

EDN: QIXPYE

УДК 574.45:633.2.032

## **Aboveground and Belowground Phytomass of Meadow Communities of the Middle Ob Floodplain (the Krivosheinsky District of the Tomsk Region)**

**Ludmila F. Shepeleva\***, Marina S. Pudova,  
Essenia A. Ledeneva and Larisa G. Kolesnichenko  
*National Research Tomsk State University  
Tomsk, Russian Federation*

Received 01.06.2023, received in revised form 29.07.2023, accepted 15.08.2023

**Abstract.** Grassland communities make an important contribution to the carbon cycle. Although much research effort has been recently devoted to carbon emission by vegetation, works studying floodplain territories are rare. The purpose of this work was to study the structure of plant matter and the production of root systems in order to assess the biological cycle of meadow ecosystems in the floodplain of the middle Ob River. The production of aboveground and belowground living phytomass and mortmass was determined on permanent study sites in three meadow plant communities in the floodplain of the Ob River (Kaibasovo section of the Tomsk Carbon Test Site) in 2019 and 2021. Grass, forb, and sedge communities growing under different flooding conditions were studied. In the phase of the maximum development of the grass stand (July), geobotanical description and sampling of the herbage, litter, and dead grass from areas of 0.25 m<sup>2</sup> were carried out in four replicates. Soil monoliths, 10 cm<sup>3</sup> each, were sampled in the center of the study plots in layers to a depth of 20 cm. The second belowground phytomass sampling period was in mid-August. The monoliths were processed using A. A. Titlyanova's method. Data analysis was performed by methods of nonparametric statistics. The study showed that in the phase of maximum development of the grass stand, the reserves of living phytomass in the aboveground part ranged from 223 to 593 g/m<sup>2</sup>, and in the belowground part in the soil layer of 0–20 cm, the total reserves of root material varied from plot to plot within 843–4048 g/m<sup>2</sup>. In all communities, the amount of the belowground phytomass was higher in July than in August, but the extent to which the root phytomass decreased differed across the communities because of the different rates of death and mineralization of roots at high and low locations. The year-to-year variation in the productivity and parameters of the plant matter of the meadows was caused by differences in weather conditions, flooding levels, and the composition of meadow communities.

---

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: shepelevalf@mail.ru

ORCID: 0000-0002-8805-469X (Shepeleva L.); 0000-0001-9797-8985 (Kolesnichenko L.)

**Keywords:** meadow plant communities, floodplain of the Ob River, Western Siberia, aboveground biomass, belowground biomass.

**Acknowledgments.** The work was supported by RSF grant No. 23–16–00218 “Carbon balance and increasing the sequestration potential of agricultural land in the floodplain of the middle Ob”.

Citation: Shepeleva L. F., Pudova M. S., Ledeneva E. A., Kolesnichenko L. G. Aboveground and belowground phytomass of meadow communities of the middle Ob floodplain (the Krivosheinsky District of the Tomsk Region). *J. Sib. Fed. Univ. Biol.*, 2023, 16(4), 454–470. EDN: QIXPYE



## **Надземная и подземная фитомассы луговых сообществ поймы Средней Оби (Кривошеинский район Томской области)**

**Л. Ф. Шепелева, М. С. Пудова,  
Е. А. Леденева, Л. Г. Колесниченко**  
*Национальный исследовательский  
Томский государственный университет  
Российская Федерация, Томск*

**Аннотация.** Луговые сообщества вносят важный вклад в круговорот углерода. Несмотря на то что в настоящее время изучению эмиссии углерода растительностью уделяется большое внимание, работы, посвященные пойменным территориям, единичны. Целью настоящей работы стало изучение структуры растительного вещества и продукции корневых систем для оценки биологического круговорота луговых экосистем поймы Средней Оби. На постоянных пробных площадях в трех луговых фитоценозах поймы р. Оби (участок Кайбасово Томского карбонового полигона) в 2019 и 2021 гг. определяли продукцию надземной и подземной живой фитомассы и мортмассы. Изучали злаковые, разнотравные и осоковые фитоценозы, различающиеся по условиям затопления. В фазу максимального развития травостоя (июль) выполняли геоботанические описания и отбор образцов травостоя, подстилки и ветоши с площадок размером 0,25 м<sup>2</sup> в четырех повторностях. В центре учетных площадок отбирали почвенные монолиты объемом 10 см<sup>3</sup> по слоям 0–10 и 10–20 см. В 2021 г. дополнительно отбирали образцы подземной фитомассы в середине августа. Обработку монолитов производили в соответствии с методикой А. А. Титляновой. При анализе материалов пользовались методами непараметрической статистики. Установлено, что в фазу максимального развития травостоя запасы живой фитомассы в надземной части составляли от 223 до 593 г/м<sup>2</sup>, в подземной части в слое почв 0–20 см общие запасы корневого материала колебались от участка к участку в пределах 843–4048 г/м<sup>2</sup>. Подземная фитомасса в июле во всех сообществах оказалась выше, чем в августе, однако степень снижения корневой фитомассы отличается между сообществами, что обусловлено разной скоростью отмирания и минерализации корней на высоких и низких местоположениях. Выявлено варьирование

продуктивности и параметров растительного вещества лугов исследуемых участков по годам, обусловленное различиями погодных условий, затоплением и составом луговых сообществ.

**Ключевые слова:** луговые фитоценозы, пойма Оби, Западная Сибирь, надземная биомасса, подземная биомасса.

**Благодарности.** Работы выполнены при поддержке гранта РНФ № 23–16–00218 “Углеродный баланс и повышение секвестрационного потенциала сельскохозяйственных угодий поймы Средней Оби”.

---

Цитирование: Шепелева Л. Ф. Надземная и подземная фитомассы луговых сообществ поймы Средней Оби (Кривошеинский район Томской области) / Л. Ф. Шепелева, М. С. Пудова, Е. А. Леденева, Л. Г. Колесниченко // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2023. 16(4). С. 454–470. EDN: QIXPYE

---

## Введение

Луговые сообщества вносят важный вклад в круговорот углерода: значительную часть углерода в мире хранят именно эти экосистемы, улавливая в среднем от 0,03 до 1 т углерода на гектар в год (Smith et al., 2008), поэтому изучению их продуктивности посвящено большое число работ (Базилевич и др., 1978; Parton et al., 1995; Титлянова и др., 1996; Gilmanov et al., 1997; Suter et al., 2002; Gill et al., 2002; Hui, Jackson, 2006; Шепелева, 2019; Zhao et al., 2022; и др.). Часть из них связана с климатическими изменениями, поскольку потепление климата может привести к смещению углеродного баланса лугов и увеличению эмиссии углекислого газа в атмосферу (Chen et al., 2019; Nagy et al., 2007; Nkrumah et al., 2022; Ganjurjav et al., 2022). Основные закономерности продукционного процесса в луговых экосистемах были исследованы еще в 1964–1974 гг., в ходе выполнения Международной биологической программы, тогда же были разработаны комплексная методика изучения круговорота углерода в травяных экосистемах и метод минимальной оценки надземной и подземной продукции, рассчитаны величины чистой первичной продукции (Базилевич и др., 1978; Gilmanov et al., 1997 и др.). В методику изучения биологического круго-

ворота внесли немалый вклад отечественные ученые, такие как А. А. Титлянова, Н. И. Базилевич, Л. Е. Родин, В. В. Смирнов и другие (Родин, Базилевич, 1965; Базилевич и др., 1978; Титлянова и др., 1996). Однако основное внимание в работах сибирских исследователей уделялось степным фитоценозам (Титлянова и др., 1996; Титлянова и др., 2018), другие же типы травяных экосистем, в том числе пойменные, освещались в меньшей степени. Отметим, что оценке продуктивности и состава луговых фитоценозов поймы Оби посвящены многолетние исследования одного из авторов настоящей работы (Шепелева, 2019), однако в ней изучению надземной фитомассы уделялось гораздо больше внимания, чем подземной, хотя биомасса корней играет значительную роль в регулировании круговорота и накопления углерода и используется в математических моделях (Lauenroth, 2000; Gill et al., 2002; Xiuqing et al., 2020).

Целью настоящей работы стало изучение структуры растительного вещества и продукции корневых систем для оценки биологического круговорота луговых экосистем поймы Средней Оби. Для достижения поставленной цели определяли продукцию надземной и подземной фитомассы.

## Объекты и методы исследования

### Район исследований

Исследования проводились летом 2019 и 2021 годов на постоянных пробных площадях (ПП), размерами 100 м<sup>2</sup> в трех луговых фитоценозах поймы р. Оби, развитых на разных элементах рельефа в Кривошеинском районе Томской области в пределах Кайбасовского участка Томского карбонового полигона (рис. 1). Обь – крупнейшая по площади водосбора река, впадающая в Северный Ледовитый океан. Ее пойма имеет ширину в десятки километров (Петров, 1979; Vorobyev et al., 2015), а пойменная растительность представ-

лена разнообразными лугами, лесами, болотами. Территория исследований относится к подзоне южной тайги, Шегарскому пойменному району (Львов, 1963).

### Объекты исследования

Изучались луговые фитоценозы, находящиеся в разных условиях увлажнения, а именно:

T1 – разнотравно-злаковый луг, занимающий высокую плоскую вершину гривы, развит на аллювиальных дерново-луговых среднесуглинистых почвах. Этот фитоценоз во время половодья практически никогда не затапли-

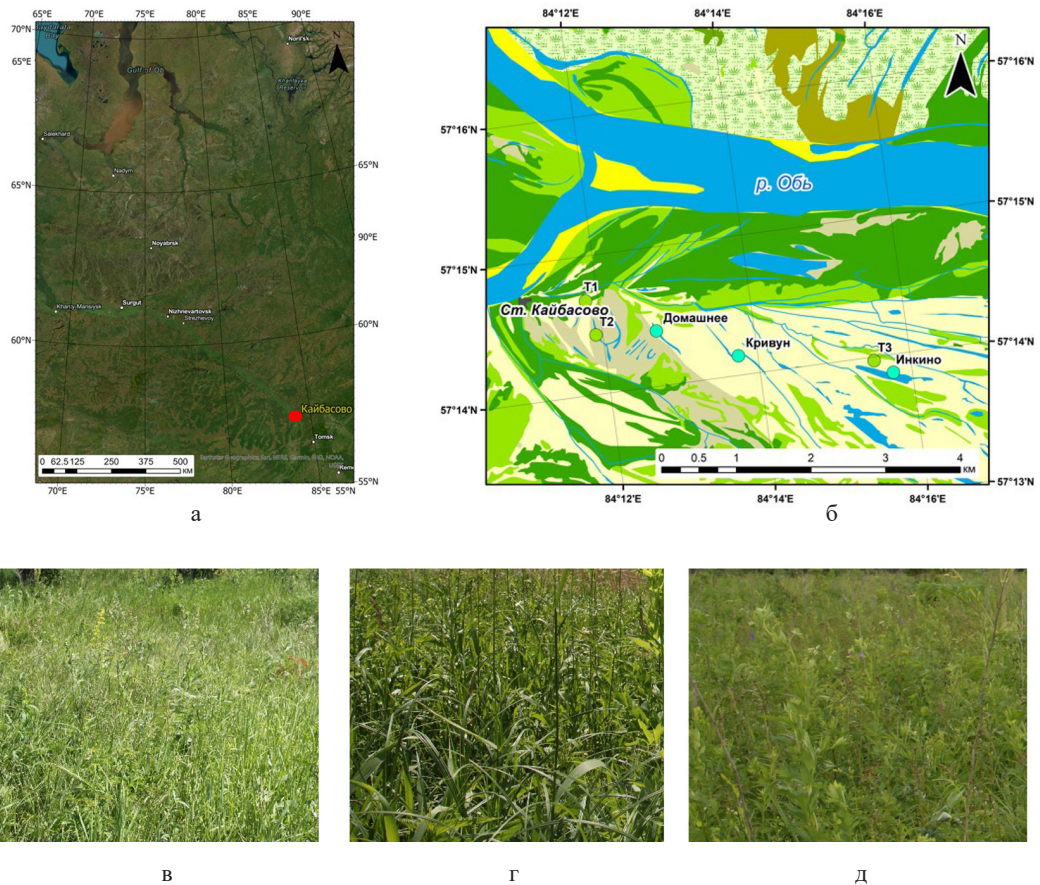


Рис. 1. Объекты исследования: а – район исследования (GoogleEarth), б – карта-схема объектов исследования (T1, T2, T3 – ключевые участки), в – T1 разнотравно-злаковый луг, г – T2 осоково-вейниковый луг, д – T3 разнотравный (девясильный) луг

Fig. 1. Study material: а – study area (GoogleEarth), б – diagrammatic map of the study sites, в – T1 forb-grass meadow, г – T2 sedge-reed meadow, д – T3 forb (elecampane) meadow

вается, травостой сложен преимущественно злаками с небольшой примесью разнотравья. Принадлежит Союзу *Festucion* Sipailova et al., 1985, асс. *Poo angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986 (Шепелева, 2019). Систематического сенокосения нет, в годы исследований не выкашивался.

T2 – осоково-вейниковый луг, развитый на аллювиальных луговых почвах в нижней части пологого склона к понижению прирусловой поймы, регулярно заливаемый. Травостой сложен злаками и осоками. Относится к Союзу *Magnocaricion elatae* W. Koch, 1926, Асс. *Thalictro-Phalaroidetum* (Libbert 1931) Taran, 1995, с/асс *Th-Ph-Calamagrostietosum purpureae* (Таран, 1995). В хозяйственном отношении не используется.

T3 – разнотравный (девясильный) луг, развитый на высокой гриве центральной поймы на аллювиальных луговых среднесуглинистых почвах. Этот луг имеет залежное происхождение (более 30 лет), не используется. В годы исследований не заливался полыми водами. Принадлежит Союзу *Festucion* Sipailova et al., 1985, асс. *Poo angustifoliae-Festucetum pratensis* Mirk. In Denisova et al., 1986 (Шепелева, 2019).

Работы выполнены на экспериментальных участках и с использованием оборудования уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента» ТГУ при поддержке Минобрнауки России (RF-2296.61321X0043, 13.УНУ.21.0005, договор № 075–15–2021–672).

#### *Характеристика гидроклиматических условий района исследований в 2019 и 2021 гг.*

Для развития растительности важными являются показатели температуры и количества осадков года исследования, а также

осени предыдущего года, когда закладываются почки возобновления и узлы кушения у злаков (Шенников, 1941; Серебрякова, 1953). Поэтому мы проанализировали погодные условия 2019 и 2021 годов, а также рассмотрели условия августа-октября предыдущих лет (Коршунова и др., 2019; Аржанова и др., 2020). Изучали преимущественно показатели вегетационного сезона (с апреля по октябрь): средние за месяц и средние за декаду температуры воздуха и суммы осадков, основываясь на данных ближайшей гидрометеостанции Молчаново.

Осенний период (сентябрь, октябрь) 2018 г. был аномально теплым, среднемесячные температуры превышали норму на 2–4 °С (Коршунова и др., 2019), соответственно, ощущался недостаток влаги в верхних слоях почв. Величина гидротермического коэффициента Селянинова (ГТК) вегетационного сезона 2018 г. составила 1,40, однако сентябрь (ГТК=0,90) был сухим.

Вегетационный период 2019 г. по погодным условиям был сухим и очень теплым (табл. 1–2), однако весна и начало лета (июнь) были прохладными и с осадками (Аржанова и др., 2020). Он был значительно более сухим и теплым, чем в 2018 г. Согласно показателям количества осадков (табл. 2), в апреле, мае, июне, августе и сентябре 2019 г. суммы осадков за декаду и по месяцам были ниже в 1,5–2 раза, чем в 2018 г. Исключение – вторая декада июля, которая была с ливнями. Это могло несколько ослабить засуху. ГТК сезона вегетации 2019 г. – 1,07.

По сравнению с 2020 г. вегетационный период 2021 г. (ГТК=1,10) отличался прохладной и довольно сухой весной. Средние за декаду и средние за месяц температуры воздуха в апреле-мае оказались ниже, и уровень весенних осадков был низким, особенно последняя декада мая. Июнь в целом был про-



Таблица 1. Средние за декаду и средние за месяц температуры воздуха в течение апреля-сентября 2019, 2021 гг., °С

Table 1. Average for a decade and average for a month air temperatures during April–September 2019, 2021, °C

Температура воздуха	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Средние температуры вегетационного периода
2019 г.							
1 декада	2,8	10,0	15,7	21,1	21,1	13,1	13,3
2 декада	2,3	8,2	16,5	21,2	18,0	11,5	
3 декада	2,3	13,3	19,0	19,5	15,9	7,3	
месяц	2,5	10,5	17,0	20,6	18,3	10,6	
2021 г.							
1 декада	2,5	10,5	13,3	19,6	18,7	11,7	12,2
2 декада	1,3	10,8	17,1	18,1	16,0	8,3	
3 декада	5,4	13,1	15,0	19,7	15,6	2,9	
месяц	3,1	11,5	15,1	19,1	16,7	7,7	

Таблица 2. Суммы осадков за декаду и за месяц в апреле-сентябре 2019, 2021 гг., мм

Table 2. Precipitation amounts per decade and per month in April–September 2019, 2021, mm

Осадки	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Суммы осадков вегетационного периода
2019 г.							
1 декада	2,4	3,1	16,2	23,9	14,4	5,7	261,9
2 декада	12,5	10,0	39,8	58,8	6,0	15,8	
3 декада	16,7	13,2	2,3	0,7	10,6	9,8	
месяц	31,6	26,3	58,3	83,4	31,0	31,3	
2021 г.							
1 декада	2,6	7,6	12,0	8,1	10,6	14,5	290,1
2 декада	24,1	13,4	1,3	13,6	51,4	23,3	
3 декада	14,5	7,6	10,2	32,2	25,2	17,9	
месяц	41,2	28,6	23,5	53,9	87,2	55,7	

хладным и наиболее сухим за весь период исследований. Температура во второй и третьей декадах была ниже на 2–4 °С, чем в 2020 г., количество осадков также было наименьшим. Июль и август оказались умеренно жаркими и влажными, а сентябрь отличался тем, что уже во второй декаде установились довольно низкие температуры воздуха (табл. 1–2). Осень оказалась достаточно влажной.

#### Методы исследований

В фазу максимального развития травостоя (начало июля 2019 и 2021 гг.) выполнялись геоботанические описания пробных площадей (по одной ПП в каждом сообществе), определение запасов зеленой фитомассы, подстилки и ветоши методом пробных укусов (Программы и методы..., 1966). Растения срезали на уровне почвы с учетных пло-

щадок размером 0,25 м<sup>2</sup> в четырех повторностях. Во влажном состоянии укосы разбирали по видам, высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали на электронных лабораторных весах Ohaus SPS 402F. Общая продуктивность травостоя определялась суммированием масс отдельных видов.

В травостое были выявлены доминирующие виды, общее число видов, участие различных биологических групп видов.

Пробы подземной фитомассы отбирали параллельно с надземной фитомассой в начале июля 2019 и 2021 гг. и дополнительно во вторую декаду августа 2021 г. Для определения подземной фитомассы в центре каждой из четырех учетных площадок отбирали почвенные монолиты объемом 10 см<sup>3</sup> из слоев глубиной 0–10 см и 10–20 см (всего на пробной площади восемь монолитов). Выбор глубины отбора 0–20 см связан с тем, что в верхнем слое почвы до глубины 20 см сосредоточено максимальное количество подземного растительного вещества (от 50 до 90 % в степях и от 60 до 90 % – на лугах) (Титлянова и др., 1996; Продуктивность..., 1978).

Подземная фитомасса отмывалась от почвы с использованием сита с отверстием 0,5 мм. Из каждого полученного образца по весу отделялась 1/10 часть для разбора растительного вещества на живую и мертвую фракции и закладывалась в спирт. Оставшиеся 9/10 высушивались в сушильном шкафу 24 часа при температуре 80 градусов, затем взвешивались (Титлянова и др., 1996). Для каждой пробной площади из всех четырех повторностей определялись средние величины, после чего запасы всех компонентов растительного вещества выражали в граммах на квадратный метр.

Десятая часть корней при помощи пинцета и лупы разделялась на живые корни (В) и мертвые (V) по внешнему виду с использо-

ванием определенных признаков по методике А. А. Титляновой и соавт. (1996).

При изложении материалов исследований использовали термины и обозначения запасов фитомассы, предложенные А. А. Титляновой (Титлянова и др., 2018), косвенно характеризующие продукционный процесс:

G – зеленая фитомасса в фазу максимального развития травостоя,

D – ветошь, т.е. пожелтевшие отмершие части растений стоящие на корню,

L – подстилка, т.е. отмершие и опавшие части растений,

D+L – надземная мортмасса (растительные остатки),

G+D+L – надземная фитомасса.

Подземные органы обозначали:

В – живые подземные органы (корни, корневища, клубни),

V – мертвые подземные растительные остатки,

V+V – подземное растительное вещество.

При обработке материалов в программе Statistica 6.0 пользовались методами непараметрической статистики (критерий Манна-Уитни и коэффициент корреляции Спирмена).

## Результаты

На исследованном участке поймы в фазу максимального развития травостоя запасы зеленой фитомассы в надземной части составляли от 223,4 до 592,5 г/м<sup>2</sup>, мортмассы – от 440,0 до 1237,6 г/м<sup>2</sup> (табл. 3).

Во всех изученных сообществах наиболее насыщен корнями слой почв 0–10 см (табл. 4, рис. 2), в то время как в слое 10–20 см наблюдается резкое снижение корневой массы ( $p < 0,0001$ ). Статистически подтверждено и различие в биомассе корней в зависимости от сезона ( $p < 0,02$ ). Различие в массе корней между слоями в июле и августе на каждой пробной площади неодинаковое: в июле оно

Таблица 3. Структурные показатели надземной фитомассы лугов на Каibasовском участке поймы Средней Оби в июле 2019 и 2021 гг.

Table 3. Structural parameters of the aboveground phytomass of meadows in the Kaibasovsky section of the floodplain of the Middle Ob River in July 2019 and 2021

Фитоценоз	Год	Надземная фитомасса (среднее±SE, n=4), г/м <sup>2</sup>		Число видов	Биогруппы, % от зеленой фитомассы				Состав доминирующих видов	% от зеленой фитомассы
		Зеленая фитомасса	Мертмасса		Злаки	Разногравье	Бобовые	Осоки		
Разногравно – злаковый, Т1	2019	319±23	623±165	14	82,0	17,9	0,1	+	<i>Bromis inermis</i> Leuss. <i>Alopecurus pratensis</i> L. <i>Poa angustifolia</i> L. <i>Elytrigia repens</i> Nevski. <i>Dactylis glomerata</i> L.	19,2 18,2 17,8 14,9 11,9
	2021	223±64	440±50	18	83,2	10,6	0,3	5,8	<i>Poa angustifolia</i> <i>Bromis inermis</i>	51,8 28,4
Осоково-вейниковый, Т2	2019	389±41	865±69	10	77,9	1,4	+	20,7	<i>Calamagrostis purpurea</i> Trin. <i>Phalaroides arundinacea</i> Rausch. <i>Carex atherodes</i> Spreng.	56,9 21,0 12,0
	2021	593±163	1238±262	6	92,3	3,0	0	4,8	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Phalaroides arundinacea</i>	75,4 16,8
Девясилловый, Т3	2019	292±5	613±78	29	6,8	91,8	1,0	0,4	<i>Inula salicina</i> L. <i>Thalictrum simplex</i> L. <i>Sanguisorba officinalis</i> L.	31,9 28,7 11,1
	2021	407±70	633±79	35	23,7	67,6	8,7	+	<i>Inula salicina</i> <i>Thalictrum simplex</i> <i>Phleum pratense</i> L.	28,7 17,6 10,5

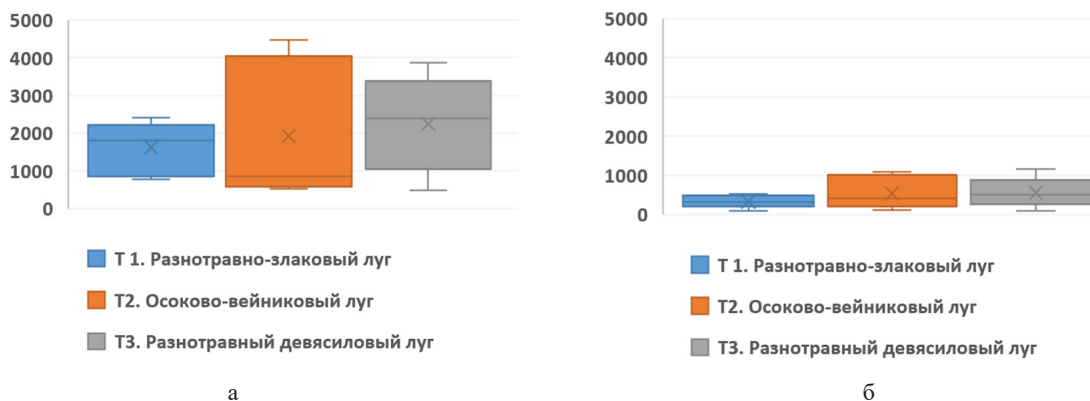
Примечание: «+» – участие биологической группы менее 0,05 %



Таблица 4. Распределение в почве массы корневых систем (среднее±SE, n=4) луговых сообществ Кайбасовского участка поймы Средней Оби

Table 4. Distribution in soil of root systems (mean±SE, n=4) of meadow communities in the Kaibasovsky section of the Middle Ob floodplain

Фитоценоз	Глубина, см	Масса корней в июле, г/м <sup>2</sup>		Масса корней в августе, г/м <sup>2</sup>	
		мертвые (V)	живые (B)	мертвые (V)	живые (B)
2019					
Т1. Разнотравно-злаковый луг	0–10	150±53	1018±152	н.д.	н.д.
	10–20	27±4	61±12	н.д.	н.д.
	<b>0–20</b>	<b>177±51</b>	<b>1079±163</b>	н.д.	н.д.
Т2. Осоково-вейниковый луг	0–10	158±132	1479±378	н.д.	н.д.
	10–20	177±91	359±250	н.д.	н.д.
	<b>0–20</b>	<b>335±223</b>	<b>1838±784</b>	н.д.	н.д.
Т3. Разнотравный девясиловый луг	0–10	130±76	506±217	н.д.	н.д.
	10–20	54±20	153±23	н.д.	н.д.
	<b>0–20</b>	<b>184±61</b>	<b>659±205</b>	н.д.	н.д.
2021					
Т1. Разнотравно-злаковый луг	0–10	578±232	1407±316	653±322	603±293
	10–20	97±41	193±33	237±148	125±35
	<b>0–20</b>	<b>675±195</b>	<b>1600±290</b>	<b>890±340</b>	<b>728±311</b>
Т2. Осоково-вейниковый луг	0–10	1628±709	1528±608	575±223	120±60
	10–20	363±163	530±220	120±35	66±37
	<b>0–20</b>	<b>1990±825</b>	<b>2058±508</b>	<b>695±193</b>	<b>186±89</b>
Т3. Разнотравный девясиловый луг	0–10	1448±678	728±546	1495±470	830±450
	10–20	103±43	465±283	433±153	110±52
	<b>0–20</b>	<b>1550±655</b>	<b>1193±829</b>	<b>1928±487</b>	<b>940±679</b>

Рис. 2. Показатели общей подземной фитомассы (среднее арифметическое (n=8), медиана, квантили 25 и 75 %, максимальное и минимальное значения) лугов Кайбасовского участка (г/м<sup>2</sup>) в 2021 г.: а – масса корней в слое 0–10 см, б – масса корней в слое 10–20 смFig. 2. Parameters of the total belowground phytomass (mean (n=8), median, quartiles 25 and 75 %, maximum and minimum values) of the meadows of the Kaibasovsky site (g/m<sup>2</sup>) in 2021: a – mass of roots in a layer of 0–10 cm, b – mass of roots in a layer of 10–20 cm

больше всего в разнотравно-злаковом фитоценозе (Т1) (в 6,8 раза), а в августе – в девясиловом (Т3) (в 4,3 раза). В июле наименьшим оказалось различие насыщенности корней между слоями в осоково-вейниковом (Т2) сообществе (в 3,5 раза), а в августе – в разнотравно-злаковом (3,5 раза).

Для осоково-вейникового сообщества характерна мозаичность травяного покрова, которая проявляется в наличии осоковых и вейниковых кочек. С этим связана неоднородность распространения корневых систем, следовательно, подземная фитомасса может существенно отличаться между повторностями в зависимости от того, где был взят монолит (рис. 2, 3). Видовой состав фитоценоза, по-видимому, также влияет на соотношение живой и мертвой фракций подземной фитомассы. Так, на девясиловом лугу (Т3) содержание отмерших корней в слое 0–10 см в оба срока отбора оказалось весьма высоким, причем в августе – гораздо выше, чем в остальных рассматриваемых фитоценозах. Вероятно, это явилось следствием того, что у части растений из группы разнотравья (*Inula salicina* L., *Cirsium setosum* Bess.) фаза

максимального развития в этот период закончилась, и происходило активное отмирание корневой массы. Поэтому количество живой и мертвой фракций корневой фитомассы девясилового сообщества в августе оказалось выше, чем в остальных фитоценозах (рис. 3). В целом количество живой и мертвой фракций положительно коррелирует между собой ( $r=0,6$ ,  $p<0,05$ ).

Подземная фитомасса в июле во всех сообществах оказалась значительно богаче, чем в августе (табл. 4, рис. 3). Однако в осоково-вейниковом фитоценозе (Т2) в слое 10–20 см разница в количестве подземной фитомассы между двумя сроками отбора оказалась значительно выше, чем в двух других луговых сообществах. Это можно связать с переувлажненностью Т2 относительно Т1 и Т3, которые находятся на более высоких и сухих позициях, ввиду чего отмирание и разложение корневой массы на них идет медленнее, даже несмотря на умеренно жаркие июль и август 2021 г.

В течение сезона менялось долевое участие живых подземных органов и вариabельность их распределения по пространству. Известно, что максимум В/В достигается чаще

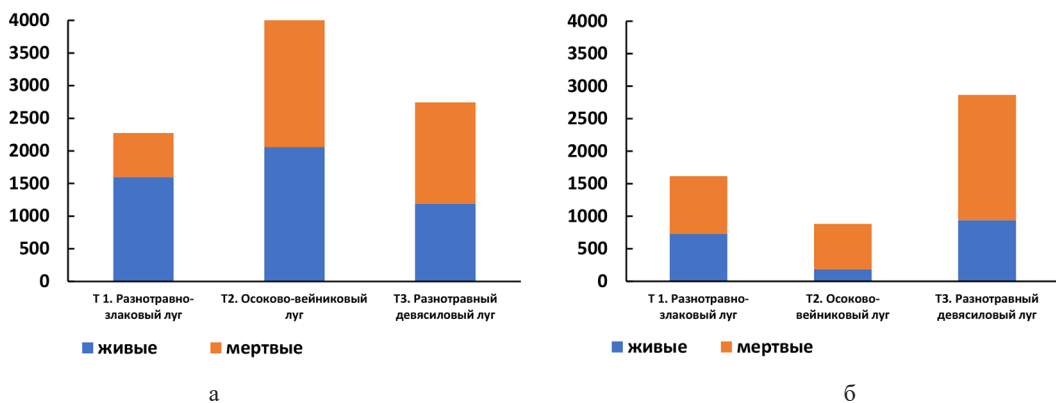


Рис. 3. Среднее содержание живой и мертвой фракций корневой фитомассы лугов в слое почв 0–20 см (г/м²) в 2021 г., а – июль, б – август

Fig. 3. The average contents of live and dead fractions of the root phytomass of meadows in the soil layer of 0–20 cm (g/m²) in 2021, а – July, б – August

всего в начале или середине лета, когда идет интенсивный прирост живых корней, а их отмирание понижено. К осени отношение обычно уменьшается из-за перехода живых корней в мертвые (Титлянова и др., 1996).

### Обсуждение

Полученные результаты сравнили с опубликованными А. А. Титляновой с соавторами (Титлянова и др., 1996) данными по катене Тебенак, расположенной севернее г. Колпашево в пойме Оби (табл. 5). Для удобства сравнения наши пробные площади были также расположены в порядке повышения увлажненности.

Фитомасса в 2021 г. на Кайбасовском участке обской поймы практически по всем показателям превосходила таковые в Тебенаке. Кроме того, выяснилось, что продукция луговых сообществ Кайбасовского участка в 2021 г. по большинству показателей значительно превосходит продукцию в 2019 г., что, очевидно, связано с гидроклиматическими условиями этих и предшествующих лет. Несмотря на близкие значения показателя ГТК (в 2019 г. ГТК=1,07, а в 2021 г.– 1,10), 2019 г. отличался повышенными летними температурами по сравнению с 2021 г. и отсутствием

затопления поймы в период половодья. Показатели надземной фитомассы в 2019 г. были выше, чем в 2021 г. лишь на разнотравно-злаковом лугу (Т1), что может быть связано с видовым составом и повышенным расположением данного фитоценоза. А именно – в 2021 г. здесь не доминировали крупные тепло- и влаголюбивые злаки (*Alopecurus pratensis*, *Elytrigia repens*, *Dactylis glomerata*). В этом практически не затапливаемом сообществе, что приближает его к плакорным условиям, основную роль играют погодные условия и ритмы развития растений. Поэтому продукция травостоя разнотравно-злакового луга в более прохладный, с аномально сухим июнем 2021 г., оказалась ниже, чем в 2019 г.

Для характеристики структуры растительного вещества существует несколько параметров: отношения В/Г, отношения величин V/B и (B+V)/(G+D+L) (табл. 6).

Отношение В/Г характеризует долю ассимилированного углерода, перемещаемую в подземные органы, и меняется от года в год в одной и той же экосистеме (Титлянова и др., 1996).

Величина отношения средних величин мертвого и живого подземного растительного вещества V/B отражает соотношение

Таблица 5. Продуктивность луговых сообществ на различных участках поймы реки Оби

Table 5. Productivity of meadow communities in different parts of the floodplain of the Ob River

	*Катена Тебенак, июль 1988 г.			Кайбасово, июль 2019 г.			Кайбасово, июль 2021 г.		
	Эль	Тр1	Тр3	Т1	Т3	Т2	Т1	Т3	Т2
G	640	630	850	319	292	389	223	406	593
D+L	280	420	330	623	613	865	440	633	1238
B (0–20)	870	1410	1580	1079	659	1838	1600	1193	2058
V (0–20)	1210	1260	1800	177	184	335	675	1550	1990
B+V (0–20)	2080	2670	3380	1256	843	2173	2275	2743	4048

\*Примечание: данные из (Титлянова и др., 1996); положение точек отбора образцов в пределах катены Тебенак: Эль – элювиальная позиция, Тр1 – транзитная позиция – верхняя часть склона, Тр3 – транзитная позиция – нижняя часть склона

Таблица 6. Сравнение характерных параметров растительного вещества на катене Тебенак и Кайбасовском участке поймы Средней Оби

Table 6. Comparison of the characteristic parameters of plant matter on the Tebenak catena and the Kaibasovsky section of the Middle Ob floodplain

Показатели	*Тебенак, июль 1988 г.			Кайбасово, июль 2019 г.			Кайбасово, июль 2021 г.		
Площадки	Эль	Тр1	Тр3	T1	T3	T2	T1	T3	T2
V/G	1,4	2,2	1,9	3,4	2,2	4,7	7,2	2,9	3,5
V/B	1,4	0,9	1,1	0,2	0,3	0,2	0,4	1,3	1,0
(B+V)/(G+D+L)	2,3	2,5	2,9	1,3	1,0	1,7	3,4	2,6	2,2

\*Примечание: данные из (Титлянова и др., 1996); положение точек отбора образцов в пределах катены Тебенак: Эль – элювиальная позиция, Тр1 – транзитная позиция – верхняя часть склона, Тр3 – транзитная позиция – нижняя часть склона

скоростей процессов отмирания подземных органов растений и разложения мертвых подземных остатков. Если эти скорости равны, то V/B будет равно 1, если скорость разложения выше скорости отмирания – меньше 1, если разложение заторможено – больше 1. Величина этого соотношения очень динамична и меняется в течение сезона и в разные годы (Титлянова и др., 1996).

Отношение средних  $(B+V)/(G+D+L)$  отражает соотношение запасов всех фракций подземного и надземного растительного вещества. Чем больше живой и отмершей фитомассы сосредоточено в почве по сравнению с поверхностью, тем выше будет это соотношение (Титлянова и др., 1996).

Все эти три отношения имеют ориентировочное значение и могут при сравнительном анализе характеризовать лишь тенденции изменения структуры растительного вещества в фитоценозе (Титлянова и др., 1996).

Самый низкий показатель V/G и в 2019, и в 2021 г. у девясилового сообщества, возможно, потому что доминанты сообщества – представители группы разнотравья – не развивают большую массу подземных органов относительно надземной части, в отличие от злаков и осок, надземная масса которых меньше относительно подземной. Макси-

мальная величина V/G в 2019 г. была в сообществе T2, а в 2021 – в T1, что может быть связано с сезонными особенностями температурного и паводкового режимов. Поскольку основная функция корней – запасание влаги и питательных веществ (Титлянова и др., 1996), то ввиду того, что половодье было низким и осоково-вейниковый фитоценоз (T2) в 2019 г. не затапливался, влаголюбивые доминанты этого сообщества отреагировали на недостаток влаги в начале вегетационного сезона усиленным ростом корневой фитомассы. Из данных по катене Тебенак и сравнения их с кайбасовскими показателями можно сделать вывод, что доля живых подземных органов относительно надземной живой фитомассы там была ниже, чем в оба года наблюдений в Кайбасово, что, вероятно, является следствием различий в составе фитоценозов, а также погодных условий и условий затопления между указанными годами.

Значение величины V/B в 2021 г., близкой или равной единице на участках T2 и T3, свидетельствует о том, что процессы отмирания живых и разложения мертвых корней находились в относительном равновесии, чего нельзя сказать о T1, где скорость разложения превосходила скорость отмирания. В 2019 же году скорость минерализации на всех площадках

была значительно выше скорости отмирания корневого материала, что, вероятно, явилось следствием более высоких температур в почве по сравнению с 2021 г. при сходных значениях ГТК. Сравнивая данные по катене Тебенак с данными наблюдений в Кайбасово в 2019 г., можно отметить, что по всем трем площадкам в Тебенаке показатели  $V/B$  выше. Это означает, что процессы отмирания и минерализации подземного растительного вещества были практически уравновешены. По сравнению с Кайбасово в 2021 г. отношение живой и мертвой фракций корней на самой сухой позиции в Тебенаке значительно превосходит таковое в Кайбасово. В остальных же двух случаях этот показатель примерно одинаков. Все это может указывать и на особенности гидроклиматического режима почв более северной территории, а также погодных условий весны 1988 г., и на разницу в видовом составе исследованных фитоценозов.

Отношение запасов подземного растительного вещества к надземным органам  $(B+V)/(G+D+L)$  изменяется в 2021 г. в довольно широких пределах (от 2,2 до 3,4), возрастая от самой влажной позиции Т2 к самой сухой Т1, находящейся на небольшом повышении и не затопляемой полыми водами. В 2019 г. такой закономерности не наблюдалось, но в целом соотношение надземной и подземной фитомасс оказалось несколько ниже, чем в 2021 г.

Различие в значениях параметров структуры растительного вещества на одних и тех же учетных площадях в Кайбасово в разные годы (2019 г. и 2021 г.) может указывать на влияние температур на развитие различных фракций растительного вещества, поскольку условия увлажнения до момента взятия корневого материала (июнь) в оба эти года были сходными. Вероятно, более высокие температуры стимулируют более активную минерализацию подземной мортмассы,

и в сочетании с заторможенным приростом живого корневого материала это дает иное, более низкое отношение подземной фитомассы к надземной.

Что же касается данных по катене Тебенак, то здесь наблюдалось увеличение отношения запасов подземного растительного вещества к надземным органам  $(B+V)/(G+D+L)$  от самого сухого сообщества к самому влажному, в то время как в Кайбасово в 2021 г. прослеживается обратная закономерность.

Как уже указывалось выше, корни служат для растений органом запаса воды и питательных веществ. Соответственно, в засушливый 2019 г. и в год с сухими условиями начала вегетационного сезона (2021) в Кайбасово растительные сообщества должны были накапливать подземную массу более активно по сравнению с надземной. Однако также играет роль и средняя температура вегетационного сезона. Поэтому в сухой и прохладный 2021 г. на Т1 и Т3 отношение подземной фитомассы к надземной оказалось выше, чем в Тебенаке, тогда как на Т2 – ниже. Возможно, это явилось следствием того, что половодье в этом году было довольно высоким и продолжительным, и находясь в понижении, осоково-вейниковое сообщество (Т2) не испытывало в начале вегетационного сезона дефицита влаги.

В случае сравнения данных по Кайбасово 2019 г. с тебенакскими данными можно сказать, что на соотношении подземной и надземной фитомасс могла сказаться высокая степень минерализации. Подземная мортмасса в условиях засухи была весьма скудной, и общий вес обеих фракций корневого вещества оказался мал по сравнению с надземным растительным веществом.

### **Заключение**

В ходе работы была изучена структура и продуктивность луговых сообществ поймы



Средней Оби, а также характерные параметры растительного вещества для оценки биологического круговорота луговых экосистем. Полученные значения показывают существенное преобладание подземной фитомассы над надземной, что говорит о недостаточной увлажненности в течение первой половины вегетационного сезона 2021 г. На это обстоятельство указывает также и возрастание массы корней в 2021 г. от наиболее повышенного (Т1) к наиболее пониженному участку (Т2).

Было показано большое различие в количестве корневой фитомассы между сроками отбора в июле и в августе. Это различие в слое 0–10 составляет от 0,9 (девясилковый луг) до 4,5 раза (осоково-вейниковый луг), для слоя 10–20 см – от 0,8 (разнотравно-злаковый луг) до 4,8 раза (осоково-вейниковый луг). Вероятно, в расположенных выше по рельефу и сухих разнотравно-девясилковых сообществах отмирание живых и минерализация отмерших корней идет медленнее ввиду меньшей увлажненности, тогда как на осоково-вейниковом лугу между двумя сроками отбора происходило активное отмирание и разложение корневой фитомассы благодаря переувлажненности грунта и теплой погоде июля-августа.

Сравнение продуктивности и параметров растительного вещества лугов Кайбасовского

участка в 2019 и 2021 гг. с аналогичными опубликованными показателями по пойменной катене Тебенак показало, что запасы подземной фитомассы в Кайбасово в 2021 г. выше, чем таковые в Тебенаке в 1988 г., а надземная фитомасса оказалась ниже, что может быть связано с гидротермическими условиями года отбора и предшествующего ему. Поскольку основная функция корневой массы – запасание питательных веществ и воды, вероятно, погодные условия 2021 г. оказались иными, нежели в 1988 г., что и сказалось на соотношении надземной и подземной фитомасс пойменных луговых сообществ. Кроме того, различие в составе самих исследуемых фитоценозов влияет на это соотношение.

На неоднородности накопления фитомассы между 2019 и 2021 гг. сказались гидроклиматические условия исследуемых лет, прежде всего температурный режим и характеристики половодья. По-видимому, засуха в сочетании с низкими температурами начала лета и затоплением местообитаний слабее влияет на характеристики общей продуктивности, чем засуха в сочетании с высокими температурами без половодья. Кроме того, в более жаркий 2019 г. происходила активная минерализация растительных остатков в почве, что также указывает на возможное влияние на этот процесс температурного режима.

### Список литературы / References

Аржанова Н. М., Давлетшин С. Г., Дементьева Т. В., Клещенко Л. К., Коршунова Н. Н. (2020) *Погода на территории Российской Федерации в 2019 году*. Федеральная служба по гидрометеорологическому мониторингу окружающей среды (Электронный ресурс). Режим доступа: <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/93-klimaticheskie-usloviya/179-klimaticheskie-usloviya-na-territorii-rossii> [Arzhanova N. M., Davletshin S. G., Dementieva T. V., Kleshchenko L. K., Korshunova N. N. (2020) *Weather on the territory of the Russian Federation in 2019*. Federal Service for Hydrometeorological Monitoring of the Environment (Electronic resource). Access mode: <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/93-klimaticheskie-usloviya/179-klimaticheskie-usloviya-na-territorii-rossii> (in Russian)]

Базилевич Н. И., Титлянова А. А., Смирнов В. В., Родин Л. Е., Нечаева Н. Т., Левин Ф. И. (1978) *Методы изучения биологического круговорота в различных природных зонах*. Мо-

сква, Мысль, 182 с. [Bazilevich N.I., Titlyanova A. A., Smirnov V. V., Rodin L. E., Nechaeva N. T., Levin F. I. (1978) *Methods for studying the biological cycle in various natural zones*. Moscow, Mysl', 182 p. (in Russian)]

Коршунова Н.Н., Дементьева Т.В., Клещенко Л.К., Давлетшин С.Г. (2019) *Погода на территории Российской Федерации в 2018 году*. Федеральная служба по гидрометеорологическому мониторингу окружающей среды (электронный ресурс). Режим доступа: <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/93-klimaticheskie-usloviya/179-klimaticheskie-usloviya-na-territorii-rossii> [Korshunova N. N., Dementieva T. V., Kleshchenko L. K., Davletshin S. G. (2019) *Weather on the territory of the Russian Federation in 2018*. Federal Service for Hydrometeorological Monitoring of the Environment (Electronic resource). Access mode: <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/93-klimaticheskie-usloviya/179-klimaticheskie-usloviya-na-territorii-rossii> (in Russian)]

Львов Ю.А. (1963) К характеристике растительности поймы реки Оби. *Природа поймы реки Оби и ее хозяйственное освоение*. Томск, Издательство Томского университета, с. 258–267 [Lvov Yu. A. (1963) On characterization of the vegetation in the Ob River floodplain. *The nature of the floodplain of the Ob River and its economic development*. Tomsk, Tomsk University, p. 258–267 (in Russian)]

Петров И.Б. (1979) *Обь-Иртышская пойма (типизация и качественная оценка земель)*. Новосибирск, Наука, 136 с. [Petrov I. B. (1979) *Ob-Irtysh floodplain (type assignment and qualitative assessment of lands)*. Novosibirsk, Nauka, 136 p. (in Russian)]

*Программы и методы биогеоэкологических исследований* (1966) Сукачев В.Н. (ред.) Москва, Наука, 220 с. [*Programs and methods of biogeocenotic research* (1966) Sukachev V. N. (ed.) Moscow, Nauka, 220 p. (in Russian)]

*Продуктивность луговых сообществ* (1978) Ленинград, Наука, 287 с. [*Productivity of meadow communities* (1978) Leningrad, Nauka, 287 p. (in Russian)]

Родин Л.Е., Базилевич Н.И. (1965) *Динамика органического вещества и биологический круговорот в основных типах растительности*. Москва, Ленинград, Наука, 254 с. [Rodin L. E., Bazilevich N. I. (1965) *Dynamics of organic matter and biological cycle in the main types of vegetation*. Moscow, Leningrad, Nauka, 254 p. (in Russian)]

Серебрякова Т.И. (1953) *Побегообразование и ритм сезонного развития растений заливных лугов Средней Оки: автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Москва, 16 с. [Serebryakova T. I. (1953) *Shoot formation and the rhythm of seasonal development of plants in flood meadows of the Middle Oka: author. dis. ... cand. biol. sciences*. Moscow, 16 p. (in Russian)]

Таран Г.С. (1995) *Синтаксономия лугово-болотной растительности поймы Средней Оби (в пределах Александровского района Томской области)*. Препринт. Новосибирск, 79 с. [Taran G. S. (1995) *Syntaxonomy of meadow-marsh vegetation of the Middle Ob floodplain (within the Alexandrovsky District of the Tomsk Region)*. Preprint. Novosibirsk, 79 p. (in Russian)]

Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. (1996) *Подземные органы растений в травяных экосистемах*. Новосибирск, Наука, 128 с. [Titlyanova A. A., Kosykh N. P., Mironycheva-Tokareva N. P., Romanova I. P. (1996) *Belowground plant organs in grass ecosystems*. Novosibirsk, Nauka, 128 p. (in Russian)]

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 Тран, Хакимзянова Ф.И., Шатохи-

на Н. Г., Кыргыз Ч. О., Самбуу А. Д. (2018) *Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. 2-е издание, исправленное и дополненное.* Новосибирск, ИПА СО РАН, 110 с. [Titlyanova A. A., Bazilevich N. I., Shmakova E. I., Snytko V. A., Dubynina S. S., Magomedova L. N., Nefedyeva L. G., Semenyuk N. V., Tishkov A. A., Ti Tran, Khakimzyanova F. I., Shatokhina N. G., Kyrgys Ch. O., Sambuu A. D. (2018) *Biological productivity of grasslands. Geographical regularities and ecological features. 2nd edition, corrected and amended.* Novosibirsk, ISSA SB RAS, 110 p. (in Russian)]

Шенников А. П. (1941) *Луговоедение.* Ленинград, Ленинградский государственный университет, 512 с. [Shennikov A. P. (1941) *Meadow studies.* Leningrad, Leningrad State University, 512 p. (in Russian)]

Шепелева Л. Ф. (2019) *Структура и динамика луговых сообществ поймы Средней Оби.* Томск, Издательство Томского университета, 348 с. [Shepeleva L. F. (2019) *Structure and dynamics of meadow communities in the floodplain of the Middle Ob.* Tomsk, Tomsk University, 348 p. (in Russian)]

Chen N., Zhu J., Zhang Y., Liu Y., Li J., Zu J., Huang K. (2019) Nonlinear response of ecosystem respiration to multiple levels of temperature increases. *Ecology and Evolution*, 9(3): 925–937

Ganjurjav H., Hu G., Gornish E., Zhang Y., Li Y., Yan Y., Wu H., Yan J., He S., Danjiu L., Gao Q. (2022) Warming and spring precipitation addition change plant growth pattern but have minor effects on growing season mean gross ecosystem productivity in an alpine meadow. *Science of the Total Environment*, 841: 156712

Gill R. A., Kelly R. H., Parton W. J., Day K. A., Jackson R. B., Morgan J. A., Scurlock J. M. O., Tieszen L. L., Castle J. V., Ojima D. S., Zhang X. S. (2002) Using simple environmental variables to estimate below-ground productivity in grasslands. *Global Ecology and Biogeography*, 11(1): 79–86

Gilmanov T. G., Parton W. J., Ojima D. S. (1997) Testing the ‘CENTURY’ ecosystem level model on data sets from eight grassland sites in the former USSR representing a wide climatic/soil gradient. *Ecological Modelling*, 96(1–3): 191–210

Hui D., Jackson R. B. (2006) Geographical and interannual variability in biomass partitioning in grassland ecosystems: a synthesis of field data. *New Phytologist*, 169(1): 85–93

Lauenroth W. K. (2000) Methods of estimating belowground net primary production. *Methods in ecosystem science.* Sala O. E., Jackson R. B., Mooney H. A., Howarth R. W. (eds.) New York, Springer, p. 58–71

Nagy Z., Pinter K., Czobel Sz., Balogh J., Horvath L., Foti Sz., Barcza Z., Weidinger T., Csintalan Zs., Dinh N. Q., Grosz B., Tuba Z. (2007) The carbon budget of semi-arid grassland in a wet and a dry year in Hungary. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121(1–2): 21–29

Nkrumah T., Meiling Z., Stephen N., Xingyu W. (2022) Response of carbon budget to climate change of the alpine meadow in Gannan using the CENTURY model. *Journal of Water and Climate Change*, 13(6): 2298–2318

Parton W. J., Scurlock J. M. O., Ojima D. S., Schimel D. S., Hall D. O., Scopegram Group Members (1995) Impact of climate change on grassland production and soil carbon worldwide. *Global Change Biology*, 1(1): 13–22

Smith P., Martino D., Cai Z., Gwary D., Janzen H., Kumar P., McCarl B., Ogle S., O’Mara F., Rice C., Scholes B., Sirotenko O., Howden M., McAllister T., Pan G., Romanenkov V., Schneider

U., Towprayoon S., Wattenbach M., Smith J. (2008) Greenhouse gas mitigation in agriculture. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 363(1492): 789–813

Suter D., Frehner M., Fischer B.U., Nösberger J., Lüscher A. (2002) Elevated CO<sub>2</sub> increases carbon allocation to the roots of *Lolium perenne* under free-air CO<sub>2</sub> enrichment but not in a controlled environment. *New Phytologist*, 154(1): 65–75

Vorobyev S.N., Pokrovsky O.S., Kirpotin S.N., Kolesnichenko L.G., Shirokova L.S., Manasypov R.M. (2015) Flood zone biogeochemistry of the Ob River middle course. *Applied Geochemistry*, 63: 133–145

Xiuqing N., Wang D., Lucun Y., Li F., Guoying Z. (2020) Belowground biomass of alpine shrublands across the northeast Tibetan plateau. *Ecology and Evolution*, 10(12): 5315–5322

Zhao Y., Peng J., Ding Z., Qiu S., Liu X., Wu J., Meersmans J. (2022) Divergent dynamics between grassland greenness and gross primary productivity across China. *Ecological Indicators*, 142: 109100