

DYNAMICS OF THE ABOVEGROUND PHYTOMASS OF THE OB FLOODPLAIN MEADOWS IN THE AREA OF THE TOMSK CARBON POLYGON (KAIBASOVO)

Shepeleva L.F.^{1,2*}, Kolesnichenko L.G.¹, Pudova M.S.¹

¹ Federal State Autonomous Educational Institution of Higher Education "National Research Tomsk State University", Tomsk

² Sakhalin Research Institute of Agriculture. Yuzhno-Sakhalinsk

* shepelevalf@mail.ru

Citation: Shepeleva L.F., Kolesnichenko L.G., Pudova M.S. 2022. Dynamics of the aboveground phytomass of the Ob floodplain meadows in the area of the Tomsk carbon polygon (Kaibasovo) // Environmental dynamics and global climate change. V. 13. N. 2. P. 104-119.

DOI: [10.18822/edgcc119054](https://doi.org/10.18822/edgcc119054)

Text of the article in English: <https://edgccjournal.org/EDGCC/article/view/119054>

Краткое содержание. В течение 5 лет на четырех пробных площадях изучалась разнородная изменчивость лугов поймы Средней Оби в районе участка Кайбасово Томского карбонового полигона (Кривошеинский район Томской области). Проанализированы показатели надземной фитомассы, состав доминирующих видов, экологических и биологических групп и число видов в травостое. Дана характеристика погодных условий и режима затопления лугов за 2017-2021 гг. Описана динамика травостоя лугов, связь продуктивности травостоя и деградации надземной части мортмассы с гидроклиматическими условиями. Показано, что в засушливых условиях происходит накопление мертвых растительных остатков. Разложение подстилки и ветоши наиболее активно происходит в условиях влажной и теплой весны.

Ключевые слова: Западная Сибирь, пойма Оби, луговая растительность, динамика, фитомасса, мортмасса

ВВЕДЕНИЕ

Несмотря на хорошую в целом изученность травяных фитоценозов, интерес к их исследованию не ослабевает, прежде всего, по причине использования в качестве кормовых угодий [Изучение и сохранение..., 2013; Rothero et al., 2016; Thornley and Cannell, 1997; Altome et al., 2020]. Луговые травы характеризуются высокой отзывчивостью на изменение экологических факторов [Работнов, 1974], поэтому они удобны в качестве модельных объектов для изучения различных воздействий, что в полной мере используется зарубежными исследователями. В частности, проводятся эксперименты по исследованию влияния экстремальных климатических факторов на развитие растительности [Zhang L. et al., 2021; Hossain et al., 2021] для выяснения возможностей поддержания стабильного функционирования травяных экосистем.

В последние годы изучение лугов также связано с анализом влияния климатических и гидрологических факторов на биоразнообразие [Zelnik and Carni, 2013; Zhang L. et al., 2021; Hossain et al., 2021] и чистую первичную продуктивность лугов в связи исследованием с глобального цикла углерода [Moore et al., 2013; Zhang F. et al., 2017; Zhang B. et al., 2019; Quan et al., 2020].

В 2022 г. для разработки и адаптации математических моделей продуктивности, обмена CO₂ между экосистемой и атмосферой и других параметров углеродного баланса южной тайги, был создан Томский карбоновый полигон в системе карбоновых полигонов России (<https://minobrnauki.gov.ru/action/poligony/>). Один из участков полигона (Кайбасово) расположен в пойменной экосистеме, отличающейся плодородными почвами, высокими продуктивностью и биоразнообразием [Шепелева, 2019]. Здесь на 4-х постоянных пробных площадях (рис. 1-3) в течение 2017 – 2021 гг. нами проводились исследования разнородных изменений продуктивности пойменных луговых фитоценозов с целью оценки параметров цикла углерода и выяснения влияния погодных условий и половодья на формирование надземной фитомассы.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Район исследований находится в пределах подзоны южной тайги лесной зоны [Шумилова, 1962]. По схеме природного районирования поймы Оби Ю.А. Львова [1963], территория относится к Шегарскому отрезку поймы, его северной части, где пойма расширяется в связи с впадением р. Томи. Постоянные пробные площади заложены в центральной пойме на гривах высокого уровня (Т1, Т3) в высотном диапазоне 68-70 м Балтийской системы координат (далее - мБс), поверхностях среднего (Т4) и низкого уровня (Т2) в диапазоне высот 66-68 мБс (рис.1). Поскольку участок обвалован и со стороны русла Оби, и валами вторичных водотоков, то затопление фитоценозов (Т2, Т4) происходит по озерным ложбинам в годы высокого и среднего по высоте половодья, Т3 затопляется только в годы высокого половодья, Т1 – не затопляется паводковыми водами.

На пробных площадях в фазу максимального развития травостоя (в период с 28 июня по 5 июля) выполнены геоботанические описания [Программа и методика..., 1974] и отбор укосов для определения величины надземной фитомассы. Описания производили на площади 100 м², учитывали общее проективное покрытие травостоя (ОПП), его высоту, флористический состав и обилие видов растений. Эти параметры использовались для контроля весового участия отдельных видов в составе сообщества, поскольку в работе основное внимание уделялось интегральному показателю – фитомассе. Укосы брали с квадратов площадью 0,25 м² в 4-кратной повторности с экстраполяцией каждого укоса на 1 м² и последующим усреднением данных. Отдельно учитывалась отмершая часть надземной фитомассы (надземная мортмасса, включающая подстилку и ветошь) [Биологическая продуктивность..., 1988].



а



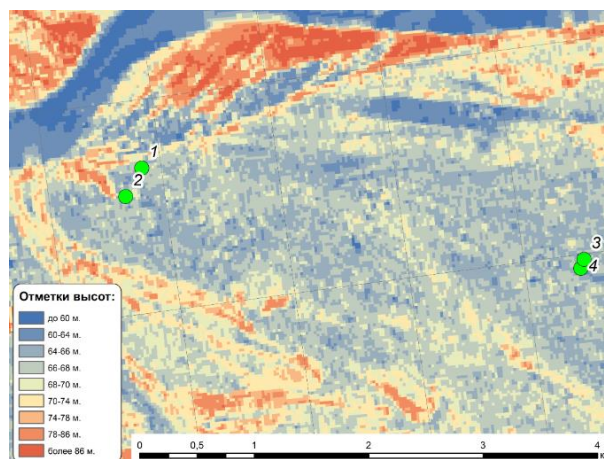
б



в



г



д

Рисунок 1. Участок исследований: а – Космический снимок местонахождения участка (Google Earth), б – местоположение и профиль рельефа площадок 1 и 2 (Google Earth), в – местоположение и профиль рельефа площадок 3 и 4 (Google Earth), г – местоположение участков в границах Томской области, д - отметки высот на участках (<https://www.eorc.jaxa.jp/>)

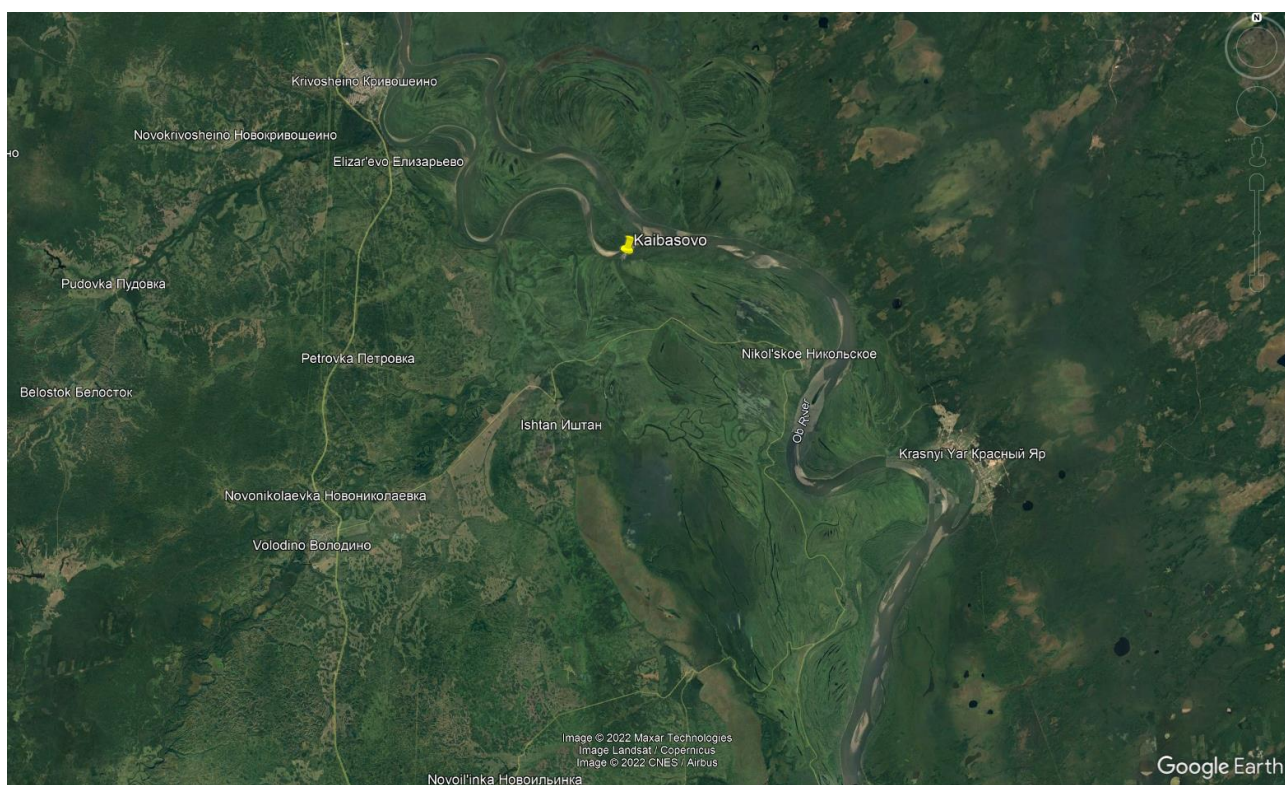


Рисунок 2. Локация участка Кайбасово Томского карбонового полигона относительно населенных пунктов Кривошеинского района Томской области (Google Earth)



Рисунок 3. Пойменные фитоценозы в районе Томского карбонового полигона (Фото любезно предоставлено А. Николенко)

В полевых условиях укосы разбирали по видам для оценки их обилия, затем их высушивали до воздушно-сухого состояния и взвешивали, зеленая часть надземной фитомассы определялась суммированием масс отдельных видов.

В дальнейшем определяли средние показатели фитоценоза в пересчете на 1 м², – продуктивность (г/м²), биоразнообразие для пробной площади (видовой состав, состав доминирующих видов, общее число видов, состав и соотношение в зеленой фитомассе различных фракций – биологических (злаки, осоки, разнотравье, бобовые растения) и экологических групп. Принадлежность видов растений к экологическим группам определяли на основе использования биоиндикационных экологических шкал Л.Г. Раменского [Раменский с соавт., 1956; Шепелева, 2019]. Группы по активному богатству почв (трофности) выделены и названы в соответствии с работой [Раменский, 1938]. Группы по увлажнению (гидроэкологические) выделены и названы согласно Ю.А. Львову с соавт. [1987]. Названия видов приняты в соответствии с международной базой данных WFO Plant List (<https://wfoplantlist.org/plant-list>). Статистический анализ проведен в программе Statistica 6.0. Данные количества мортмассы 2017-2018 гг. не включались в обработку из-за сенокошения в августе 2017 г., что могло повлиять на мортмассу 2018 г.

Определение типа почв проводили при помощи закладки почвенных разрезов на территории ключевых участков и их описания в соответствии с принятыми в почвоведении методиками.

Изучались следующие фитоценозы (рис.1):

T1 Разнотравно-злаковый луг, развит на высокой гриве, на аллювиальных дерново-луговых среднесуглинистых почвах. Общее проективное покрытие травостоя около 80%.

T2 Вейниково-осоковый луг расположен в нижней плоской части склона вблизи озера. Почвы аллювиально-луговые. ОПП травостоя в среднем около 95%.

T3 Разнотравный (девясильный) луг развит на аллювиальных луговых суглинистых почвах, имеет залежное происхождение. ОПП травостоя 75%.

T4 Разнотравно-дернистоосоковый луг, развитый на склоне гривы на лугово-болотных почвах. ОПП травостоя 95%.

Характеристика режима затопления местообитаний и 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), для оценки влажности поверхности использовали космоснимки Modis и ресурс <https://eos.com/ru/make-an-analysis/ndmi/>.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Гидроклиматические условия за 2017-2021 гг.

За предшествующий исследованию 5-летний период (до 2017 г.) высокие гривы на Кайбасовском участке поймы заливались полыми водами в 2013 и 2015 гг. Средние и низкие по высоте поверхности с отметками высот в диапазоне 66-67 мБС затапливались ежегодно.

Максимальные уровни половодья в 2017-2018 гг. и 2020-2021 гг. в целом были немногим выше среднего уровня по высоте (рис. 4), поэтому затопление поймы происходило по ложбинам и протокам, высокие гривы (Т3) при этом не затапливались, влияние половодья здесь было опосредовано подъемом грунтовых вод.

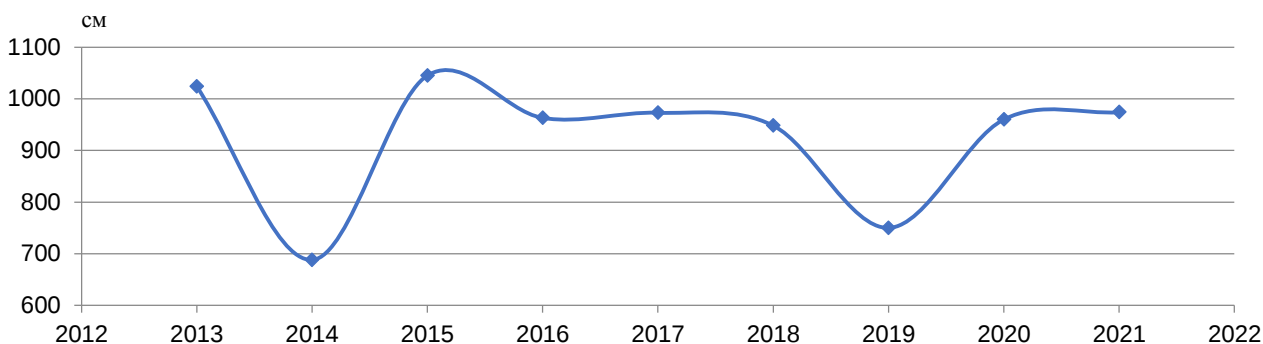


Рисунок 4. Максимальные уровни половодья над 0 гидропоста (61,20 мБс) на участке реки Оби в районе с. Никольское за 2013-2019 гг.

В 2019 г. максимальные уровни половодья на р. Оби были ниже среднееголетного значения. Затапливались лишь участки ложбин. Все изучаемые пробные площади в этом году не затапливались.

Паводок 2020 г. был коротким, и по уровням вод сходным с половодьем 2018 г. (рис. 4). Затапливались ложбины, низкие гривы, склоны средних по высоте грив на срок около 10 дней (Т2, Т4). Половодье 2021 г. отличалось большей длительностью (рис.5) и пробные площади Т2, Т4 затапливались в течение 20-30 дней.



Рисунок 5. Графики изменения уровней воды за 2018-2021 гг. в русле р. Оби в районе с. Никольское

2017 г. по условиям погоды оценивался по России как теплый и влажный [Булыгина с соавт., 2018]. В Западной Сибири весна в целом была прохладной и влажной, аномальное тепло пришло в

регион в третьей декаде апреля, когда воздух в дневные часы прогревался до 22-25 °С. Май и июнь были дождливыми и теплыми, среднемесячная температура была на 1-2 °С выше климатической нормы. Июль выдался очень дождливым и прохладным, температура воздуха была меньше нормы на 0,5-2 °С. Август был теплым, во второй декаде температура снизилась. В сентябре среднемесячная температура воздуха была ниже нормы на 0,5-2 °С, норма осадков была превышена более чем в 2 раза. В октябре наблюдался дефицит осадков. Согласно расчету гидротермического коэффициента Г.Т. Селянинова (ГТК, равного отношению суммы осадков в мм за период со среднесуточными температурами воздуха выше 10 °С к сумме температур за это же время, уменьшенной в 10 раз – Сельскохозяйственный..., 1989), по данным метеостанции с. Молчаново Томской области, вегетационный сезон 2017 года оценивается как влажный (ГТК = 1,6).

2018 г. отличался холодной влажной весной. В апреле-мае месячная норма осадков была превышена в 1,5-2 раза. В мае средние за месяц температуры воздуха были ниже климатической нормы на 0,5-4,0 °С. Теплая погода в июне также сочеталась с большими осадками (в Томской области – до 3 климатических норм). В прохладном и сухом июле осадки составляли 80% от климатической нормы. Средняя температура августа была на 0,5-1,5 °С выше климатической нормы, осадки – в пределах нормы [Коршунова с соавт. Погода... 2019]. Осенний период (сентябрь, октябрь) 2018 г. был аномально теплым, средние за месяц температуры превышали норму на 2-4 °С [Коршунова с соавт. Оценки..., 2019]. Ощущался недостаток влаги в верхних слоях почв. Расчет ГТК показал, что вегетационный сезон 2018 г. в целом был влажным (ГТК=1,40).

Вегетационный период 2019 г. по погодным условиям был засушливым и очень теплым, однако весна и начало лета (июнь) были прохладными, с осадками [Аржанова с соавт., 2020]. По нашим расчетам показателей количества осадков по сравнению с 2018 г. (табл. 1), в апреле, мае, июне, августе и сентябре 2019 г., среднее за месяц количество осадков было ниже в 1,5-2 раза. Исключение – вторая декада июля была с ливнями, которые могли несколько ослабить засуху. ГТК сезона вегетации 2019 г. – 1,07.

Таблица 1 Средние за месяц суммы осадков в апреле-сентябре 2018-2021 гг., мм (Молчаново)

Годы	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
2017	32,3	54,1	88,2	101,5	52,5	51,3
2018	74,0	81,3	102,7	39,6	79,8	29,4
2019	31,6	26,3	58,3	83,4	31,0	31,3
2020	13,4	82,4	49,9	58,8	38,0	80,9
2021	41,2	28,6	23,5	53,9	85,8	55,1

По температурным условиям 2019 г., весна была значительно более теплой, чем в 2018 г. (табл. 2). Существенные различия проявились уже по значениям температуры первой декады мая. И, в целом, средняя за месяц температура воздуха в мае 2019 г. оказалась выше на 7 °С, чем в мае 2018 г. Соответственно и верхние слои почвы к концу мая уже хорошо прогрелись. Показатели средней температуры воздуха в июне 2019 г. были ниже на 3 °С. Другие летние месяцы (июль, август) 2019 г. были более жаркими, различия средних за месяц температур воздуха составили 2,5-3 °С. Теплыми были и две первых декады сентября 2019 г.

Таблица 2 Средние за месяц температуры воздуха в апреле-сентябре 2018-2021 гг., °С (Кайбасово)

Годы	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь
2017	3,9	9,7	18,6	17,5	16,3	6,9
2018	3,0	3,1	20,0	18,7	15,5	10,2
2019	2,5	10,5	17,0	20,6	18,3	10,6
2020	8,6	14,2	15,5	18,8	17,9	10,1
2021	3,1	11,5	15,1	19,1	16,7	7,7

Вегетационный период 2020 г. был влажнее, чем в 2019 г. Год отличался очень теплой весной, в апреле-мае средние за месяц температуры были примерно на 3 °С выше, чем в эти же месяцы 2019 года. Летние месяцы оказались прохладными (табл. 2). По показателям среднего за месяц количества осадков весенние месяцы были довольно влажными, июнь-июль – средними, август был сухим, а сентябрь – влажным (табл. 1). ГТК вегетационного сезона равен 1,24, что соответствует слабо засушливым условиям.

Вегетационный период 2021 г. (ГТК=1,1) по сравнению с 2020 г. отличался прохладной и довольно сухой весной. Показатели температуры в мае были ниже на 3 °С. Осадки в среднем соответствовали показателям 2019 г., в мае наиболее сухой была последняя декада. Июнь, сравнительно с 2018-2020 гг., был более прохладным и аномально сухим, Температура во второй и третьей декадах была ниже на 2-4°С чем в 2020 году, количество осадков было наименьшим за время наших наблюдений. Июль и август были умеренно жаркими и влажными, а сентябрь отличался тем, что в третьей декаде установились низкие температуры воздуха (табл. 1-2).

По результатам общей оценки гидроклиматических условий, 2017-2018 гг. оцениваются как теплые влажные средневодные, 2019 г. – сухой и жаркий, когда пойма не затопливалась, 2020 г. – теплый слабо засушливый средневодный, 2021 г. – прохладный и сухой с относительно высоким и длительным половодьем.

Динамика луговой растительности

Зеленая фитомасса исследованных луговых фитоценозов средней Оби составляет в среднем 402,6 г/м² (стандартное отклонение – 164,5 г/м²). Мортмасса в отдельные годы превышает зеленую фитомассу и в среднем равна 587,4 г/м² (стандартное отклонение – 296,3 г/м²).

В 2017 г. в травостое **разнотравно-злакового луга (Т1)** зафиксировано 14 видов, доминантами были костер безостый – *Bromus inermis* Leyss. (25%) и мятлик узколистный – *Poa angustifolia* L. (31%). Из злаков в значительном обилии (9-10%) встречались также пырей ползучий – *Elymus repens* (L.) Gould и ежа сборная – *Dactylis glomerata* L. Среди разнотравья доминировали бодяк щетинистый – *Cirsium arvense* (L.) Scop. (8%) и хвощ полевой – *Equisetum arvense* L. (13%). Продуктивность травостоя в расчете на 1 м² составляла 219,9 г. Среди биологических групп преобладали злаки и разнотравье, присутствовали (около 1%) осоки и бобовые (табл. 3).

В экологической структуре фитоценоза по участию в травостое гидроэкологических групп преобладали мезофиты, доля которых составляла около 49% и ксеромезофиты – 33%, участие эумезофитов было около 16%. Среди групп по трофности лидировали эутрофы и субэутрофы (по 35%), менее требовательные к активному богатству почв группы составили 21%. (табл. 4).

Таблица 3 Структурные показатели надземной фитомассы на Кайбасовском участке поймы Средней Оби в 2017-2021 гг.

Примечание: здесь и табл. 4 символ «+» означает присутствие видов группы в количестве, меньшем, чем 0,1 %, символ «-» - означает отсутствие видов конкретной группы. *н.д. количественные данные не приводятся

Фитоценоз	Год	Надземная масса, г/м ²		Число видов	Доминирующие виды		Биогруппы, %			
		Зеленая фитомасса	Морт-масса		Состав	%	Злаки	Разнотравье	Бобовые	Осоки
Разнотравно-злаковый, Т.1 (57°14'40.31"С 84°11'50.37"В)	2017	220,0±17,6	*н.д.	14	<i>Bromus inermis</i> , <i>Poa angustifolia</i> , <i>Equisetum arvense</i>	24,8 31,3 13,1	74,1	24,2	0,1	1,6
	2018	320,0±54,7	н.д.	14	<i>Dactylis glomerata</i> <i>Poa angustifolia</i> <i>Equisetum arvense</i>	41,4 33,5 11,4	76,0	23,1	+	0,9
	2019	318,9±23,3	622,6±165,0	14	<i>Bromus inermis</i> <i>Alopecurus pratensis</i> <i>Poa angustifolia</i> <i>Elymus repens</i> <i>Dactylis glomerata</i>	19,2 18,2 17,8 14,9 11,9	82,0	17,9	0,1	+
	2020	221,4±11,1	406,4±54,3	22	<i>Bromus inermis</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Poa angustifolia</i>	30,9 22,5 34,7	90,1	7,5	1,4	0,1
	2021	223,4±64,2	440,0±50,2	18	<i>Poa angustifolia</i> <i>Bromus inermis</i>	51,8 28,4	83,2	10,6	0,3	5,8

Фитоценоз	Год	Надземная масса, г/м ²		Число видов	Доминирующие виды		Биогруппы, %			
		Зеленая фито-масса	Морт-масса		Состав	%	Злаки	Разнотравье	Бобовые	Осоки
Девясилowyй, Т3 (57°13'56.22"С 84°15'28.55"В)	2017	250,0±64,6	н.д.	26	<i>Pentanema salicinum</i>	52,5	10,2	89,6	0,2	0,4
	2018	539,5±27,4	н.д.	24	<i>Pentanema salicinum</i> <i>Bromus inermis</i> <i>Sanguisorba officinalis</i>	44,8 10,0 12,9	12,1	86,8	1,0	0,1
	2019	292,4±5,1	613,3±77,7	29	<i>Pentanema salicinum</i> <i>Thalictrum simplex</i> <i>Sanguisorba officinalis</i>	31,9 28,7 11,1	6,8	91,8	1,0	0,4
	2020	333,7±28,3	284,1±20,16	37	<i>Pentanema salicinum</i> <i>Thalictrum simplex</i>	24,4 35,7	8,0	90,6	1,0	0,04
	2021	406,5±69,3	633,3±78,95	35	<i>Pentanema salicinum</i> <i>Thalictrum simplex</i> <i>Phleum pratense</i>	28,7 17,6 10,5	23,7	67,6	8,7	0,02
Разнотравно-дернисто-осоковый, Т4 (57°13'55.35"С 84°15'28.74"В)	2017	659,1±118,1	н.д.	21	<i>Carex cespitosa</i> <i>Phalaroides arundinacea</i>	43,5 10,3	18,1	33,4	3,6	44,9
	2018	573,9±36,1	н.д.	27	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Carex cespitosa</i> <i>Phalaroides arundinacea</i>	23,2 9,4 13,8	51,3	30,7	2,8	15,2
	2019	302,9±44,6	533,4±49,4	24	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Carex cespitosa</i>	45,1 28,6	49,5	20,2	1,7	28,6
	2020	404,3±57,0	329,2±29,0	30	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Carex cespitosa</i> <i>Phalaroides arundinacea</i>	30,3 10,1 15,8	52,6	33,5	2,0	11,9
	2021	402,2±71,2	786,9±155,2	27	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Carex cespitosa</i> <i>Phalaroides arundinacea</i>	16,6 27,5 19,0	44,7	25,6	1,9	27,8
Вейниково-осоковый, Т2 (57°14'34.61"С 84°11'42.09"В)	2017	438,3±86,9	н.д.	11	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Carexatherodes</i>	72,6 19,6	72,6	7,1	0,1	19,6
	2018	500,7±119,6	н.д.	17	<i>Carex riparia</i> <i>Carex atherodes</i> , <i>Carex cespitosa</i>	20,4 14,0 41,2	16,9	7,4	0,1	75,6
	2019	389,1±41,0	864,6±68,6	10	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Phalaroides arundinacea</i> <i>Carex atherodes</i>	56,9 21 12	77,9	1,4	+	20,7
	2020	667,8±73,1	389,2±169,7	9	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Phalaroides arundinacea</i> <i>Carex atherodes</i>	53,6 21,4 22,7	75,0	1,2	+	23,8
	2021	592,5±163,3	1237,6±261,85	6	<i>Calamagrostis purpurea</i> <i>Phalaroides arundinacea</i>	75,4 16,8	92,3	3,0	-	4,8

В 2018 г. число видов в травостое не изменилось, *Dactylis glomerata* стала основным доминантом (около 40%), обилие *Poa angustifolia* и *Cirsium arvense* немного повысилось (33,5% и 10,3% соответственно). Масса травостоя возросла, соотношение биологических групп осталось прежним, количество бобовых уменьшилось.

По соотношению гидроэкологических групп можно было отметить рост участия мезофитов (53,7%) и ксеромезофитов (35%), снижение доли более влаголюбивых эумезофитов (11%). Среди экологических групп по трофности увеличилось содержание сравнительно нетребовательных пермезотрофов, доля которых составила 53%, что указывает на ухудшение экологических условий.

Таблица 4 Экологическая структура луговых фитоценозов Кайбасовско-Подобинского участка поймы Средней Оби в 2017-2021 гг.

Фитоценоз	Год	Экологические группы растений, %										
		по увлажнению						по трофности				
		км	м	эм	гм	сг	аг	мт	пм	сэ	э	пэ
Разнотравно-злаковый, Т1	2017	35,0	48,7	16,3					21,0	9,0	35,0	35,0
	2018	34,8	53,7	11,5					53,3	11,1	34,4	1,2
	2019	18,8	43,9	37,3	0				21,3	8,6	36,0	34,1
	2020	35,6	58,2	6,0	0,2			0,1	26,6	5,2	34,8	33,3
	2021	55,5	39,3	5,0	0,3	+			4,8	5,6	51,8	37,7
Девясильный, Т3	2017	63,5	26,8	8,9	0,2	0,6		0,3	73,8	14,7	6,1	5,1
	2018	53,0	29,0	16,0	1,7				73,3	14,5	0,8	11,4
	2019	45,4	41,3	11,9	1,4	0		1,4	82,2	12,1	3,6	0,7
	2020	43,6	47,2	7,2	1,6	0,5		1,0	72,5	17,1	6,7	2,8
	2021	51,6	37,4	9,1	1,5	0,4		6,0	53,9	22,2	13,6	4,2
Разнотравно-дернистоосоковый, Т4	2017	10,0	14,5	4,6	9,3	60,2	1,4	8,2	31,0	49,1	11,7	
	2018	2,9	21,5	15,6	34,3	25,7		23,2	23,1	24,6	21,6	7,5
	2019	1,1	6,2	10,7	46,5	35,0	0,5	45,1	11,1	38,9	4,9	
	2020	2,6	10,4	13,5	40,0	33,5		30,3	21,8	24,5	15,9	7,5
	2021	2,0	8,1	18,1	21,6	50,1		16,8	13,9	42,5	23,4	3,4
Вейниково-осоковый, Т2	2017		1,0	0,2	77,4	1,8	19,6	72,7	5,6	1,5	20,2	
	2018		0	0,7	7,7	57,0	34,6	7,2	2,9	44,6	44,9	0,4
	2019		0,1	0,5	57,4	29,2	12,8	57,0	0,6	8,7	33,7	
	2020		0,4	0	54,2	22,5	22,9	53,6	1,0	1,1	44,3	
	2021			0,9	77,1	17,1	4,8	75,4	2,1	0,9	21,6	
Условные обозначения: по увлажнению (Львов с соавт., 1987): км – ксеромезофиты, с оптимумом развития в интервале 53–63-й ступеней шкалы увлажнения Раменского; м – мезофиты, между 64–68-й ступенями; эм – эумезофиты, в границах 69–76-й ступеней; гм – гидромезофиты, в пределах 77–88-й ступеней; сг – субгидрофиты, в интервале 89–95-й ступеней; аг – аэрогидрофиты, в рамках 96–103-й ступе ней и аг – аэрогидрофиты, в границах 104–120-й ступеней. По трофности (Раменский, 1938): мт– мезотрофы (6,5–9,5-я ступень), пм – пермезотрофы (9,5–11,5-я ступень), сэ – субэутрофы (11,5–13,5-я ступень), э – эутрофы (13,5–15,5-я ступень), пэ – перэутрофы (15,5–18-я ступень).												

В травостое в 2019 г. доминировали (табл. 3) *Bromus inermis*, *Poa angustifolia*, *Elymus repens*, *Alopecurus pratensis* L. и *Dactylis glomerata*. В группе разнотравья преобладал *Equisetum arvense* (8,4%). В среднем обилии (3-5%) были представлены *Cirsium arvense* и *Geranium pratense* L. Масса травостоя составила 318,8 г/м², тогда как общий вес сухой надземной массы (с мортмассой) в расчете на 1 м² составил около 923 г. Среди биологических групп преобладали злаки (82%) и разнотравье (17,9%), осоки и бобовые присутствовали единично.

Соотношение экологических групп видов в травостое (табл. 4) указывало на благоприятные условия увлажнения и питания. По участию в травостое гидроэкологических групп преобладали мезофиты, доля которых составляла около 44%, ксеромезофиты – 18,8%, значительным было участие эумезофитов (около 37%). Среди групп по трофности лидировали эутрофы и перэутрофы (около 35%), менее требовательные к активному богатству почв пермезотрофы составили 21%.

В 2020 г. наблюдалось снижение надземной фитомассы, как живой, так и мертвой, общее количество видов в травостое увеличилось. Существенно изменилась доминантная структура травостоя. Доля злаков повысилась, однако если в 2019 г. травостой был полидоминантным, то в 2020

г. отчетливо выявилось доминирование видов из двух экологических групп – мезофитов (*Dactylis glomerata*, *Bromus inermis*) и ксеромезофитов (*Poa angustifolia*). Участие *Alopecurus pratensis* – злака из группы эумезофитов – резко снизилось. В этой экологической группе основными стали эумезофиты из группы разнотравья – *Cirsium arvense* и *Sanguisorba officinalis* L.

В целом же количество разнотравья уменьшилось, травостой стал почти полностью злаковым. Несколько увеличилось участие бобовых. Соотношение экологических групп по трофности практически не изменилось, а среди групп по увлажнению возросло количество ксеромезофитов и начала господствовать группа мезофитов. Наблюдавшиеся изменения свидетельствуют об улучшении увлажнения. В таких условиях наиболее конкурентноспособными оказываются злаки – мезофиты, что отмечалось нами ранее на примере других ксеромезофильно-мезофильных луговых фитоценозов [Шепелева, 2019].

В 2021 г. надземная фитомасса незначительно возросла, в основном за счет мортмассы, количество видов уменьшилось. В травостое установилось доминирование двух видов – *Bromus inermis* и *Poa angustifolia*, заметно увеличилось участие ксеромезофита *Carex praecox* Schreb. В целом доля злаков понизилась, а разнотравья и осок возросла за счет роста группы ксеромезофитов эутрофов (табл. 3, 4). Учитывая, что в 2021 году разнотравно-злаковый (Т1) фитоценоз не затопливался, то засушливость мая-июня в сочетании со сравнительно низкими температурами воздуха могла оказать воздействие на развитие травостоя этого фитоценоза до максимальной фазы.

Т3. Разнотравный (девясильный) луг. В травостое в 2017 г. было отмечено 26 видов, причем большинство их относится к группе разнотравья, доля которого в фитомассе была 89,6%. Осоки (*Carex praecox*) и бобовые (*Lathyrus pratensis* L.) были единичными. Участие злаков (*Poa angustifolia*, *Elymus repens*, *Bromus inermis* и *Melica nutans* L.) составляло около 10 %. Общая надземная масса была 560,7 г/м², однако на долю отмершей части в фитомассе приходилось свыше 50%, вес травостоя составлял 250,1 г/м².

В сообществе господствовала экологическая группа ксеромезофитов пермезотрофов, в которую входил и основной доминирующий вид девясил иволлистный - *Pentanema salicinum* (L) D. Gut. Larr., Santos-Vicente, Anderb., E. Rico & M.M. Mart. Ort. Содоминантную группу представляли мезофиты субэутрофы – в основном представители короткокорневищного разнотравья (*Geranium pratense*).

В 2018 г. общая надземная фитомасса увеличилась (652,4 г/м²), причем доля отмершей части составила всего 17,3%. По-видимому, условия этого года оказались более благоприятными для разложения остатков растений и для развития травостоя (зеленая часть – 539,6 г/м²), что вероятно было связано с прохладной дождливой погодой начала лета.

Число видов в травостое снизилось незначительно – 24 вида, доминанты и экологическая структура сохранились, по-прежнему господствующими группами остались ксеромезофиты, пермезотрофы и субэутрофы. В то же время участие более влаголюбивых видов из групп мезофитов и эумезофитов увеличилось, доля этих групп составила 29% и 16% соответственно, что свидетельствует об улучшении условий увлажнения. В группе мезофитов увеличилось обилие *Bromus inermis* (до 10%), а из эумезофитов – возросло участие (до 12%) *Sanguisorba officinalis*. В целом, улучшение увлажнения сказалось положительно на величине надземной фитомассы.

В 2019 г. в травостое присутствовало 29 видов, кроме основного доминанта – *Pentanema salicinum*, преобладали *Thalictrum simplex* L. и *Sanguisorba officinalis* (табл. 3). Сравнительно большим (3-5%) было участие *Poa angustifolia*, *Tanacetum vulgare* L., *Hieracium umbellatum* L., *Equisetum arvense*. Прочие виды встречались единично. Соотношение живой и мертвой частей надземной фитомассы оказалось примерно одинаковым. Среди биологических групп господствовало разнотравье, в экологической структуре – ксеромезофиты и мезофиты пермезотрофы (табл. 4).

В 2020 г. произошло увеличение надземной фитомассы и количества видов в травостое. *Pentanema salicinum* и *Thalictrum simplex* сохранили доминантные позиции, причем участие *Thalictrum simplex* даже возросло. Соотношение биологических групп в составе травостоя существенно не изменилось. Гидроэкологическая структура характеризовалась уменьшением количества ксеромезофитов и эумезофитов, тогда как доля мезофитов возросла. Трофоэкологическая структура осталась прежней. Изменение структуры травостоя указывает на некоторое улучшение условий увлажнения.

В 2021 г. произошел подъем уровня грунтовых вод в период половодья, что в сочетании с засушливой прохладной весной оказало положительное воздействие на рост надземной массы, количества злаков и бобовых. Общее число видов и доля разнотравья несколько уменьшились. В число доминирующих видов в травостое вошла также тимофеевка (*Phleum pratense* L.).

Преобладающими экологическими группами по увлажнению остались ксеромезофиты и мезофиты, однако возросло участие более влаголюбивых эумезофитов, среди групп по трофности возросла доля эутрофов (табл. 3, 4).

Залежное происхождение тоже проявилось в динамике девясилового фитоценоза, где улучшение условий увлажнения в 2020 г. увеличило не злаковую, что закономерно [Шепелева, 2019], а разнотравную составляющую травостоя, лишь через два влажных года после экстремальной засухи начался рост участия злаков и бобовых, однако фитоценоз остался разнотравным.

Т4. Разнотравно-дернистоосоковый луг, развитый на склоне гривы, в 2019 г. полыми водами не затоплялся, в 2020 г. затоплялся на срок около 10 дней, в 2021 г. – на 20-30 дней.

В 2017 г. в травостое отмечен 21 вид, общая надземная фитомасса была 659 г/м², на долю подстилки и ветоши приходилось 51,3%. Основным доминантом была осока дернистая - *Carex cespitosa* L. (43,5%), содоминантом – двухкосточник тростниковый (*Phalaroides arundinacea* -10,3%). В значительном обилии (6-9,6 %) были развиты вейник пурпурный (*Calamagrostis purpurea*), *Veronica longifolia* L., *Anemonastrum dichotomum* (L.) Mosyakín и *Pentanema salicinum*. Из представителей группы бобовых в травостое присутствовали горошек мышиный (*Vicia cracca* L.) и чина луговая (*Lathyrus pratensis* - 3,5%).

В гидроэкологической структуре фитоценоза преобладали субгидрофиты (60%), на втором месте были мезофиты (14,5%). Среди экологических групп по отношению к активному богатству местообитаний господствовали субэутрофы и пермезотрофы. Преобладающей биологической группой были осоки – 45%, на долю злаков приходилось около 18% (табл. 3).

В 2018 г. в травостое зафиксировано 27 видов, общая масса травостоя была 583,2 г/м², зеленая часть – 574 г/м². В травостое возросла роль злаков (51,3%), в особенности *Calamagrostis purpurea* Trin., тогда как участие осок снизилось. В экологической структуре доминантными оказались три группы видов по увлажнению – субгидрофиты, гидромезофиты и мезофиты, и 4 группы – по отношению к активному богатству местообитания (эутрофы, субэутрофы, пермезотрофы и мезоэутрофы), соотношение которых оказалось примерно одинаковым. Все это указывает на благоприятные условия развития данного сообщества в 2018 г.

2019 г. оказался менее благоприятным. Уменьшилась зеленая часть надземной фитомассы, соответственно возросла ее мертвая часть (57,4 %), число видов тоже немного уменьшилось. В травостое было отмечено 24 вида, живая часть фитомассы составляла около 300 г/м². Основными доминантами были вейник пурпурный и осока дернистая. В значительном обилии (3-6 %) были развиты *Sanguisorba officinalis*, *Cirsium arvense* и *Phalaroides arundinacea* Rausch. Из группы бобовых в травостое единично присутствовали *Vicia cracca* и *Lathyrus pratensis*.

В гидроэкологической структуре фитоценоза преобладали гидромезофиты (46,5%), на втором месте были субгидрофиты (35%), на третьем эумезофиты (10,7%). Среди экологических групп по отношению к активному богатству местообитаний господствовали субэутрофы и мезотрофы. Соотношение групп указывает на осушение и обеднение местообитания. Преобладающей биологической группой были злаки, на долю осок приходилось около 29%, обильным было разнотравье (табл. 3).

В 2020 г. в травостое возросло количество видов, а также обилие *Phalaroides arundinacea*, который вошел в число основных доминантов. В группе разнотравья увеличилось участие *Cirsium arvense* и *Thalictrum flavum* L. По-видимому, хорошее развитие в травостое *Phalaroides arundinacea* и видов крупного разнотравья обусловили рост надземной фитомассы. Существенного изменения экологической структуры фитоценоза не наблюдалось. Изменение соотношения биологических групп видов оказалось более значительным; возросло содержание злаков и разнотравья, а доля осок уменьшилась. Вероятно, в этом сообществе при улучшении увлажнения реализовались изменения, подготовленные в предыдущий год.

В 2021 г. состояние дернистоосокового фитоценоза, по существу, изменилось мало, сохранились доминирующие виды, продуктивность травостоя, число видов. Возросло обилие осоки дернистой, число видов из групп влаголюбивых гидромезофитов и субгидрофитов. По-видимому, из-за длительного застоя воды ухудшились условия для разложения надземной мортмассы, количество которой возросло.

Т2. Вейниково-осоковый луг расположен в нижней плоской части склона вблизи озера. Не заливался только в 2019 г., в 2018, 2020 гг. заливался на срок около 30 дней, наиболее длительным было затопление в 2021 г. (свыше 30 дней).

В травостое в 2017 г. зафиксировано 11 видов. Общая надземная фитомасса составила 672,2 г/м², где доля мортмассы была около 34%. В травостое доминировали *Calamagrostis purpurea* и *Carex*

atherodes Spreng. (табл. 3). В группе разнотравья преобладал *Thalictrum flavum* (4,7%). Бобовые (*Vicia cracca*, *Lathyrus palustris* L.) присутствовали единично. В экологической структуре травостоя господствовали гидромезофиты мезотрофы и аэрогидрофиты эутрофы.

В 2018 г. количество видов увеличилось до 17, фитомасса составила 696,2 г/м² (доля мортмассы была 28%). В травостое начали доминировать осоки – *Carex riparia* Curt., *C. atherodes*, *C. cespitosa*, участие которых составило 72,6%. Доля злаков (*Calamagrostis purpurea* и *Phalaroides arundinacea*) снизилась и составила около 16 %. Экологическая структура характеризовалась увеличением роли влаголюбивых аэрогидрофитов и субгидрофитов субэутрофов (табл. 4). Последнее, вероятно, связано с длительным стоянием вод и ухудшением активного богатства почв местообитания.

В травостое в 2019 г. зафиксировано 10 видов. Общая надземная фитомасса составила 1141,6 г/м², где доля мертвой части – 69% (табл. 3). В травостое доминировали *Calamagrostis purpurea*, *Carex atherodes* и *Phalaroides arundinacea*. Участие *Carex cespitosa* было небольшим (8%). Прочие виды присутствовали единично. В экологической структуре травостоя господствовали гидромезофиты и субгидрофиты мезотрофы, доля которых составила более 50%.

На развитие ветниково-осокового фитоценоза в 2019 г., по-видимому, повлияли засушливые условия, не позволившие развиваться влаголюбивым осокам. Злаки пострадали в меньшей степени и господствовали в 2019 г. в травостое. Однако число видов и величина живой части надземной массы сообщества по отношению к предыдущему году значительно понизились, доля мертвой надземной массы возросла (табл. 3).

Улучшение условий увлажнения в 2020 г. сказалось на величине зеленой части надземной фитомассы, которая возросла почти в 2 раза, и на увеличении содержания в травостое гидрофильной *Carex atherodes*. Соотношение и биологических, и экологических групп видов в травостое изменилось незначительно – несколько возросло содержание аэрогидрофитов эутрофов, что указывает на улучшение условий местообитания.

Сочетание осенней засухи 2020 г. с длительным застоем вод в 2021 г. привело к снижению зеленой массы и общего числа видов ветниково-осокового фитоценоза, тогда как общая надземная масса увеличилась за счет мортмассы. В травостое существенно возросла масса злаков, в особенности, *Calamagrostis purpurea*, дерновинная форма которого, по-видимому, оказалась наиболее устойчивой в этих условиях.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

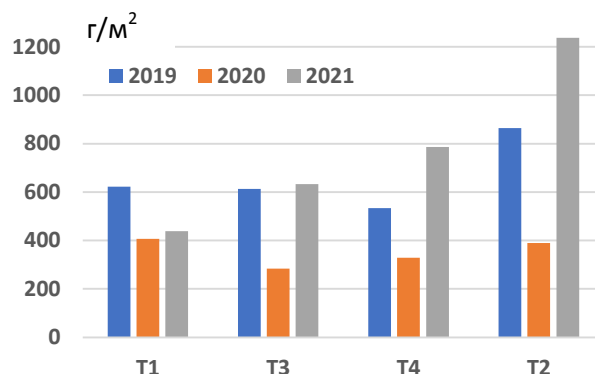
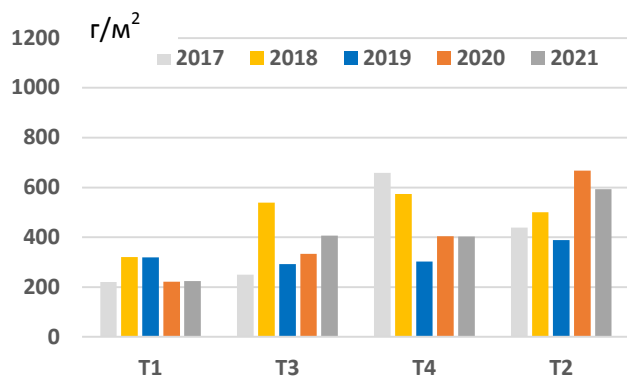
Луга поймы средней Оби на территории Томской области достаточно интенсивно изучались в 60-70-х гг. 20 века с позиций оценки кормовой базы для развития животноводства. В 80-90-х гг. основное внимание уделялось изучению закономерностей их естественной многолетней динамики с целью прогнозирования разнородных состояний по урожайности и составу травостоя, итоги отражены в обобщающей работе Л.Ф. Шепелевой [2019]. Работы, связанные с оценкой биологической продуктивности луговых экосистем огромной территории поймы, были и остаются до настоящего времени единичными и одноразовыми [Титлянова с соавт., 1996].

В настоящее время большая часть лугов кайбасовского участка поймы Средней Оби не выкашивается, что позволяет использовать эту территорию в качестве полигона для изучения продукционно-деструкционных процессов луговой растительности. Выбранные нами модельные пробные площади отражают закономерности динамики лугов верхних (Т1, Т3), средненизких (Т4) и низких (Т2) уровней поймы. В целом для лугов характерна выраженная разнородная изменчивость величины надземной фитомассы, состава доминирующих видов и эколого-биологической структуры луговых фитоценозов.

Изменение состояния разнотравно-злакового сообщества (Т1) было вызвано динамикой погодных условий. Диапазон изменения продуктивности травостоя был наименьшим (рис. 6), что обусловлено хорошей адаптированностью фитоценоза к этим условиям за счет разнообразия вегетативно подвижных длиннокорневищных злаков из экологических групп ксеромезофитов, мезофитов и эумезофитов, способных быстро развивать новые побеги и поддерживать фитомассу.

Состояние трех других изученных сообществ определялось не только погодными условиями, но и более мощными факторами – затоплением лугов и подъемом грунтовых вод в половодье. Их продуктивность оказалась в целом более высокой и диапазон колебаний величины надземной фитомассы по годам был шире (в среднем в два раза). Наибольшей продуктивностью травостоя девясилковый и разнотравно-дернистоосоковый фитоценозы отличались в средневодном и влажном

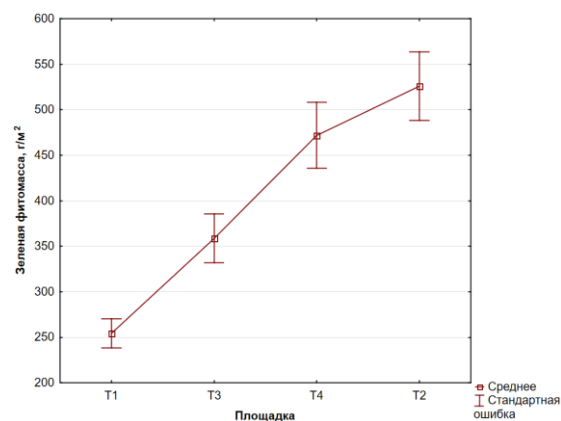
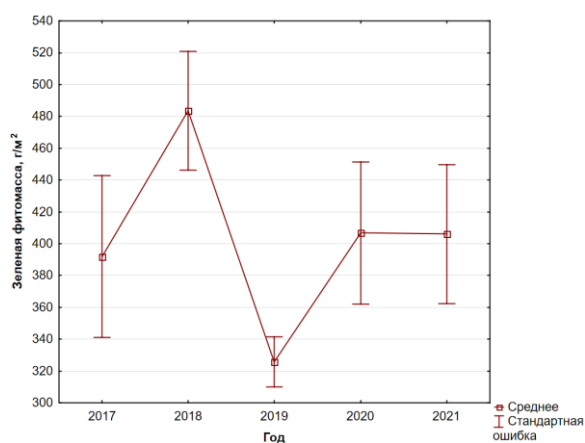
2018 г., а длительно заливаемый гидрофильный вейниково-осоковый фитоценоз наибольшей урожайностью отличался во влажном и теплом 2020 г. (рис. 6-8). В 2019 г. зеленая фитомасса всех трех фитоценозов (Т2, Т3, Т4) оказалась сравнительно небольшой, что было обусловлено засушливостью лета 2019 г., а также сентября предыдущего 2018 г. и отсутствием затопления.



а

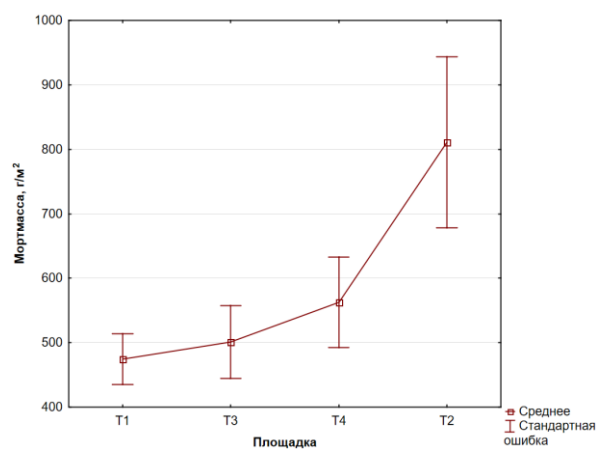
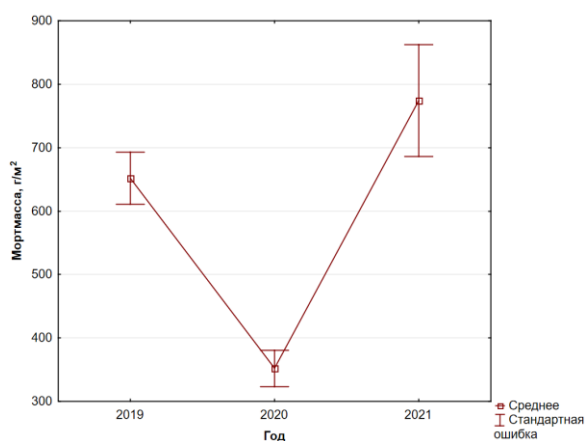
б

Рисунок 6. Изменение надземной массы лугов ключевого участка Кайбасово за 2017-2021 гг (**а** – зеленая фитомасса; **б**– мортмасса).



а

б

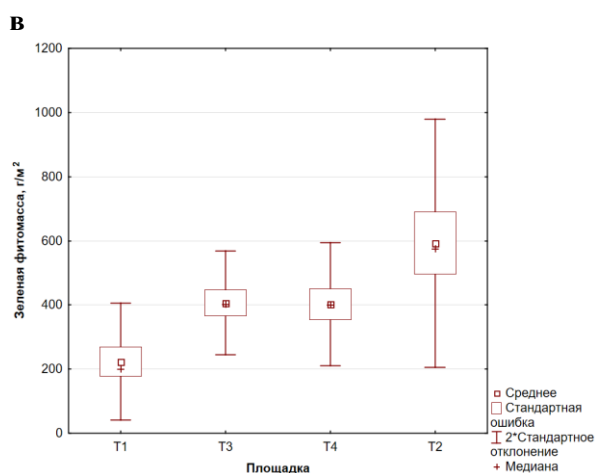
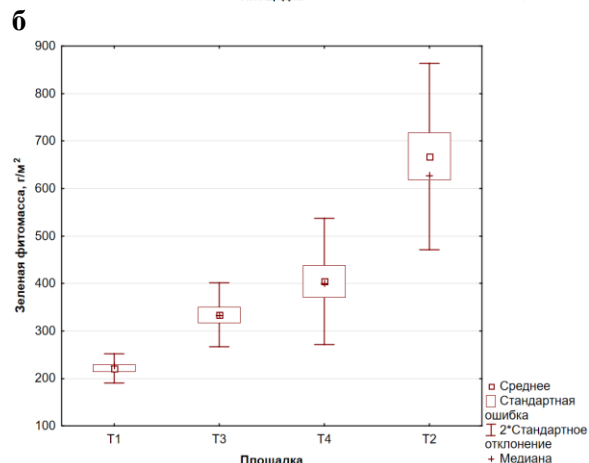
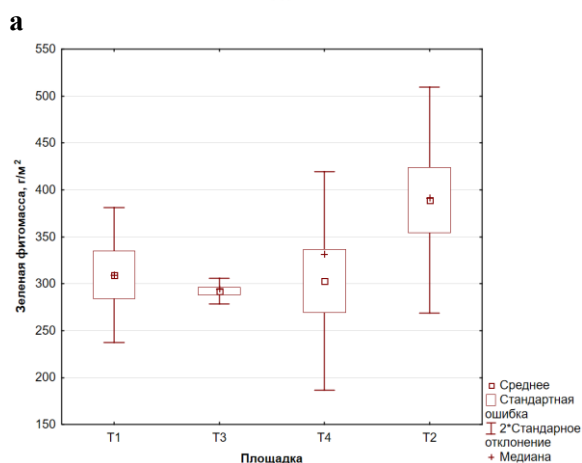
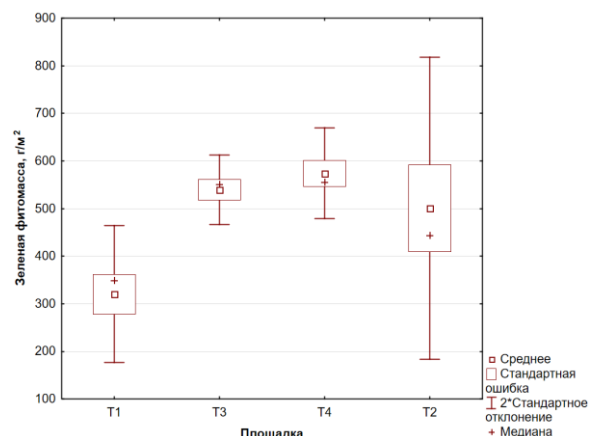
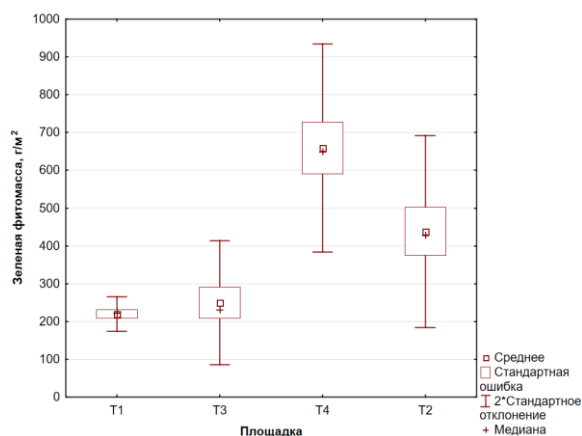


в

г

а – распределение зеленой фитомассы по годам ($F=1,45$; $p=0,2$); **б** – распределение зеленой фитомассы по площадкам ($F=15,8$; $p=0,0000$); **в** – распределение мортмассы по годам ($F=13,4$; $p=0,00003$); **г** – распределение мортмассы по площадкам ($F=3,5$; $p=0,03$)

Рисунок 7. Среднее значение биомассы на исследованных площадках Кайбасово (2017-2021 гг.)



Д
а - средняя биомасса за 2017 год, г/м²; б - средняя биомасса за 2018 год, г/м²; в - средняя биомасса за 2019 год, г/м²; г - средняя биомасса за 2020 год, г/м²; д - средняя биомасса за 2021 год, г/м²

Рисунок 8. Распределение зеленой фитомассы по площадкам исследования в 2017-2021 г.

Полученные нами результаты по разногодичной изменчивости зеленой фитомассы луговых фитоценозов разных высотных уровней поймы в целом соответствуют ранее опубликованным данным о влиянии разных экологических факторов на продуктивность [Шепелева, 1986; Скулкин, 1992; Тюрин, 2017, 2018; Черепинская, Шепелева, 2017]. Показано, что значимость таких факторов как осадки, температура воздуха, биоразнообразие лугов, половодье и уровень грунтовых вод [Тюрин, 2018], а также ГТК, температура почв и экологическая структура травостоя [Шепелева с соавт., 1995] в определении величины продуктивности меняется при переходе с одного высотного уровня на другой.

Как уже отмечено, информации о закономерностях динамики надземной мортмассы, показателя, отражающего ход продукционно-деструкционных процессов и круговорота углерода в пойменных луговых экосистемах, практически нет. Наши данные дают лишь некоторые первые представления об этом. Так, в экстремально сухом и жарком без затопления лугов 2019 г. на поверхности почвы всех изученных луговых фитоценозов зафиксировано большое количество мертвых растительных остатков (табл. 3, рис. 6). Вероятно, такое сочетание экологических факторов способствовало не только слабому развитию травостоя, но и плохому разложению мортмассы. В работе [Продуктивность луговых сообществ, 1978] также отмечено, что увеличение мертвой растительной массы лугов обуславливается летними засухами. В более влажных условиях 2020-2021 гг. все эти сообщества характеризовались восстановлением травостоя и ростом зеленой фитомассы.

По нашим представлениям, наилучшие условия для разложения мортмассы всех изученных фитоценозов складываются во влажные годы. Засушливые условия 2019 г. не были благоприятными для деструкции растительного вещества, что проявилось в наибольшей степени на самых высоких и низких высотных уровнях поймы (фитоценозы Т1 и Т2). Теплая и влажная весна 2020 г. способствовала ускорению разложения мортмассы (рис. 6), тогда как засушливая осень и сухие прохладные условия начала вегетационного сезона 2021 г. вновь привели к ее накоплению на поверхности почвы.

Изменение эколого-биологической структуры фитоценозов в течение относительно влажных 2020-2021 гг. также указывает на улучшение условий увлажнения и питания, что проявилось в увеличении участия гидрофильных и эвтрофных видов в травостое

В то же время в структуре травостоя лугов в 2020-2021 гг. проявилось и влияние засушливых условий предыдущего года. В частности, в девясилевом сообществе (Т3) вместе с ростом массы мезофитов в 2020-2021 гг. в травостое, возросла масса засухоустойчивых ксеромезофитов, а в дернистоосоковом (Т4) фитоценозе увеличилось содержание злаков и уменьшилось – осок.

Необходимо отметить, что полученные в нашем исследовании средние значения зеленой фитомассы и надземной мортмассы лугов отличаются от опубликованных по пойме Оби данных [Титлянова с соавт., 1996] тем, что количество мортмассы превышает зеленую фитомассу примерно в два раза. Такое соотношение соответствует скорее условиям остепненных лугов и степей [Биологическая продуктивность..., 1988; Продуктивность травяных экосистем: справочник, 2020]. Последнее может быть обусловлено тем, что территория Кайбасовского участка поймы уже в течение около 50 лет существует в режиме зарегулированного стока Оби, луга верхних уровней затопляются только в особо многоводные годы. Кроме того, существующий в настоящее время на больших площадях поймы Оби «режим заповедования» также способствует накоплению надземной мортмассы [Зверева, 2022].

ВЫВОДЫ

Динамика луговой растительности кайбасовского участка поймы Оби определяется влиянием погодных условий текущего и предыдущего годов, а также половодья и уровня грунтовых вод, проявляется в изменении надземной массы, соотношении доминантов, состава и соотношения экологических и биологических групп видов в травостое.

Надземная фитомасса сообществ верхних и средних высотных уровней увеличивается с ростом увлажнения местообитаний, при этом растет зеленая фитомасса и уменьшается доля мертвого растительного вещества. Засушливость приводит к накоплению мертвых растительных остатков и снижению массы травостоя, увеличению участия разнотравья и злаков.

Рост продуктивности осоковых фитоценозов средненизких и низких уровней происходит в годы с затоплением, при этом наблюдается увеличение обилия влаголюбивых злаков и осок. Накопление мертвого растительного вещества наблюдается в засушливые годы.

Благодарности. Полевые работы выполнялись при поддержке гранта РФФИ № 18-00-01654 (К), 18-00-01493 и государственного задания, проект № 0721-2020-0019 (Л. Ф. Шепелева). Исследования М. С. Пудовой поддержаны Программой развития Томского государственного университета («Приоритет-2030»). Работы Л. Г. Колесниченко поддержаны РНФ, проект № 18-17-00237-П. Работы выполнены на оборудовании Уникальной научной установки «Система экспериментальных баз, расположенных вдоль широтного градиента» ТГУ при финансовой поддержке Минобрнауки России (RF-2296.61321X0043, 13.УНУ.21.0005, договор № 075-15-2021-

672). Благодарим рецензентов за важные уместные замечания, которые позволили значительно улучшить качество работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аржанова Н.М., Давлетшин С.Г., Дементьева Т.В., Клещенко Л.К., Коршунова Н.Н. 2020. Погода на территории Российской Федерации в 2019 году. Отдел климатологии. 34 с. [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. Department of Climatology. 34 p.]
- Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности/Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Снытко В.А. и др. Новосибирск: Наука. 1988. 134 с. [Biological productivity of grass ecosystems. Geographical patterns and ecological features / Titlyanova A.A., Bazilevich N.I., Snytko V.A. etc. Novosibirsk: Nauka. 1988. 134 p.]
- Булыгина О.Н., Коршунова Н.Н., Дементьева Т.В., Клещенко Л.К., Давлетшин С.Г. 2018. Погода на территории Российской Федерации в 2017 году // Федеральная служба по гидрометеорологическому мониторингу окружающей среды, 55 с. URL <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/93-klimaticheskie-usloviya/179-klimaticheskie-usloviya-na-territorii-rossii> [Bulygina O.N., Korshunova N.N., Dementieva T.V., Kleshchenko L.K., Davletshin S.G. 2018. Weather on the territory of the Russian Federation in 2017 // Federal Service for Hydrometeorological Monitoring of the Environment, 55 p. URL <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/93-klimaticheskie-usloviya/179-klimaticheskie-usloviya-na-territorii-rossii>]
- Зверева Г.К. 2022. Динамика надземной фитомассы в сообществах Приобской лесостепи и Северной Кулунды при заповедовании // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. Т. 21, № 1. С. 81-85. [Zvereva G.K. 2022. Dynamics of aboveground phytomass in the communities of the Ob River forest-steppe and Northern Kulunda during protective regime // Problems of botany of Southern Siberia and Mongolia. V. 21, N. 1. P. 81-85.]
- Изучение и сохранение пойменных лугов: материалы Международного совещания, Калуга, 26-28 июня 2013 года. 2013. Калуга: ООО «Ноосфера». 180 с. [Study and conservation of floodplain meadows: Proceedings of the International Meeting, Kaluga, June 26-28, 2013. 2013. Kaluga: Noosphere LLC. 180 p.]
- 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 URL. <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 URL. <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/93-klimaticheskie-usloviya/179-klimaticheskie-usloviya-na-territorii-rossii>]
- Коршунова Н.Н., Булыгина О.Н., Разуваев В.Н., Давлетшин С.Г. 2019. Оценки экстремальности температурного режима и режима осадков для территории РФ и ее регионов в 2018 году // Федеральная служба по гидрометеорологическому мониторингу окружающей среды. URL <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/196-extremclim> [Korshunova N.N., Bulygina O.N., Razuvaev V.N., Davletshin S.G. 2019. Estimates of the extremes of the temperature regime and precipitation regime for the territory of the Russian Federation and its regions in 2018 // Federal Service for Hydrometeorological Monitoring of the Environment. URL <http://meteo.ru/pogoda-i-klimat/196-extremclim>]
- Львов Ю.А., Шепелева Л.Ф., Лапшина Е.Д. 1987. Оценка пойменных лугов по флуктуационной способности их растительного покрова // Бот. журн. Т. 72, № 5. С. 599–609. [Lvov Yu.A., Shepeleva L.F., Lapshina E.D. 1987. Assessment of floodplain meadows by the fluctuation ability of their vegetation cover // Bot. journal. V. 72, N. 5. P. 599-609]
- Львов Ю.А. 1963. К характеристике растительности поймы реки Оби // Труды Том. ун-та. Т. 152. С. 258–267. [Lvov Yu.A. 1963. On the characteristics of vegetation of the floodplain of the Ob River // Trudy Vol. un-ta. V. 152. P. 258-267.]
- Программа и методика биогеоценологических исследований. 1974. М.: Наука. 403 с. [Program and methodology of biogeocenological research. 1974. Moscow: Nauka. 403 p.]
- Продуктивность луговых сообществ. 1978. Л.: Наука. 287 с. [Productivity of meadow communities. 1978. L.: Nauka. 287 p.]
- Продуктивность травяных экосистем: справочник. 2020 / составители А.А. Титлянова, С.В. Шибарева. М.: ООО «Издательство МБА». 100 с. [Productivity of grass ecosystems: guide. 2020 / compiled by A.A. Titlyanova, S.V. Shibareva. M.: IBA Publishing House LLC. 100 p.]
- Работнов Т.А. 1974. Луговедение. М.: Изд-во Московского гос. ун-та. 384 с. [Rabotnov T.A. 1974. Meadow science. M.: Publishing house of the Moscow State University. 384 p.]
- Раменский Л.Г. 1938. Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз. 620 с. [Ramensky L.G. 1938. Introduction to the complex soil-geobotanical study of lands. Moscow: Selhoozgis. 620 p.]
- Раменский Л.Г., Цаценкин И.А., Чижиков О.Н., Антипин Н.А. 1956. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Изд-во сельскохозяйственной литературы. 472 с. [Ramensky L.G., Tsatsenkin I.A., Chizhikov O.N., Antipin N.A. 1956. Ecological assessment of forage lands by vegetation cover. M.: Publishing house of agricultural literature. 472 p.]
- Сельскохозяйственный энциклопедический словарь / Под ред. В. К. Месяца. 1989. М.: Сов. Энциклопедия. 656 с. [Agricultural Encyclopedic Dictionary / Ed. V.K. Months. M.: Sov. encyclopedia, 1989. 656 p.]
- Скулкин М.И. 1992. Продуктивность пойменных лугов и ее динамика // Природа поймы нижней Оби. Наземные экосистемы. Екатеринбург.: УрО РАН. Т. 1. С. 76-91. [Skulkin M.I. 1992. Productivity of floodplain meadows and its dynamics // Nature of the floodplain of the Lower Ob. Terrestrial ecosystems. Yekaterinburg.: UrO RAS. V. 1. P. 76-91.]
- Титлянова А.А., Косых Н.П., Миронычева-Токарева Н.П., Романова И.П. 1996. Подземные органы растений в травяных экосистемах. Н.: Наука. 128 с. [Titlyanova A.A., Kosykh N.P., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P. 1996. Underground plant organs in grass ecosystems. N.: Nauka. 128 p.]

- Тюрин В.Н. 2017. Результаты длительных наблюдений за динамикой продуктивности травяных сообществ прибрежных отмелей (Сургутский участок реки Оби) // Изв. Самарского науч. центра РАН. Т. 19. №2(3). С. 570-577. [Tyurin V.N. 2017. The results of long-term observations of the productivity dynamics of grass communities of coastal shoals (Surgut section of the Ob River) // Izv. Samara Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. V. 19. N. 2(3). P. 570-577.]
- Тюрин В.Н. 2018. Опыт оценки разногодовой динамики продуктивности травяных сообществ поймы реки Малая Сосьва (заповедник «Малая Сосьва») с учетом погодно-климатических и гидрологических особенностей // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата Т. 9. № 2. С. 17-27. [Tyurin V.N. 2018. The experience of estimating the aboveground productivity dynamics of grass communities in the Malaya Sosva River floodplain (Nature Reserve "Malaya Sosva") taking into account weather, climate and hydrological features // Environmental dynamics and global climate change. V. 9. N. 2. P. 17-27.]
- Черепинская А.Н., Шепелева Л.Ф. 2017. Флуктуации пойменных лугов реки Большой Юган // Вестник КрасГАУ. № 12. Биологические науки. С. 170-178. [Cherepinskaya A.N., Shepeleva L.F. 2017. Fluctuations of floodplain meadows of the Bolshoy Yugan River // Bulletin of KrasGAU. № 12. Biological Sciences. P. 170-178.]
- Шепелева Л.Ф. 1986. О влиянии половодья на продуктивность лугов поймы // Экология. №2. С. 3-8. [Shepeleva L.F. 1986. On the effect of high water on the productivity of floodplain meadows // Ecology. N. 2. P. 3-8]
- Шепелева Л.Ф., Пашнева Г.Е., Московкина Е.В., Несветайло В.Д. 1995. Влияние динамики экологических факторов на продуктивность луговых фитоценозов и годичный прирост древесных растений в пойме Средней Оби // сибирский экологический журнал. №4. С. 368-372. [Shepeleva L.F., Pashneva G.E., Moskovkina E.V., Nesvetailo V.D. 1995. Influence of dynamics of ecological factors on productivity of meadow phytocenoses and annual growth of woody plants in the floodplain of the Middle Ob // Siberian Ecological journal. N. 4. P. 368-372.]
- Шепелева Л.Ф. 2019. Структура и динамика луговых сообществ поймы Средней Оби. Томск: Изд-во Том. ун-та. 348 с. [Shepeleva L.F. Structure and dynamics of meadow communities of the floodplain of the Middle Ob. 2019. Tomsk: Publishing House Vol. un-ta. 348 p.]
- Шумилова Л.В. 1962. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Томского гос. ун-та. 439 с. [Shumilova L.V. 1962. Botanical geography of Siberia. Tomsk: Publishing House of Tomsk State University. 439 p.]
- Altome A. I., Hou L., Yan R., Xin X., Zainelabdeen Y. 2020. The Joint Effect of Grazing Intensity and Soil Factors on Aboveground Net Primary Production in Hulunber Grasslands Meadow Steppe // Agriculture. V. 10 (263). doi:10.3390/agriculture10070263
- Hossain L., Kabir H., Nila U. S., Rubaiyat A. 2021. Response of grassland net primary productivity to dry and wet climatic events in four grassland types in Inner Mongolia // Plant-Environment Interactions. V. 2 (5). P. 250-262. doi: 10.1002/pei3.10064
- Moore P. E., van Wagtenonk J. W., Yee J. L., McClaran M. P., Cole D. N., McDougald N. K., Brooks M. L. 2013. Net primary productivity of subalpine meadows in yosemite national park in relation to climate variability // Western North American Naturalist. V. 73(4). P. 409–418. URL. <http://www.jstor.org/stable/24644074> (the data of access: 1 Mar. 2022).
- Quan Q., Zhang F., Meng C., Ma F., Zhou Q., Sun F., Niu S. 2020. Shifting biomass allocation determines community water use efficiency under climate warming // Environmental Research Letters. V.15. doi: 10.1088/1748-9326/aba472
- Rothero, E., Lake, S. and Gowing, D. (eds) 2016. Floodplain Meadows – Beauty and Utility. A Technical Handbook. Milton Keynes, Floodplain Meadows Partnership. UK: The Open University PP. 10-24, 38-55
- Thornley J.H.M., Cannell M.G.R. 1997. Temperate Grassland Responses to Climate Change: an Analysis using the Hurley Pasture Model. // Annals of Botany. V. 80. PP. 205-221. doi:10.1006/anbo.1997.0430
- Zelnik I., Carni A. 2013. Plant species diversity and composition of wet grasslands in relation to environmental factors // Biodiversity and Conservation. V. 22 (10). doi:10.1007/s10531-013-0448-x
- Zhan L., Gao J., Tang Z., Jiao K. 2021. Quantifying the ecosystem vulnerability to drought based on data integration and processes coupling // Agricultural and Forest Meteorology. V. 301-302. doi:10.1016/j.agrformet.2021.1083
- Zhang B., Cadotte M., Chen S., Tan X., You C., Ren T., Chen M., Wang S., Li W., Chu C., Jiang L., Bai Y., Huang J., Han X.-G. 2019. Plants alter their vertical root distribution rather than biomass allocation in response to changing precipitation // Ecology. V. 100. doi: 10.1002/ecy.2828
- Zhang F., Quan Q., Song B., Sun J., Chen Y., Zhou Q., Niu S. 2017. Net primary productivity and its partitioning in response to precipitation gradient in an alpine meadow // Scientific Reports. V. 7(1). doi:10.1038/s41598-017-15580-6

Поступила в редакцию: 25.08.2022

Переработанный вариант: 16.11.2022

Опубликовано: 16.12.2022