of aboveground phytomass was carried out monthly from May to October. Geobotanical relieves was carried out on permanent test areas with a size of 100 m², samples of aboveground phytomass were taken from five squares with a size of 0.25 m². In the wet state, the mowing was sorted by species, then dried to an air-dry state and weighed to identify species diversity, the composition of dominants, the ratio of biological (cereals, sedges, grasses, legumes) and ecological groups species (see Tables 2, 3). The change in underground phytomass was studied in a soil layer of 0-20 cm, the ratio of standing phytomass and mortmass was analyzed in three periods - early July, September, October. Soil monoliths with a volume of 10 cm³ were selected in the center of the sloping sites in layers 0-10 and 10-20 cm to determine the underground mass. The underground phytomass was washed from the soil using a sieve with a 0.25 mm hole, stained and dried

in a drying cabinet for 24 hours at a temperature of 80 degrees, then weighed [13]. For each sample area, the average values were determined from all five repetitions, after which the reserves of all components of the plant substance were expressed in grams per square meter. The roots were divided into fractions - living (B) and dead (V) in appearance using certain features according to the method.

Analysis of monthly average air temperatures and precipitation (*see Table 1*) during the growing seasons of 2022 and 2023, and comparing the data with the average for the previous 10 years showed that the weather conditions in spring and early summer of 2023 were cold and dry, and starting in July - warm and humid. The flood of 2023 was low and the meadows of the high manes were not flooded by flood waters, and the humidification of the meadows of the lower parts of the slopes of the manes was ensured by the rise of the groundwater level during the flood. It was found that phytomass of the studied communities ranges from 1288 to 3763 g/m², the share of the above-ground part ranges from 18 to 23%. In all meadows, there is a significant excess of reserves of living underground mass over the mortmass at all observation periods (*see Table 4*). The ratio of green biomass to the biomass of living roots is 0.3-0.4 at high relief positions and from 0.1 to 0.3 at low positions. All indicators are lower than those published [15] on stocks of phytomass of floodplain meadows in the area of Kolpashevo. These low values indicate a significant excess of the underground mass over the aboveground mass, which reflects the peculiarities of the functioning of floodplain grass ecosystems. The revealed seasonal changes in phytomass indicate the role of the individual rhythm of development of dominant species in the formation of grassland phytomass reserves, which must be taken into account in the timing of sampling to determine primary productivity. In general, the ratio of phytomass fractions (litter, standing dead plant biomass, green mass) is determined both by the influence of weather conditions and the composition of the dominant meadows. Under the influence of changing hydro-climatic conditions in communities, significant changes in phytomass occur during the season, with the bulk of the plant matter accumulating in the mortmass. In arid conditions, there is a decrease in the mass of grasslands and the accumulation of dead plant residues. With increasing humidity, the total aboveground mass increases, while the proportion of dead plant matter decreases. There are differences in fluctuations of green phytomass for different meadows during the growing season: two rises of green mass (July and August-September) are characteristic for grasslands of various grasses, one maximum was revealed for veiny-sedge and grass-sod meadows in August. There are two maxima of standing dead plant biomass, formation - spring and autumn. Active decomposition of the litter occurs in August on mixed-herb (elecampane), veiny-sedge and mixed-grass-sod meadows, and on mixed-grass-cereal - decomposition of the litter begins in September. The processes of dying off of living underground phytomass in conditions of sufficient moisture proceed more intensively than in conditions of drier phytocenoses. The distribution of underground phytomass in the upper and lower soil layers may depend on the humidity of the habitat, which is associated with the position in the relief of the floodplain, as well as on the structure of the plant community, the greatest concentration of phytomass is observed in the upper soil horizon (*see Table 4*).

The article contains 6 Figures, 4 Tables, 29 References.

Keywords: Ob floodplain, meadow communities, reserve of aboveground and underground phytomass

Fundings: The work was supported by state assignment projects No. 0721-2020-0019 (conceptualization, writing and editing of the main text), No. FSWM-2023-0005 (office and statistical processing of the material) and the Russian Science Foundation No. 23-16-00218 (field research), Russian Science Foundation No. RSF 24-17-00300 (development of methods for studying the root system).

Acknowledgments: The work was carried out using the equipment of the Unique scientific installation "System of experimental bases located along the latitudinal gradient" TSU.

For citation: Shepeleva LF, Kolesnichenko LG, Churakov EE, Pudova MS, Rozhkova-Timina IO, Vorobyev SN. Dynamics of phytomass in the floodplain meadows of the middle Ob during the growing season. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2024;68:195-218. doi: 10.17223/19988591/68/11

Введение

Пойменные территории, наиболее продуктивные экосистемы суши, являются одними из наименее изученных объектов в качестве потенциальных долгосрочных резервуаров углерода [1–7]. Для определения глобального значения пойменных систем в наземном углеродном бюджете необходимы понимание механизмов круговорота и установления исходных условий для удержания органического углерода [8]. Образование растительного вещества и его деструкция обеспечивают круговорот углерода и других элементов. Запас фитомассы является одним из основных элементов круговорота углерода [9–11]. Сравнение травяных экосистем по этому показателю представлено во многих работах [12].

По пойменным лугам Западной Сибири имеются лишь единичные материалы по изучению первичной продуктивности [13–15]. Обобщение данных представлено в работах [11–12, 15]. Сезонная и разногодичная динамика запасов фитомассы рассмотрена в работах [16–17] при изучении травяных экосистем Барабы. Подробное описание сезонной и разногодичной динамики суходольных лугов Европейской России содержится в работе [18], где показана зависимость продуцирования и деструкции растительного вещества от состава сообществ и влияния факторов среды. Для условий поймы Оби таких данных нет.

Целью нашей работы являлось изучение сезонных изменений запасов фитомассы для оценки биологического круговорота луговых экосистем поймы Оби.

Материалы и методы

В течение вегетационного периода 2023 г. проведены исследования луговых фитоценозов поймы Средней Оби, крупнейшей реки Западной Сибири [19–21]. Оценка динамики, структуры и запасов растительной фитомассы выполнялась на постоянных пробных площадях (ПП) участка Кайбасово Томского карбонового полигона (57°14'44.0391"N, 84°11'00.2761"E) (рис. 1).

Исследования проводились в шести луговых фитоценозах, выполнены их геоботанические описания, отбор надземной фитомассы. С целью изучения массы и структуры подземной фитомассы взяты почвенные монолиты. Изучались естественные луговые фитоценозы, находящиеся в разных условиях увлажнения, и их сенокосные аналоги.

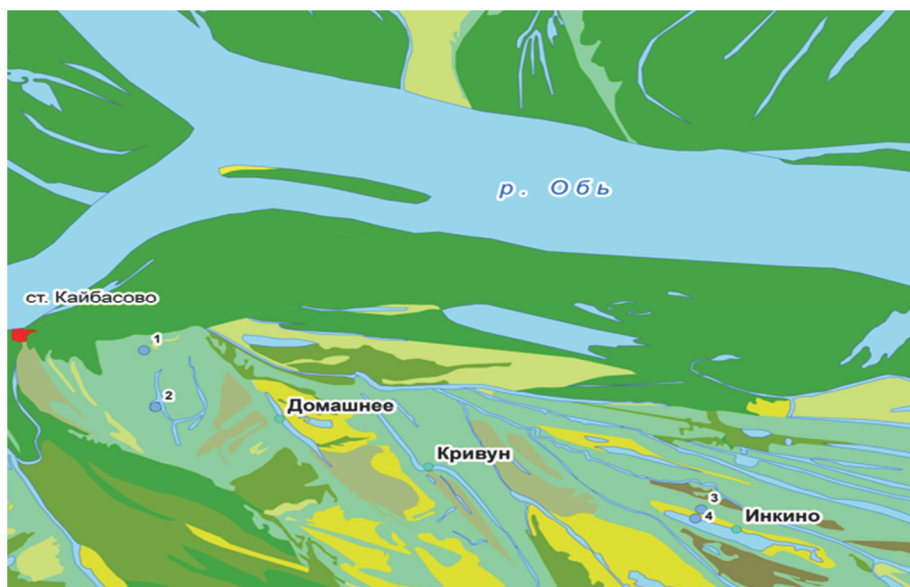


Рис. 1. Карта-схема территории исследования
(1–4 – расположение площадей мониторинга)

[Fig 1. Schematic map of the research site (1-4 is the location of the monitoring areas)]

T1 – незатапливаемый разнотравно-злаковый луг на высокой гриве, развитый на аллювиальных дерново-луговых среднесуглинистых почвах. Союз *Festucion* Sipailova et al., 1985, acc. *Poo angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986 [22].

T2 – регулярно затапливаемый вейниково-осоковый луг в нижней части пологого склона на аллювиальных луговых почвах. Союз *Magnocaricion elatae* W. Koch, 1926, Acc. *Thalicthro-Phalaroidetum* (Libbert 1931) Taran, 1995, c/acc *Th-Ph-Calamagrostietosum purpureae* [23].

T3 – редко затапливаемый разнотравный девясилковый луг на высокой гриве на аллювиальных луговых среднесуглинистых почвах. Союз *Festucion* Sipailova et al., 1985, acc. *Poo angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986 [22].

T4 – регулярно затапливаемый разнотравно-дернистоосоковый луг на склоне гривы на лугово-болотных почвах. Союз *Molinion caeruleae* W. Koch 1926, acc. *Sanguisorbo officinalis-Caricetum cespitosae* Taran 1995.

Исследовали также пробные площади – аналоги на сенокосах:

T10 – аналог T1, пырейно-мятликовый фитоценоз, развит по соседству с T1 в скашиваемой части луга.

T20 – аналог T2, разнотравно-пырейный луг развит в нижней части склона гривы по соседству с T2.

Методы исследований. Запасы зеленой фитомассы, подстилки и ветоши определяли методом пробных укусов [24]. Весовое участие отдельных видов в составе сообщества контролировали геоботаническими описаниями на площади 100 м², учитывая флористический состав и обилие видов растений,

общее проективное покрытие травостоя (ОПП), его высоту (табл. 2–3). Растения срезали на уровне почвы с пяти учетных площадок размером 0,25 м². Срезанные укосы разбирали по видам, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Общую массу травостоя определяли суммированием масс отдельных видов. Исследования надземной фитомассы выполняли ежемесячно с мая по ноябрь. Изучение сенокосов проводилось в июле – сентябре.

Принадлежность видов растений к экологическим группам определяли на основе использования биоиндикационных экологических шкал Л.Г. Раменского [22, 25]. Группы по увлажнению выделены и названы согласно Ю.А. Львову и соавт. [26]. Латинские названия видов приняты в соответствии с работой «Определитель растений Томской области» [27].

Подземную фитомассу на каждой из пяти учетных площадок в пределах пробной площади отбирали в июле, сентябре, октябре. Из слоев глубиной 0–10 и 10–20 см, где сосредоточено основное количество подземного растительного вещества [13, 18], брали почвенные монолиты объемом 10 см³.

Подземную фитомассу отмывали на ситах с отверстиями 0,25 мм, окрашивали и высушивали в сушильном шкафу 24 часа при температуре 80 градусов, затем взвешивали [13].

Фракции живых (В) и мертвых (V) корней выделяли по внешнему виду по методике [12–13].

При изложении материалов исследований использовали термины и обозначения запасов фитомассы, предложенные А.А. Титляновой и соавт. [11]: зеленая фитомасса (G), ветошь (D), подстилка (L), надземная мортмасса (D + L), надземная фитомасса (G + D + L). Подземные органы обозначали [11]: живые подземные органы (B), мертвые подземные растительные остатки (V), подземное растительное вещество (B + V).

При обработке материалов пользовались методами непараметрической статистики (критерий Краскела–Уоллиса и медианный тест), так как в исследуемых выборках не были соблюдены условия нормального распределения. Статистическую обработку результатов проводили при помощи пакета Statistica 6.0.

Оценка погодных условий проводилась с использованием данных метеостанции Молчаново (<https://meteoinfo.ru/>, <https://rp5.ru>) и гидропоста Никольское (<https://allrivers.info/gauge/ob-nikolskoe>), кроме того, для оценки температуры почв использовали данные метеостанции Кайбасово (АМК ИМКЭС СО РАН).

Результаты исследования и обсуждение

Для понимания и анализа фитомассы и состава лугов необходимо знание погодных условий не только вегетационного сезона текущего года, но и предыдущего, и даже ряда предыдущих лет [18, 22, 28]. Поэтому мы проанализировали погодные условия по количеству осадков и температуре воздуха не только за сезон вегетации 2023 г., но и за 2022 г., также провели

сравнение этих показателей со средними многолетними данными за 10 предыдущих лет (2011–2021 гг.) (табл. 1).

По сравнению со среднемноголетними данными и данными предыдущего 2022 г. весна 2023 г. была холодной (апрель – май) и сухой, а начиная с июня установилась теплая и достаточно влажная погода. При этом теплым и влажным был также и сентябрь, в отличие от осени 2022 г.

Половодье в 2023 г. не было высоким, и луга не затапливались паводковыми водами. Вода выходила на пойму по протокам и внутриводоемным водотокам, что обеспечивало кратковременный подъем уровня грунтовых вод и увлажнение лугов нижнего уровня (пробные площади Т2, Т4, Т20).

Эти особенности погодных условий и паводковой ситуации, несомненно, оказали свое влияние на развитие надземной и подземной фитомассы лугов Кайбасовского полигона.

Геоботаническая характеристика пробных площадей по итогам изучения их травостоя в 2023 г.

Естественные фитоценозы. Т1. В июле 2023 г. травостой разнотравно-злакового луга был сравнительно невысоким, разреженным и неравномерным с общим проективным покрытием около 70% (табл. 2). В травостое доминировали (около 30% проективного покрытия) злаки – мятлик узколистный (*Poa angustifolia* L.) и костер безостый (*Bromopsis inermis* (Leyss.) Holub), обильно (5–7%) были представлены в группировках ежа сборная (*Dactylis glomerata* L.) и лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis* L.), а из разнотравья – зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa* (L.) Moench) и пижма (*Tanacetum vulgare* L.).

Таблица 1 [Table 1]

Средние за месяц температуры воздуха и суммы осадков в апреле – сентябре 2022–2023 гг., по данным метеостанции Молчаново
[Average monthly air temperatures and precipitation in April - September 2022-2023, according to the Molchanovo weather station]

Годы/месяцы [Years/months]	Апрель [April]	Май [May]	Июнь [June]	Июль [July]	Август [August]	Сентябрь [September]
Температура воздуха, °C [Air temperature, °C]						
Средние за 2011–2021 гг. [Average values for 2011-2021]	4,3	9,3	17,5	18,8	16,1	9,2
2022	4,6	13,6	15,4	17,7	15,0	8,6
2023	–0,8	10,8	17,2	20,3	16,2	11,2
Осадки, мм [Precipitation, mm]						
Средние за 2011–2021 гг. [Average values for 2011-2021]	35	53	49	70	69,9	47
2022	31,5	7,9	143,5	117,2	125,2	25,3
2023	28,1	10,9	77,1	108	133,7	75,4

Из групп бобовых и разнотравья в среднем обилии (3–5%), при равномерном произрастании, были распространены хвощ полевой (*Equisetum arvense* L.), горошек крупнолодочковый (*Vicia megalotropis* Ledeb.), бодяк щетинистый (*Cirsium setosum* (Willd.) Bess. В малом обилии (около 1%) встречались пырей позуций (*Elytrigia repens* (L.) Nevski), герань луговая

(*Geranium pratense* L.), тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium* L.), лапчатка гусиная (*Potentilla anserina* L.). Прочие виды, а всего в травостое отмечено 34 вида, встречались единично.

Таблица 2 [Table 2]

Геоботаническая характеристика травостоя лугов полигона Кайбасово в 2023 г.
[Geobotanical characteristics of the grass stand of meadows at the Kaibasovo test site in 2023]

Характеристика лугов [Site, characteristic of meadows]	T1 Разно- травно- злаковый [Forb-grass]	T2 Вейнико- во- осоко- вый [Sedge- reed]	T3 Разнотрав- ный де- вясильный [Mixed-herb elecampane]	T4 Разно- травно-дер- нистоосоко- вый [Forb- sedge sedge]	T10 Пырейно- мятлико- вый [Wheat- grass, blue- grass]	T20 Разно- травно- пырейный [Forb-grass, wheatgrass]
ОПП травостоя, % [Projective coverage, %]	70–80	80–90	80	90	60	80–90
Высота, см [Height of the herb- age, cm]	35–40	80–90	35	60	50	80–90
Число видов [Number of species]	34	28	38	34	24	24
Доминанты (> 10% массы или проективного по- крытия) [Dominants (> 10% of the mass or projec- tive coverage)]	<i>Bromopsis inermis</i> <i>Poa an- gustifolia</i>	<i>Elytrigia repens</i> <i>Calamag- rostis purpurea</i>	<i>Inula sali- cina</i> <i>Tanacetum vulgare</i>	<i>Cirsium se- tosum</i> <i>Phalaroides arundinacea</i> <i>Calamagrostis purpurea</i>	<i>Elytrigia repens</i> <i>Poa an- gustifolia</i> <i>Inula sali- cina</i>	<i>Elytrigia repens</i> <i>Carex ath- erodes</i>
Масса травостоя, г/м ² [Mass of herb- age, g/m ²]	331	293,4	351,3	238,1	345,7	406,1

Общая доля злаков в травостое (в % от общей массы) составляла около 70%, а разнотравья – около 30%, участие других биологических групп было небольшим (табл. 3). Экологическая структура травостоя по увлажнению характеризовалась господством мезофитов, а также засухоустойчивых ксеромезофитов и субксерофитов. Среди экологических групп по отношению к активному богатству почв господствовали эутрофы. Значительное участие крупных мезофильных злаков в травостое обеспечило высокую надземную фитомассу.

T2. Травостой вейниково-осокового луга, несмотря на высокое общее проективное покрытие (около 80%), характеризовался значительной пятнистостью. Пятнистость была обусловлена кочкарным микрорельефом, который создают вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea* Trin.) и осока дернистая (*Carex cespitosa* L.). Среди доминирующих (покрытие 20–30%) видов отмечены *Cirsium setosum*, *Elytrigia repens*, что не характерно для подобных сообществ. В травостое также доминировали *Calamagrostis purpurea* и двукосточник тростниковый (*Phalaroides arundinacea* Rauschert). В группе разнотравья довольно обильными (1–3%) были вероника длиннолистная

(*Veronica longifolia* L.), повоий заборный (*Calystegia sepium* R. Br.), среди бобовых – горошек мышиный (*Vicia cracca* L.), осок – осока прямоколосая (*Carex atherodes* Spreng.). Прочие виды (*Lysimachia vulgaris* L., *Carex vesicaria* L., *Ranunculus polyanthemus* L., *Filipendula ulmaria* Maxim., *Galium boreale* L., *Geranium pratense* L.) встречались единично. Всего в травостое отмечено 28 видов.

Таблица 3 [Table 3]

Биолого-экологическая структура травостоя луговых сообществ в 2023 г. (указана доля биологических и экологических групп видов в зеленой фитомассе)
[Biological and ecological structure of the grass stand of meadow communities in 2023 (the proportion of biological and ecological groups of species in the green phytomass is indicated)]

№ п/п [№ site]	Биогруппы, % [biogroups, %]				Экогруппы, % [ecogroups, %]						
	Злаки [Cere- als]	Разнотравье [Forb- grass]	Бобовые [Legumes]	Осоки [Sedges]	СК [SC]	КМ [XM]	М [M]	ЭМ [EM]	ГМ [HM]	СГ [SG]	АГ [AG]
T1	71,1	27,7	1,2	0	19,1	28,9	44,9	7,1	0	0	0
T3	14,1	79,5	6,2	0,2	0	64,6	22,5	11,1	9,5	1,3	0
T4	41,4	44,9	3,7	10	0	2,1	16,6	28,3	16,8	36,2	0
T2	47,4	42,5	8,9	1,2	0	0,8	10,9	53,0	25,4	8,7	1,2
T10	58	35	1	6	2	48	29	18	2	1	0
T20	70	18	2	10	0	1	10	70	8	6	5

Примечание. СК – субксерофиты, КМ – ксеромезофиты, М – мезофиты, ЭМ – эумезофиты, ГМ – гидромезофиты, СГ – субгидрофиты, АГ – аэрогидрофиты.

[Note. SC - subxerophytes, XM - xeromesophytes, M - mesophytes, EM - eumesophytes, HM - hydromesophytes, SG - subhydrophytes, AG - aerohydrophytes].

Биологические группы злаков и разнотравья в травостое были представлены в равном соотношении, значительной была доля бобовых (см. табл. 3). Среди экологических групп по отношению к увлажнению господствующими были эумезофиты, а по отношению к активному богатству почв – субэутрофы. В целом экологическая структура травостоя осоково-вейникового луга была разнородной (см. табл. 3), на что, по-видимому, повлияли не только погодные условия, но и сенокосение по соседству с пробной площадью, позволившее проникнуть в сообщество таким видам, как *Cirsium setosum* и *Elytrigia repens*.

T3. Травостой разнотравного девясилавого луга характеризовался высоким участием разнотравья, где основную долю (около 40% зеленой фитомассы) составлял девясил иволистный (*Inula salicina* L.), обильными (10–15%) были василистник простой (*Thalictrum simplex* L.) и пижма обыкновенная (*Tanacetum vulgare* L.). Сравнительно высоким (5–7%) было участие злаков – *Elytrigia repens*, *Phleum pratense* L., а из группы бобовых растений – люпинника пятилистного *Lupinaster pentaphyllus* Moench. В меньшем обилии (1–3%) в составе травостоя участвовали *Poa angustifolia*, *Hieracium umbellatum* L., *Linaria vulgaris* Mill. Всего в травостое было отмечено 38 видов, большинство из них встречались единично.

Господствующей биологической группой в фитоценозе было разнотравье (см. табл. 3), среди экологических групп по увлажнению доминировали

ксеромезофиты и мезофиты, на третьем месте были эумезофиты. Экологическая структура травостоя была в целом разнородной (5 групп), однако участие представителей других групп было небольшим. Обилие крупных видов ксеромезофильного разнотравья обеспечило высокую надземную фитомассу в этом году с сухой и холодной весной.

Т4. Разнотравно-дернистоосоковый луг отличается развитием кочкарного микрорельефа. Кочки осоки дернистой занимали 20–25% площади, высота их и диаметр составляли от 5 до 10 см. Однако листья осоки дернистой были развиты слабо – *C. cespitosa* составила всего 8% от общей массы травостоя. Злаки-доминанты и разнотравье, чья доля составляла 10–20% фитомассы (*Calamagrostis purpurea* и *Phalaroides arundinacea*, *Cirsium setosum*), были распространены в межкочьях. Кроме того, обильно (5–7%) в травостое были представлены другие виды злаков (*Alopecurus pratensis*) разнотравья (*Veronica longifolia*, *Galium boreale*). В меньшем обилии (1–3%) встречены *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., *Calystegia sepium*, *Elytrigia repens*, *Carex disticha* Huds., *Serratula coronata* L. В травостое также в малом обилии (1–3%) были представлены бобовые растения (*Vicia cracca*, *Lathyrus pratensis*, *Vicia megalotropis*). Всего в травостое отмечено 34 вида.

Биологическая структура травостоя характеризовалась равным соотношением злаков и разнотравья, доля осок была сравнительно невелика – около 10%. Экологическая структура была разнородной, в травостое участвовали представители пяти групп по увлажнению, причем четыре из них в каждом случае достигали доминантного обилия (см. табл. 3). Недостаток увлажнения местообитания в 2023 г. определил низкую надземную фитомассу.

Сенокосы. Т10. Пырейно-мятликовый сенокос на высокой гриве, не затопляемой паводковыми водами, выбран как аналог Т1. Высота травостоя в среднем около 50 см, общее проективное покрытие 60%. Травостой неравномерный, в микропонижениях в группировках доминируют (10–15%) *Elytrigia repens*, *Festuca pratensis*, *Phleum pratense*, *Equisetum arvense* L.). На основной площади луга доминируют (10–30%) *Poa angustifolia* и *Inula salicina*. В меньшем обилии (3–5%) представлены осока ранняя (*Carex praecox* Schreb.), звездчатка злачная (*Stellaria graminea* L.), *Equisetum pratense* Ehrh., *Thalictrum simplex* L., *Dactylis glomerata*, *Cirsium setosum*. Рассеянно в малом обилии встречены *Phlomis tuberosa*, *Geranium pratense*, *Delphinium elatum* L., *Archangelica decurrens* Ledeb., *Rumex pseudonatronatus* (Borbas) Borbas ex Murb., *Achillea millefolium* и др. Всего в травостое выявлено 24 вида.

Основную часть травостоя составляют злаки, однако их участие ниже, чем на пробной площади Т1, где сенокосение отсутствует, участие разнотравья выше, доля осок несколько выше за счет распространения засухоустойчивой осоки ранней, бобовые растения единичны (см. табл. 3). Среди экологических групп по отношению к увлажнению доминируют ксеромезофиты, однако участие мезофитов и эумезофитов также значительное. В целом экологическая структура травостоя более разнородна, чем на Т1, однако доминантные группы те же (см. табл. 2). Видовой состав беднее, чем на некосимом участке, масса травостоя примерно одинаковая (см. табл. 1).

Т20. Разнотравно-пырейный сенокос отличается высоким и густым травостоем (см. табл. 2), в его составе преобладает (70% проективного покрытия) *Elytrigia repens*. В микропонижениях в группах доминирует (30% покрытия) *Carex atherodes*. Ряд видов (*Calamagrostis purpurea*, *Thalictrum flavum*, *Urtica dioica* L. и *Galium boreale*) также образуют группировки (5–7% покрытия). Равномерно и обильно (3–5% покрытия) распространены *Cirsium setosum*, *Veronica longifolia*, *Achillea millefolium*. С меньшим покрытием (1–2%) рассеянно встречаются *Geranium pratense*, *Filipendula ulmaria*, *Carex vesicaria*, *Phalaroides arundinacea*. Прочие виды распространены единично, а всего в травостое отмечено 24 вида.

Основную часть травостоя составляют биологические группы злаков и разнотравья, а из экологических групп – эумезофиты и гидромезофиты, в этом пробные площади Т2 и Т20 схожи. Если на Т2 среди эумезофитов преобладает грубое разнотравье (бодяк), развитие которого связано с сухими погодными условиями и нарушением естественного осоково-вейникового сообщества, то на пробной площади Т20 поверхность луга выровнена, что связано с сенокосением, и травостой злаковый, более равномерный. Достаточное увлажнение обуславливает высокую фитомассу, т.е. сенокосение сказывается на состоянии луга благоприятно.

В целом луга характеризуются высоким содержанием в травостое злаков и разнотравья, разнородны по экологической структуре, масса травостоя колеблется от 238 до 406 г/м², наиболее продуктивны сенокосы с богатой экологической структурой. Низкая фитомасса влажных лугов (Т2, Т4) обусловлена погодными условиями и отсутствием затопления, а соответственно, слабым развитием крупных осок и злаков.

Результаты исследования сезонной динамики надземной фитомассы лугов. В течение вегетационного сезона 2023 г. проводилось исследование закономерностей сезонной динамики надземной фитомассы лугов по фракциям: зеленая фитомасса, подстилка, ветошь. Целью такого анализа было выявление периодов, когда происходит наиболее активное развитие травостоя, его отмирание и начинается деструкция надземной фитомассы. Результаты исследований представлены на рис. 2.

Для всех луговых фитоценозов характерно наличие двух максимумов количества ветоши (сухих растений, стоящих на корню) – в мае и в октябре, в это же время наблюдается минимальное количество зеленой фитомассы. Максимум зеленой фитомассы и минимум количества ветоши приходится на конец июля. По другим показателям в ходе сезонной динамики надземной фитомассы установлены некоторые отличия.

Количество подстилки разнотравно-злакового фитоценоза (Т1) во все сроки наблюдений превышает величину зеленой фитомассы, однако наблюдаются ее небольшие колебания: оно большое в начале вегетационного сезона, максимальное – в конце июля – начале августа, к первой декаде сентября и к октябрю оно начинает снижаться, что свидетельствует об активно идущих процессах разложения напочвенных растительных остатков. Максимум массы подстилки на разнотравно-злаковом лугу в конце июля –

начале августа отличает эту пробную площадь от всех прочих и свидетельствует о слабо протекающих процессах разложения и минерализации растительных остатков.

На пробных площадях Т2 и Т3 отчетливо выявились два максимума количества подстилки – в начале июля и в сентябре, а максимум зеленой фитомассы проявился не в начале июля, а в конце (однако различия недостоверные). Такой характер динамики зеленой фитомассы, по-видимому, обусловлен погодными условиями вегетационного сезона 2023 г., а именно, затяжной, холодной и сухой весной, сухим началом июня. Что касается количества подстилки, то первый максимум очевидно связан с перемещением ветоши предыдущего года в подстилку. Второй максимум в сентябре связан с начавшимся отмиранием и перемещением в подстилку видов разнотравья и бобовых из травостоя текущего года. Причем на Т3 (девясильный луг) этот процесс начался раньше, поскольку в сентябре, в отличие от Т2, здесь зафиксирован подъем содержания ветоши в травостое.

Пробная площадь Т4 – разнотравно-дернистоосоковый луг, отличается от других ПП наиболее существенно.

Максимум зеленой фитомассы здесь, как и на других ПП, зафиксирован в конце июля – начале августа. Осеннее увеличение количества ветоши в травостое началось уже в сентябре (как у девясильного луга). В отличие от других сообществ, здесь в мае было очень высокое количество подстилки и ветоши. К началу июля количество ветоши достигло минимальных значений, т.е. она вся переместилась в подстилку. Однако июльский максимум количества подстилки здесь не проявился, что свидетельствует об активно идущих процессах минерализации растительных остатков, для чего, вероятно, условия увлажнения были благоприятными.

Минимальное количество подстилки на поверхности почвы наблюдалось к началу августа, затем начался новый подъем, связанный с началом отмирания травостоя 2023 г. В октябре произошел переход зеленой фитомассы в ветошь, уменьшилась масса подстилки. Распределение зеленой фитомассы и мортмассы по сезонам в целом представлено на рис. 3.

Интерес представляют также данные, полученные по сенокосам – пробные площади Т10 и Т20 в конце июля – начале августа (рис. 4).

Масса травостоя (зеленая фитомасса) сенокосов и количество ветоши имели близкие значения к фитомассе травостоев аналогичных не выкашиваемых лугов, а количество подстилки было относительно небольшим, т.е. на косимых лугах не происходит возврата питательных веществ (и углерода) в биологический круговорот.

Анализ распределения подземных органов лугов полигона. В течение вегетационного сезона 2023 г. почвенные монолиты для определения подземной фитомассы отбирались три раза – в июле, сентябре, октябре, кочки изучали в июле и сентябре. Эти данные представлены в табл. 4 и на рис. 5, 6.

В фазу максимального развития травостоя живая подземная фитомасса под лугами Кайбасовского полигона в июле изменялась от 774,4 до 2 511,4 г/м², мортмасса – от 182,2 до 1 013,6 г/м². В сентябре соотношение изменилось – от 636,2 до 2 793,2 г/м² живой массы и от 338,4 до 1 395,2 г/м² – мертвой. В начале

октября живая подземная масса колебалась от 752 до 2 770,3 г/м², а количество мортмассы – от 219,7 до 979,3 г/м². Во всех случаях минимальное количество подземной фитомассы было под разнотравно-злаковым, а максимальное – под разнотравно-дернистоосоковым лугом.

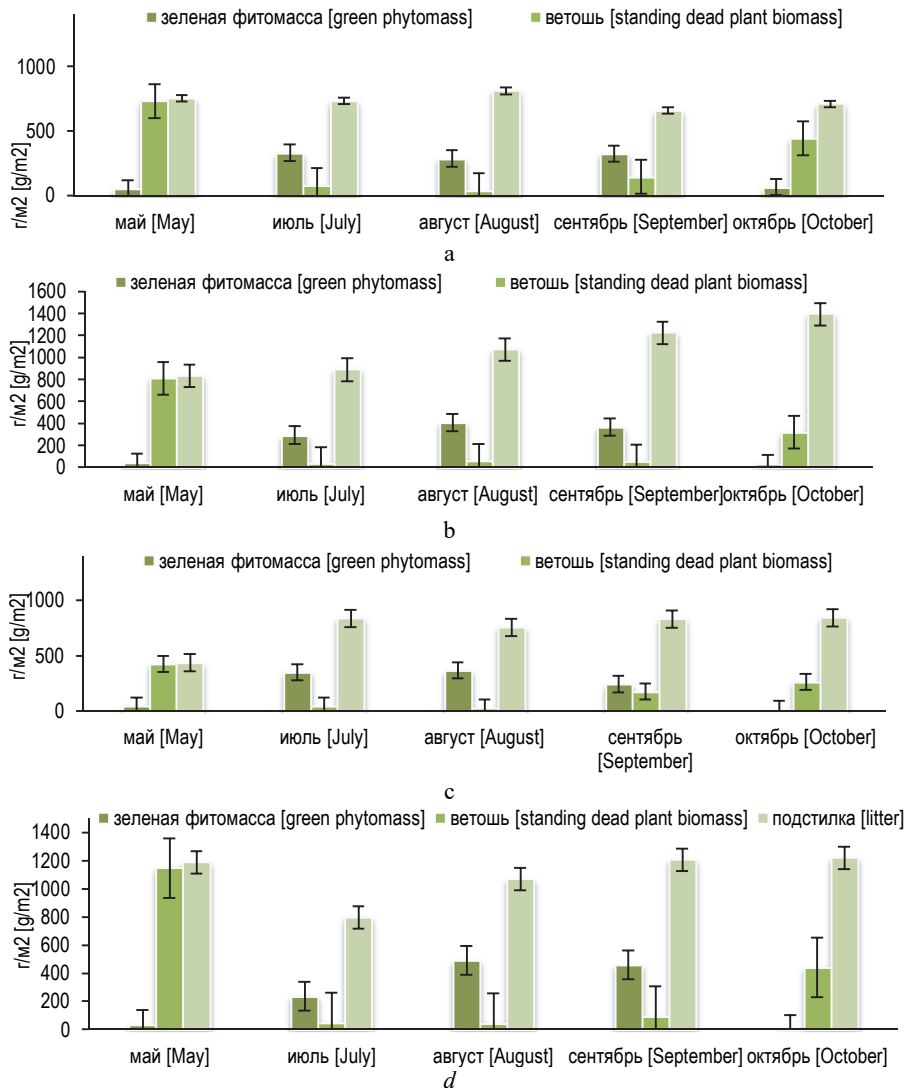


Рис. 2. Сезонные изменения надземной фитомассы: а – разнотравно-злаковый луг (T1); б – веериково-осоковый луг (T2); в – разнотравный девясиловый луг (T3); г – разнотравно-дернистоосоковый луг (T4)

[Fig. 2. Seasonal changes in the above-ground phytomass: а - forb-grass meadow (T1); б - sedge-reed meadow (T2); в - mixed-herb elecampane meadow (T3); г - forb-sedge meadow (T4)]

1 - standing dead plant biomass is slightly decomposed plant organic matter that remains the structure of original plant materials and still connected with plants

Чем более влажным является местообитание, тем выше подземная фитомасса, что свидетельствует о более медленно идущих процессах отмирания и минерализации корней в этих условиях. Конечно, в полученных данных существенную роль играют кочки злаков и осок, образованные корневищами и корнями, развитыми выше уровня почвы, масса которых, строго говоря, не является подземной.

Необходимо отметить существенное превышение запасов живой подземной массы над мортмассой на всех лугах (см. рис. 5). Различие масс (В и V) в июле достигает от 1,6 (осоково-вейниковый луг – T2) до 4,3 раза (разнотравно-злаковый луг – T1). Различия несколько сглаживаются в сентябре за счет увеличения массы мертвых корней.

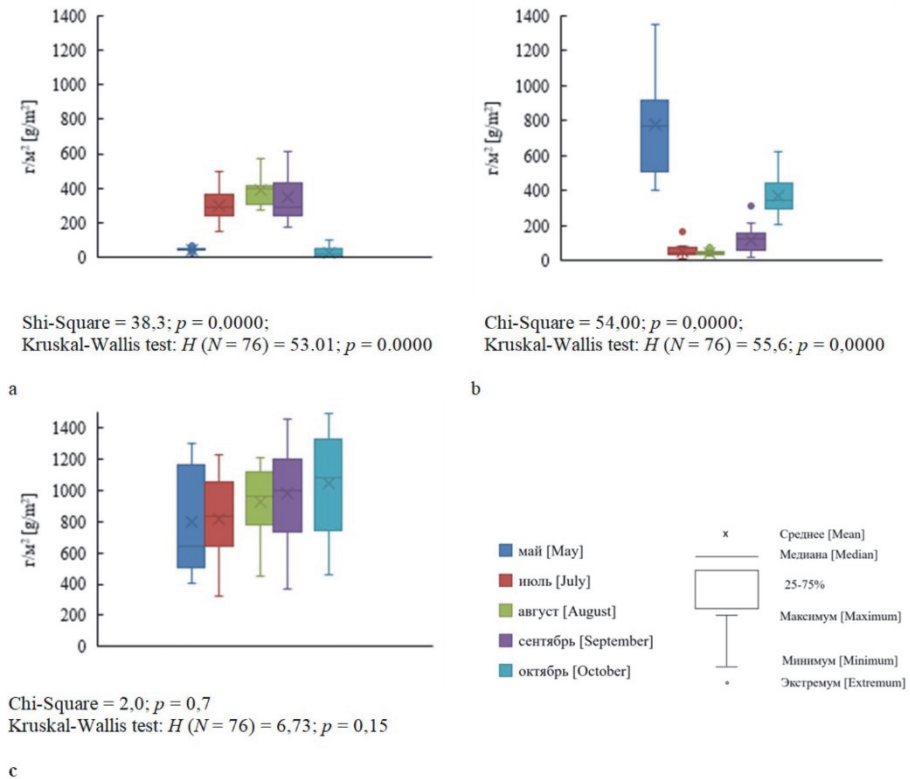


Рис. 3. Распределение по сезонам зеленой фитомассы и мортмассы:
а – зеленая масса; б – ветошь; с – подстилка

[Fig. 3. Seasonal distribution of green phytomass and mortmass, g/m^2 :
a - green phytomass; b - standing dead plant biomass; c - litter.
On the X-axis - Month; on the Y-axis - Phytomass, g/m^2]

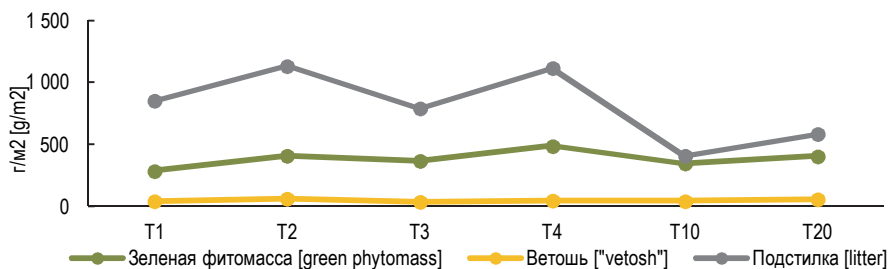


Рис. 4. Структура надземной фитомассы лугов карбонового полигона Кайбасово в конце июля 2023 г.

[Fig. 4. Structure of aboveground phytomass of meadows of the Kaibasovo carbon polygon at the end of July 2023. On the X-axis - Site; on the Y-axis - Phytomass, g/m²]

Т а б л и ц а 4 [Table 4]

Сезонные изменения подземной фитомассы в верхнем слое почв лугов Кайбасовского карбонового полигона (пойма Средней Оби) в течение вегетационного сезона 2023 г.

[Seasonal changes in underground phytomass in the upper soil layer of the meadows of the Kaibasovsky carbon polygon (floodplain of the middle Ob) during the growing season of 2023]

2023	Подземная фитомасса в слое почв 0–20 см [Underground phytomass in the soil layer 0–20 cm]							
ПП [site]	T1		T2		T3		T4	
Слой, см [soil layer, cm]	0–10	10–20	0–10	10–20	0–10	10–20	0–10	10–20
Июль [July]								
B, г/м ²	628,4 ± 76,23	146,0 ± 15,48	670,8 ± 112,74	64,5 ± 8,35	949,8 ± 155,16	112,2 ± 49,88	1307 ± 148,84	204,2 ± 71,63
V, г/м ²	129,2 ± 24,94	53 ± 15,86	349,8 ± 71,16	107 ± 29,32	262,4 ± 55,65	79,4 ± 24,69	669 ± 352,56	96,6 ± 43,16
B+V, г/м ²	757,6 ± 90,32	199 ± 18,04	1020,6 ± 136,86	171,5 ± 26,33	1212,2 ± 157,09	191,6 ± 68,43	1976 ± 431,71	300,8 ± 114,62
Сентябрь [September]								
B, г/м ²	550,2 ± 131,51	86 ± 14,57	1123,6 ± 240,16	215 ± 82,97	1179,2 ± 361,81	127 ± 45,64	1498,8 ± 932,5	322,4 ± 82,56
V, г/м ²	300,6 ± 83,23	37,8 ± 11,04	396,8 ± 204,20	36,2 ± 12,20	494,8 ± 120,12	111,6 ± 33,57	897,4 ± 381,46	242,2 ± 64,45
B+V, г/м ²	850,8 ± 154,17	123,8 ± 20,77	1520,4 ± 404,17	251,2 ± 92,65	1674 ± 295,84	238,6 ± 56,64	2396,2 ± 1085	564,6 ± 139,25
Октябрь [October]								
B, г/м ²	578,3 ± 132,71	173,7 ± 61,58	1269,3 ± 175,62	96,3 ± 24,71	1010 ± 274,24	89 ± 10,42	1805,3 ± 121,1	965 ± 476,55
V, г/м ²	193,7 ± 51,05	26 ± 9,90	484,3 ± 77,22	37 ± 2,86	881 ± 120,05	98,3 ± 50,56	713,7 ± 631,94	131,3 ± 88,65
B+V, г/м ²	772 ± 183,72	199,7 ± 53,09	1753,6 ± 229,23	133,3 ± 27,46	1891 ± 392,72	187,3 ± 40,40	2519 ± 750,16	1096,3 ± 560,7

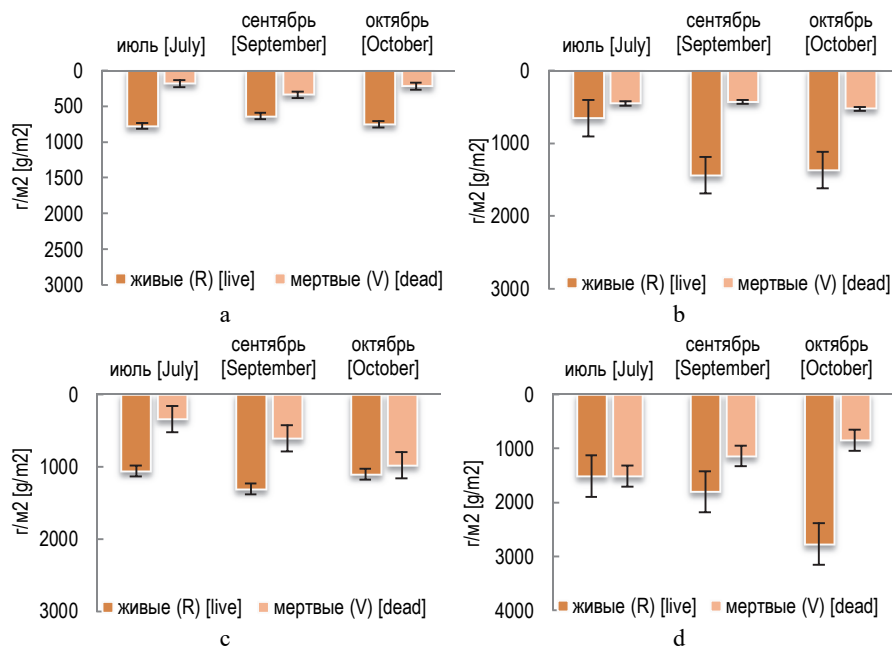


Рис. 5. Сезонная динамика подземной массы лугов карбонового полигона Кайбасово (Средняя Обь): а – разнотравно-злаковый, b – разнотравный девясиловый, c – веиниково-осоковый, d – разнотравно-дернистоосоковый
[Fig. 5. Seasonal dynamics of the underground mass of meadows of the Kaibasovo carbon landfill (middle Ob): a - forb-grass meadow, b - sedge-reed meadow, c - mixed-herb elecampane meadow, d - forb-sedge sedge meadow]

Наибольшее количество живых и мертвых корней выявлено в верхнем слое почв 0–10 см. На глубине 10–20 см масса корней снижается в несколько раз. Так, в июле в слое 10–20 см живая подземная фитомасса разнотравно-злакового луга (Т1) уменьшилась в 4,3 раза, мертвая – в 2,4 раза, девясилового луга (Т3) – в 8,5 раза, а мортмасса – в 3,3 раза. На пробных площадях Т4 и Т2 развит кочкарный микрорельеф, что увеличивает корневую массу верхнего слоя. В целом на Т4 (разнотравно-дернистоосоковый луг) живая масса корней в слое 10–20 см уменьшилась в 11,3 раза, а мертвых – в 9,5 раза и на Т2 (осоково-веиниковый луг) – в 16,2 и 5,5 раза соответственно.

Начало сентября характеризовалось снижением живой подземной фитомассы, увеличением количества мортмассы под разнотравно-злаковым лугом (Т1), тогда как под разнотравным девясиловым (Т3) лугом продолжился рост живой массы и в слое 0–10 и в слое 10–20 см, одновременно увеличилось количество мортмассы. На сырых лугах Т2, Т4 (см. табл. 4) тоже продолжался рост живой подземной фитомассы в слое 0–20 см при увеличении участия мортмассы, в то же время наблюдалось частичное разрушение кочек (снижение живой массы и рост мортмассы).

В октябре для разнотравно-злакового, веяниково-осокового и разнотравно-дернистоосокового фитоценозов характерно уменьшение количества мортмассы, что свидетельствует об активной ее минерализации в течение сентября (см. рис. 6).

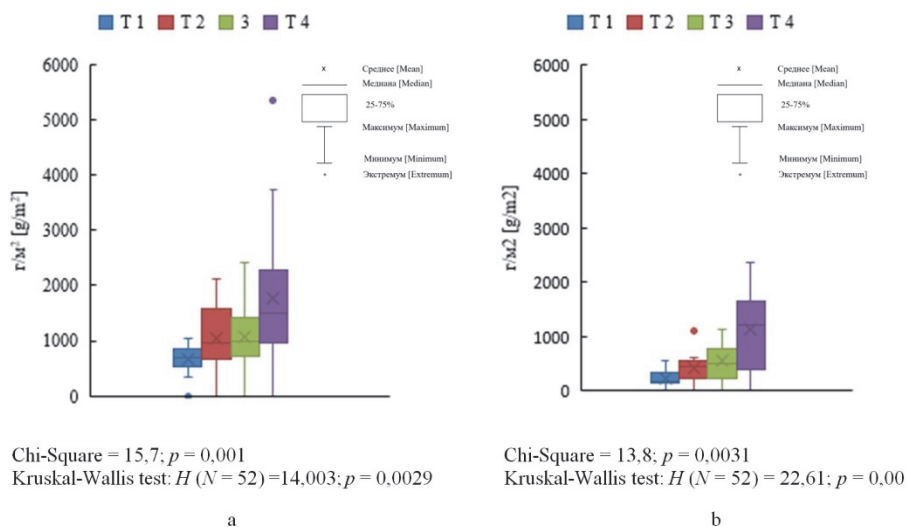


Рис. 6. Распределение массы корней по площадкам, $\text{г}/\text{м}^2$:
а – живые; б – мертвые

[Fig. 6. Distribution of root mass by sites, g/m^2 : а - living; б - dead
On the X-axis - Sites; on the Y-axis - Root mass, g/m^2]

Разнотравный девясиловый фитоценоз (Т3) наиболее высоким количеством мортмассы отличался в начале октября, т.е. здесь только в это время началось активное отмирание корневых систем разнотравья.

По количеству живой подземной фитомассы в октябре фитоценозы различались. На разнотравно-злаковом (Т1) и разнотравно-дернистоосоковом (Т4) лугах происходило увеличение живой массы как в слое 0–10, так и в слое 10–20 см. Разнотравный девясиловый луг отличался снижением массы живых корней во всем слое 0–20 см при одновременном увеличении мортмассы, особенно в слое 0–10 см. В подземной части веяниково-осокового луга (Т2) наблюдалось увеличение как живой, так и мертвой масс в слое 0–10 см при снижении количества живой массы в нижнем слое. Таким образом, в это время существенную роль в динамике подземной фитомассы играли индивидуальные особенности слагающих сообщества видов доминантов.

В целом по динамике живой подземной массы существенно отличается только разнотравно-злаковый фитоценоз (Т1), где отмечен её сентябрьский спад. В других сообществах рост живой подземной фитомассы продолжился до октября. Динамика мортмассы сходна у Т1 и Т4, где максимум приходился на сентябрь, фитоценозы Т2 и Т3 максимум мортмассы имели в октябре.

Нам не удалось выявить статистически значимых различий корневой фитомассы в течение сезона в целом, более значимым оказалось распределение по площадкам (см. рис. 6).

Известно [18, 28–29], что на настоящих лугах в сезонной динамике обычно бывает два подъема массы травостоя – 1) максимальный, в фазу цветения и плодоношения большинства злаков (обычно перед сенокошением); 2) осенний, связанный с закладкой узлов кущения. Эти два подъема зеленой фитомассы слабо, но проявились на разнотравно-злаковом лугу (Т1). Осоковые, вейниковые и разнотравные (девясильный луг) луга (Т2, Т3, Т4) имели только один максимум зеленой фитомассы, в целом приходящийся на конец июля. Возможно, это связано с индивидуальной ритмикой развития доминантов, поскольку среди многолетнего разнотравья преобладают летнезеленые виды [22]. Отрастание молодых побегов осоки дернистой и вейника пурпурного также происходит весной.

Полученный результат имеет методическое значение. В условиях отсутствия затопления отбор образцов фитомассы некосимых лаковых лугов для определения ее запасов достаточно проводить два раза – в начале июля и сентября, а разнотравных, осоковых и вейниковых – один раз (в августе).

Большое количество подстилки на некосимом разнотравно-злаковом лугу свидетельствует об условиях, способствующих замедлению ее деградации, обусловленных как сухостью местообитания, так и преобладанием злаков в травостое. Разложению подстилки на вейниково-осоковом и разнотравно-дернистоосоковом лугах способствует относительно высокая влажность, обусловленная низинным расположением пробных площадей. В составе травостоя девясилавого луга преобладает разнотравье, листья которого разлагаются быстрее, чем злаки [18].

В середине вегетационного сезона (июль – начало августа) на лугах наблюдается минимальное количество подстилки. Затем оно снова начинает увеличиваться, что связано уже с отмиранием травостоя текущего года. Таким образом, осенью в составе подстилки присутствуют растительные остатки двух лет (а может, и трех – в зависимости от условий разложения, которые не каждый год бывают благоприятными).

В целом значения зеленой фитомассы на лугах в фазу максимального развития травостоя варьируют от 293 до 406 г/м², что в 2–3 раза ниже, чем получено Н.П. Косых с соавт. по катене Тебенак [15]. Органическое вещество отмерших растений (D + L) также варьирует в течение сезона. Доля ветоши в июле колеблется от 38 г/м² (девясильный) до 80 (разнотравно-злаковый), а доля подстилки в тех же фитоценозах – от 731 до 889 г/м², осоковые и вейниковые луга характеризуются промежуточными значениями. По сравнению с опубликованными данными доля ветоши на лугах полигона Кайбасово ниже, а подстилки – выше.

Общая подземная растительная масса увеличивается с продвижением от верхних точек профиля поймы к нижним, в июле это варьирование составляет от 956 до 3 255 г/м², что значительно ниже опубликованных [15] по катенам Тебенак (район г. Колпашево) данных.

Общая масса живых подземных частей растений преобладает над массой мертвых остатков, что согласуется с данными, полученными для естественных лугов [15]. Колебания доли живых корней в июле – от 774,4 до 2511,4 г/м², мортмассы – от 182,2 до 1013,6 г/м².

Общая масса живых подземных частей растений преобладает над массой мертвых остатков, что согласуется с данными, полученными для естественных лугов [15]. Колебания доли живых корней в июле – от 774 г/м² до 2 759 г/м², мортмассы – от 182 до 766 г/м².

Полученные нами результаты близки по величине живой массы корней к данным А.А. Титляновой и соавт [13], полученным по расположенной севернее (в районе г. Колпашево) катене Тебенак. Однако количество подземной мортмассы значительно меньше, т.е. на полигоне Кайбасово в 2023 г. процессы минерализации растительных остатков происходили интенсивнее.

Заключение

В целом соотношение фракций подстилки, ветоши, зеленой массы пойменных лугов при отсутствии затопления зависит от погодных условий и состава доминантов. Под влиянием меняющихся гидроклиматических условий в сообществах происходят изменения фитомассы в течение сезона, причем основная часть растительного вещества аккумулируется в мортмассе. При недостатке влаги на лугах происходит снижение массы травостоя и накопление подстилки. С ростом количества осадков надземная масса увеличивается, при этом доля мортмассы уменьшается.

Для разных лугов имеются различия в колебаниях зеленой фитомассы в течение вегетационного сезона: на разнотравно-злаковом лугу наблюдаются подъемы зеленой массы в июле и августе – сентябре, на вейниково-осоковом и разнотравно-дернистоосоковом лугах установлен только один максимум – в августе. Формирование ветоши происходит два раза – весной и осенью. Разложение подстилки на относительно сырых девясиловом, вейниково-осоковом и разнотравно-дернистоосоковом лугах происходит активно в августе, а на сухом разнотравно-злаковом лугу разложение подстилки начинается позднее – в сентябре.

Запас фитомассы изученных сообществ составляет от 1 288 (Т1) до 3 763 (Т4) г/м². Отношение зеленой биомассы к биомассе живых корней составляет 0,3–0,4 при высоких положениях рельефа и от 0,1 до 0,3 – при низких положениях. Эти низкие величины свидетельствуют о значительном превышении подземной массы над надземной, что отражает особенности функционирования пойменных травяных экосистем.

Процессы отмирания живой подземной фитомассы в условиях достаточного увлажнения протекают интенсивнее, чем в условиях более сухих фитоценозов. Распределение подземной фитомассы в верхних и нижних слоях почвы может зависеть от влажности местообитания в связи с местоположением, а также от структуры растительного сообщества. Наибольшее сосредоточение подземной фитомассы наблюдается в верхнем горизонте почвы.

Список источников

1. Jaramillo V.J., Kauffman J., Renteria-Rodríguez L., Cummings D.L., Ellingson L.J. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes // *Ecosystems*. 2003. Vol. 6. PP. 609–629. doi: 10.1007/s10021-002-0195-4
2. Schulze E.D., Beck E., Müller-Hohenstein K. *Plant Ecology*. Berlin/Heidelberg : Springer, 2005. 702 p.
3. Cole J.J., Prairie Y.T., Caraco N.F., McDowell W.H., Tranvik L.J., Striegl R.G., Duarte C.M., Kortelainen P., Downing J.A., Middelburg J.J., Melack J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget // *Ecosystems*. 2007. Vol. 10. PP. 172–185. doi: 10.1007/s10021-006-9013-8
4. Walter R.C., Merritts D.J. Natural streams and the legacy of atterpoweredmills // *Science*. 2008. Vol. 319. PP. 299–304. doi: 10.1126/science.1151716
5. Kayranli B., Scholz M., Mustafa A., Hedmark Å. Carbon storage and fluxes within freshwater wetlands: a critical review // *Wetlands*. 2010. Vol. 30. PP. 111–124. doi: 10.1007/s13157-009-0003-4
6. Cierjacks A., Kleinschmit B., Babinsky M., Kleinschroth F., Markert A., Menzel M., Ziechmann U., Schiller T., Graf M., Lang F. Carbon stocks of soil and vegetation on Danubian floodplains // *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2010. Vol. 173. PP. 644–653. doi: 10.1002/jpln.200900209
7. Hoffmann T., Mudd S.M., van Oost K., Verstraeten G., Erkens G., Lang A., Middelkoop H., Boyle J., Kaplan J.O., Willenbring J., Aalto R. Short Communication: Humans and the missing C-sink: erosion and burial of soil carbon through time // *Earth Surface Dynamics Discussions*. 2013. Vol. 1. PP. 93–112. doi: 10.5194/esurf-d-1-93-2013
8. Sutfin N.A., Wohl E.E., Dwire K.A. Banking carbon: a review of organic carbon storage and physical factors influencing retention in floodplains and riparian ecosystems // *Earth surface processes and landforms*. 2016. Vol. 41. PP. 38–60. doi: 10.1002/esp.3857
9. Козлова Г.И. Продукция надземной и подземной частей луговых фитоценозов в разных экологических условиях поймы / под ред. Н.И. Базилевич, Л.Е. Родин // *Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах*. Л. : Наука, 1971. С. 92–96.
10. Самбуу А.Д. Изменение чистой первичной продукции экосистем Тувы в связи с различным использованием земель // *Вестн. Том. гос. ун-та*. 2010. № 339. С. 172–177.
11. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е изд. Новосибирск : ИПА СО РАН, 2018. 110 с.
12. Титлянова А.А., Шибарева С.В. *Продуктивность травяных экосистем: справочник*. М. : ООО «Издательство МБА», Почвенный институт имени В.В. Докучаева, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 2020. 100 с.
13. Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. *Подземные органы растений в травяных экосистемах*. Новосибирск : Наука, 1996. 128 с.
14. Шепелева Л.Ф., Пудова М.С., Леденева Е.А., Колесниченко Л.Г. Надземная и подземная фитомассы луговых сообществ поймы Средней Оби (Кривошеинский район Томской области) // *Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология*. 2023. №16 (4). С. 454–470.
15. Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Peregon A.M. Productivity of Water Meadows under Haymaking in the Mid-Stream of the Ob River // *Water*. 2023. Vol. 15 (6). P. 1083. doi: 10.3390/w15061083
16. Вагина Т.А., Шатохина Н.Г. Динамика запасов надземной и подземной органической массы степных, луговых и болотных фитоценозов / ред. Р.В. Ковалев // *Структура, функционирование и эволюция системы биогеоценозов Барабы*. Новосибирск : Наука, 1976. Т. 2. С. 217–265.
17. Шатохина Н.Г. *Луговые степи и остепненные луга Западной Сибири*, Новосибирская область/ ред. В.Б. Ильин // *Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности*. Новосибирск: Наука, 1988. С. 30–38.

18. Понятовская В.М., Макаревич В.Н., Карпенко В.Н. и др. Продуктивность луговых сообществ. Л. : Наука, 1978. 287 с.
19. Петров И.Б. Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель) / ред. Л.Н. Ивановский, Г.В. Бачурин. Новосибирск : Наука, 1979. 136 с.
20. Vorobyev S.N., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N., Kolesnichenko L.G., Shirokova L.S., Manasypov R.M. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course // *Applied Geochemistry*. 2015. Vol. 63. PP. 133–145. doi: 10.1016/j.apgeochem.2015.08.005
21. Львов Ю.А. К характеристике растительности поймы реки Оби / ред. Б. Г. Иоганзен // *Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение*. Томск : Изд-во Том. ун-та, 1963. С. 258–267.
22. Шепелева Л.Ф. Структура и динамика луговых сообществ поймы Средней Оби / ред. А. С. Ревушкин. Томск : Изд-во Том. гос. ун-та, 2019. 348 с.
23. Таран Г.С. Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы Средней Оби (в пределах Александровского района Томской области) / под ред. В.П. Седельникова. Препринт. Новосибирск : Сибирское отделение Российской академии наук, Центральный сибирский ботанический сад, 1995. 79 с.
24. Программы и методы биогеоэкологических исследований / под ред. В.Н. Сукачева. М. : Наука, 1966. 220 с.
25. Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижилов О.Н., Антипин Н.А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М. : Сельхозгиз, 1956. 472 с.
26. Львов Ю.А., Шепелева Л.Ф., Лапшина Е.Д. Оценка пойменных лугов по флуктуационной способности их растительного покрова // *Ботанический журнал*. 1987. № 72 (5). С. 599–609.
27. Определитель растений Томской области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 2014. 464 с.
28. Работнов Т.А. Луговедение. М. : Московский университет [МГУ] им. М.В. Ломоносова, 1984. 320 с.
29. Серебрякова Т.И. Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оби // *Ученые записки МГПИ им. В.И. Ленина*. 1956. Т. 97, № 3. С. 43–119.

References

1. Jaramillo VJ, Kauffman JB, Rentería-Rodríguez L, Cummings DL, Ellingson LJ. Biomass, carbon, and nitrogen pools in Mexican tropical dry forest landscapes. *Ecosystems*. 2003;6:609-629. doi: 10.1007/s10021-002-0195-4
2. Schulze ED, Beck E, Müller-Hohenstein K. *Plant Ecology*. Berlin/Heidelberg: Springer; 2005. 702 p.
3. Cole JJ, Prairie YT, Caraco NF, McDowell WH, Tranvik LJ, Striegl RG, Duarte CM, Kortelainen P, Downing JA, Middelburg JJ, Melack J. Plumbing the global carbon cycle: integrating inland waters into the terrestrial carbon budget. *Ecosystems*. 2007;10:172-185. doi: 10.1007/s10021-006-9013-8
4. Walter RC, Merriitts DJ. Natural streams and the legacy of atepoweredmills. *Science*. 2008;319:299-304. doi: 10.1126/science.1151716
5. Kayranli B, Scholz M, Mustafa A, Hedmark Å. Carbon storage and fluxes within freshwater wetlands: a critical review. *Wetlands*. 2010;30:111-124. doi: 10.1007/s13157-009-0003-4
6. Cierjacks A, Kleinschmit B, Babinsky M, Kleinschroth F, Markert A, Menzel M, Ziechmann U, Schiller T, Graf M, Lang F. Carbon stocks of soil and vegetation on Danubian floodplains. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*. 2010;173:644-653. doi: 10.1002/jpln.200900209
7. Hoffmann T, Mudd SM, van Oost K, Verstraeten G, Erkens G, Lang A, Middelkoop H, Boyle J, Kaplan JO, Willenbring J, Aalto R. Short Communication: Humans and the missing C-sink: erosion and burial of soil carbon through time. *Earth Surface Dynamics Discussions*. 2013;1:93-112. doi: 10.5194/esurf-d-1-93-2013

8. Sutfin NA, Wohl EE, Dwire KA. Banking carbon: a review of organic carbon storage and physical factors influencing retention in floodplains and riparian ecosystems. *Earth surface processes and landforms*. 2016;41:38-60. doi: 10.1002/esp.3857
9. Kozlova GI. Produktiya nadzemnoj i podzemnoj chastej lugovyx fitocenzov v raznyx e'kologicheskix usloviyax pojmy [Production of aboveground and underground parts of meadow phytocenoses in different ecological conditions of the floodplain]. In: *Biologicheskaya produktivnost' i krugovorot ximicheskix e'lementov v rastitel'nyx soobshhestvax* [Biological productivity and the cycle of chemical elements in plant communities]. Bazilevich NI, Rodin LE, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1971. pp. 92-96. In Russian
10. Sambuu AD. Izmenenie chistoy pervichnoy produktcii ekosistem Tuvy v svyazi s razlichnym ispol'zovaniem zemel' [Changes in net primary production of Tuva ecosystems due to different land uses], *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta*. 2010;339:172-177 pp. In Russian
11. Titlyanova AA, Bazilevich NI, Shmakova EI, Snytko VA, Dubynina SS, Magomedova LN, Nefed'eva LG, Semenyuk NV, Tishkov AA, Ti Tran, Xakimzyanova FI, Shatoxina NG, Kyrgys ChO, Sambuu AD, Titlyanova AA, Bazilevich NI, Shmakova EI, Snytko VA, Dubynina SS, Magomedova LN, Nefed'eva LG, Semenyuk NV, Tishkov AA, TI Tran, Xakimzyanova FI, Shatoxina NG, Kyrgys ChO, Sambuu AD. Biologicheskaya produktivnost' travyanyx e'kosistem. Geograficheskie zakonomernosti i e'kologicheskie osobennosti [Biological productivity of grass ecosystems. Geographical patterns and environmental features]. 2nd ed. Novosibirsk: IPA SO RAN Publ.; 2018. 110 p. In Russian
12. Titlyanova AA, Shibareva SV. Produktivnost' travyanyx e'kosistem: spravochnik [Productivity of grass ecosystems: handbook]. Moscow: OOO "Izdatel'stvo MBA", Pochvennyy institut imeni V.V. Dokuchaeva, Institut pochvovedeniya i agrokhimii SO RAN Publ.; 2020. 100 p. In Russian
13. Titlyanova AA, Kosyx NP, Mironycheva-Tokareva NP, Romanova IP. Podzemnye organy rastenij v travyanyx e'kosistemax [Underground organs of plants in grass ecosystems]. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1996. 128 p. In Russian
14. Shepeleva LF, Pudova MS, Ledeneva EA, Kolesnichenko LG. Aboveground and Belowground Phytomass of Meadow Communities of the Middle Ob Floodplain (the Krivosheinsky District of the Tomsk Region). *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2023;16(4):454-470. In Russian, English summary
15. Kosykh NP, Mironycheva-Tokareva NP, Peregon AM. Productivity of Water Meadows under Haymaking in the Mid-Stream of the Ob River. *Water*. 2023;15(6):1083. doi: 10.3390/w15061083
16. Vagina TA, Shatoxina NG. Dinamika zapasov nadzemnoj i podzemnoj organicheskoy massy stepnyx, lugovyx i bolotnyx fitocenzov [Dynamics of reserves of aboveground and underground organic matter of steppe, meadow and marsh phytocenoses]. In: *Struktura, funkcionirovanie i e'voluciya sistemy biogeocenzov Baraby* [Structure, functioning and evolution of the Baraba biogeocenosis system]. Kovalev RV, editor. Novosibirsk: Nauka. Sib. Otdelenie Publ.; 1976. pp. 217-265. In Russian
17. Shatoxina NG. Lugovye stepi i ostepnennnye luga Zapadnoj Sibiri, Novosibirskaya oblast' [Meadow steppes and settled meadows of Western Siberia, Novosibirsk region]. In: *Biologicheskaya produktivnost' travyanyx e'kosistem. Geograficheskie zakonomernosti i e'kologicheskie osobennosti* [Biological productivity of grass ecosystems. Geographical patterns and environmental features]. Il'in VB, editor. Novosibirsk: Nauka. Sib. otd-nie Publ.; 1988. pp. 30-38. In Russian
18. Ponyatovskaya VM, Makarevich VN, Karpenko VN i dr. Produktivnost' lugovyx soobshhestv [Productivity of meadow communities]. Leningrad: Nauka Publ.; 1978; 287 p. In Russian
19. Petrov IB. Ob'-Irtyshskaya pojma (tipizaciya i kachestvennaya ocenka zemel') [Ob-Irtysh floodplain (typification and qualitative assessment of lands)]. Ivanovskiy LN, Bachurin GV, editors. Novosibirsk: Nauka Publ.; 1979. 136 p. In Russian

20. Vorobyev SN, Pokrovsky OS, Kirpotin SN, Kolesnichenko LG, Shirokova LS, Manasypov RM. Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course. *Applied Geochemistry*. 2015;63:133-145. doi: 10.1016/j.apgeochem.2015.08.005
21. L'vov YuA. K xarakteristike rastitel'nosti pojmy reki Obi. [To characterize the vegetation of the floodplain of the Ob River]. In: Priroda pojmy reki Obi I ee xozyajstvennoe osvoenie [The nature of the floodplain of the Ob River and its economic development]. Ioganzen BG, editor. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo universiteta Publ.; 1963. pp. 258-267. In Russian
22. Shepeleva LF. Struktura i dinamika lugovyx soobshhestv pojmy Srednej Obi [Structure and dynamics of meadow communities of the Middle Ob floodplain]. Revushkin AS, editor. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo universiteta Publ.; 2019. 348 p. In Russian
23. Taran GS. Sintaksonomiya lugovo-bolotnoj rastitel'nosti pojmy Srednej Obi (v predelax Aleksandrovsogo rajona Tomskoj oblasti) [Syntaxonomy of meadow-marsh vegetation of the floodplain of the Middle Ob (within the Alexandrovsky district of the Tomsk region)]. Sedel'nikov VP, editor. Preprint. Novosibirsk; 1995. 79 p. In Russian
24. Programmy i metody biogeocenoticheskix issledovanij [Programs and methods of biogeocenotic research]. Sukachev VN, editor. Moscow: Nauka Publ.; 1966. 220 p. In Russian
25. Ramenskij LG, Cacenkin IA, Chizhikov ON, Antipin NA. E'kologicheskaya ocenka kormovyx ugodij po rastitel'nomu pokrovu [Environmental assessment forage lands by vegetation cover]. Moscow: Sel'xozgiz Publ.; 1956. 472 p. In Russian
26. L'vov YuA, Shepeleva LF, Lapshina ED. Ocenka pojmennyx lugov po fluktuacionnoj sposobnosti ix rastitel'nogo pokrova [Assessment of floodplain meadows by the fluctuation ability of their vegetation cover]. *Botanicheskij zhurnal*. 1987;72(5):599-609 pp. In Russian
27. Opredelitel' rastenij Tomskoj oblasti [The determinant of plants of the Tomsk region]. Tomsk: Izdatel'stvo Tomskogo universiteta Publ.; 2014. 464 p. In Russian
28. Rabotnov TA. Lugovedenie [Meadow science]. Moscow: Moskovskiy universitet [MGU] im. M.V. Lomonosova Publ.; 1984. 320 p. In Russian
29. Serebryakova TI. Pobegoobrazovanie i ritm sezonnogo razvitiya rastenij zalivnyx lugov Srednej Oki [Shoot formation and the rhythm of seasonal development of plants in flood meadows the middle Oka]. *Uchenye zapiski MGPI im. V.I. Lenina*. 1956;97(3):43-119. In Russian

Информация об авторах:

Шепелева Людмила Федоровна, д-р биол. наук, профессор, с.н.с. лаборатории биологии и почвоведения Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>

E-mail: shepelevalf@mail.ru

Колесниченко Лариса Геннадьевна, канд. биол. наук, доцент, с.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>

E-mail: klg7777@mail.ru

Чураков Егор Евгеньевич, м.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: georgy-chaika@yandex.ru

Пудова Марина Сергеевна, м.н.с. лаборатории биоразнообразия и экологии Биологического института Национального исследовательского Томского государственного университета (Томск, Россия).

E-mail: marina.teslinova@gmail.com

Рожкова-Тимина Инна Олеговна, канд. биол. наук, с.н.с. Берегового научно-технологического центра Сахалинского государственного университета (Южно-Сахалинск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8995-6062>

E-mail: inna.timina@mail.ru

Воробьев Сергей Николаевич, канд. биол. наук, директор ЦКП «Кайбасово» Томского государственного университета (Томск, Россия).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>,

E-mail: soil@green.tsu.ru

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Ludmila F. Shepeleva, Dr. Sci (Biol.), Professor, Senior Researcher, Laboratory of biology and soil science National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8805-469X>

E-mail: shepelevalf@mail.ru

Larisa G. Kolesnichenko, Cand. Sci (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-9797-8985>

E-mail: klg7777@mail.ru

Egor E. Churakov, Junior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: georgy-chaika@yandex.ru

Marina S. Pudova, Junior Researcher, Laboratory of Biodiversity and Ecology, National Research Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

E-mail: marina.teslinova@gmail.com

Inna O. Rozhkova-Timina, Cand. Sci (Biol.), Senior Researcher, Coastal Scientific and Technological Center, Sakhalin State University (Yuzhno-Sakhalinsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0002-8995-6062>

E-mail: inna.timina@mail.ru

Sergey N. Vorobyev, Cand. Sci (Biol.), director of the Kaibasovo Center for Collective Use of Tomsk State University (Tomsk, Russian Federation).

ORCID: <https://orcid.org/0000-0001-7884-2433>

E-mail: soil@green.tsu.ru

The Authors declare no conflict of interest.

*Статья поступила в редакцию 11.05.2024;
одобрена после рецензирования 15.06.2024; принята к публикации 28.12.2024.*

*The article was submitted 11.05.2024;
approved after reviewing 15.06.2024; accepted for publication 28.12.2024.*