

Фитомасса и температура почвы травяных сообществ Центрально-Лесного заповедника

Т. Г. ЕЛУМЕЕВА*, Т. М. ГАВРИЛОВА, В. П. БОРОДУЛИНА, О. В. ЧЕРЕДНИЧЕНКО

Кафедра экологии и географии растений, Биологический факультет
МГУ им. М. В. Ломоносова
119234, Москва, Ленинские горы, 1/12
E-mail: elumeeva@yandex.ru

Статья поступила 05.03.2024

После доработки 10.05.2024

Принята к печати 27.05.2024

АННОТАЦИЯ

Растительные сообщества существенно изменяют микроклимат под своим пологом. Цель работы – охарактеризовать фитомассу и температурный режим почвы в четырех типах травяных сообществ Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его окрестностей (Тверская область). Надземная фитомасса возрастила в ряду заброшенные луга (930 ± 53 г/м², среднее и ошибка среднего) – используемые луга (1111 ± 40 г/м²) – таволговые сообщества (1357 ± 155 г/м²) – субрудеральные высокотравные сообщества (1726 ± 188 г/м²). Подземная фитомасса в слое 0–5 см изменялась в среднем от 614 ± 102 г/м² в субрудеральном сообществе до 1254 ± 448 г/м² в таволговом. Общая фитомасса была положительно скоррелирована с pH почвы ($R = 0,814$; $p < 0,001$; $n = 16$), а также с индикаторными оценками богатства почвы ($R = 0,528$; $p = 0,029$). Во всех сообществах пик температуры почвы приходился на июнь – июль, что соответствовало ходу температур воздуха. Зимой почвы на глубине 8 см не промерзали, а на поверхности в отдельные дни были возможны отрицательные температуры. Влагоемкость почвы была значимо отрицательно скоррелирована со средними температурами на глубине 8 см за июль, август и сентябрь. Связь с температурой поверхности почвы была аналогичной, но слабее выраженной. Температуры почвы в пик вегетационного периода и в последующие месяцы не были значимо скоррелированы с показателями надземной фитомассы. Таким образом, в лесной зоне даже на относительно небольшой территории травяные сообщества хорошо различаются по фитомассе. Температура почвы под пологом травяной растительности дифференцируется в большей степени в зависимости от физических свойств почвы, а не от надземной биомассы.

Ключевые слова: надземная фитомасса, подземная фитомасса, биомасса, мортмасса, травяные сообщества, температура почвы.

ВВЕДЕНИЕ

Растительные сообщества существенно влияют на микроклимат под своим пологом, в том числе на тепловой режим поверхности субстрата и почвы на разной глубине, где располагаются подземные органы растений. В летний период надземные органы рас-

тений перехватывают солнечную радиацию, а в зимний живые растения и ветошь задерживают снежный покров [Работнов, 1983], в результате температура в микроместообитании может значительно отличаться от температуры воздуха в атмосфере [Fawcett et al., 2019]. Под пологом смешанных посевов трав дневная температура почвы ниже ве-

сенне-летне-осенний период, а высокий индекс листовой поверхности приводит к большей ее стабильности в течение суток [Huang et al., 2024]. Тип фитоценоза влияет и на зависимость эмиссии CO_2 от температуры почвы [Копчик и др., 2018]. В целом, разница между температурой почвы и воздуха сильно варьируется по климатическим зонам, биомам и сезонам года [Lembrechts et al., 2022].

Способность к изменению теплового режима местообитаний связана с накоплением надземной фитомассы и сильнее выражена в лесах [Работников, 1983], однако и под пологом травяных сообществ разной продуктивности возможны различия в годовом ходе температур. В связи с этим нам было интересно оценить, как изменяется фитомасса травяных сообществ на небольшой площади в сходных климатических, но различающихся по показателям увлажнения и богатства почвы сообществах, и насколько выражено ее влияние на тепловой режим почв на примере Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника (ЦЛГПБЗ).

Наблюдения за температурой почвы ведутся сетью станций Гидрометеослужбы, однако опубликованных работ с анализом подобных данных немного [Корнева, Локощенко, 2015; Демаков, Исаев, 2020]. Относительно мало работ посвящено изучению температурного режима почв под разными естественными фитоценозами [Продуктивность луговых сообществ, 1978; Макаров и др., 2007; Галенко, 2013; Аненхонов и др., 2023]. На территории ЦЛГПБЗ температурный режим почв луга был охарактеризован только для зимнего сезона [Китаев и др., 2017], а оценки продуктивности ранее проводили только для застраивающих лесом залежей и лесных сообществ [Таллер и др., 2019] и вырубок [Ивлева, Леонова, 2019].

Целью нашей работы было охарактеризовать фитомассу и температурный режим почвы в четырех типах травяных сообществ ЦЛГПБЗ, в частности, проверить гипотезу о том, что средние температуры поверхности почвы летом отрицательно коррелированы с надземной фитомассой сообщества.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Характеристика района исследований.

Работа была проведена в 2019–2021 гг. на

территории Центрально-Лесного государственного природного биосферного заповедника и его охранной зоны (Нелидовский район Тверской области, $56^{\circ}26' - 56^{\circ}39'$ с. ш. $032^{\circ}29' - 033^{\circ}01'$ в. д.). ЦЛГПБЗ располагается на юго-западе Валдайской возвышенности на Каспийско-Балтийском водоразделе Русской равнины. Климат гумидный, континентальный [Минаева, Шапошников, 1999]. Среднегодовая температура за период 1963–2020 гг. составила $+4,5^{\circ}\text{C}$, сумма осадков – 764,9 мм по данным метеостанции “Лесной заповедник” [Шуйская, 2022]. Луга в заповеднике занимают менее 1 % территории [Кураева и др., 1999]. Материковые луга относятся к классу *Molinio-Arrhenatheretea* R. Tx. 1937 (настоящие луга). В заповедном ядре они выведены из хозяйственного использования, а в буферной зоне используются как пастбища и сенокосы [Cherednichenko et al., 2021]. Влажные местообитания в понижениях и вдоль русел водотоков заняты сообществами с доминированием таволги вязолистной *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., относящимися к тому же классу. На богатых азотом участках неиспользуемых угодий развиты субрудеральные высокотравные сообщества класса *Epilobietea angustifoliae* Tx. et Preising ex von Rochow 1951 [Cherednichenko, Borodulina, 2018].

Выбор пробных площадей. На основании ранее проведенных исследований [Cherednichenko, Borodulina, 2018] на мезофитных используемых лугах, мезофитных заброшенных лугах, в субрудеральных сообществах и таволговых сообществах выбрано по четыре пробных площади, где были проведены полные геоботанические описания. По одной пробной площади в каждом сообществе отмечены как типичные. Данные описаний использованы для характеристики условий среды по индексам освещенности, влажности, богатства, кислотности и обеспеченности теплом экологических шкал X. Элленберга [Ellenberg et al., 1991] и по шкале пастбищной дигressии Л. Г. Раменского [Раменский и др., 1956] в программе EcoScaleWin v.5 [Грохлина, Ханина, 2015].

Сбор надземной фитомассы. На каждой пробной площади в 2019 и 2020 гг. разобрано от 6 до 8 укосов размером 25×25 см ($0,0625 \text{ m}^2$). Всего сделано 27 и 32 укоса соответственно на заброшенных лугах, 25 и 32 –

на используемых лугах, 30 и 32 – в таволговых сообществах и 31 и 32 – в субрудеральных сообществах. Срезанные на уровне почвы растения разбирали на мортмассу (отмершие надземные части растений) и биомассу (живые сосудистые растения по видам и мохообразные). Таким образом, фитомасса – это сумма мортмассы и биомассы [Онигченко, 2013]. Воздушно-сухие образцы доводили в сушильном шкафу до постоянной массы и взвешивали. Массу каждой фракции суммировали по укосам и по годам, так как различий между годами при предварительном анализе не было выявлено [Гаврилова и др., 2021], и далее пересчитывали в граммы на метр квадратный.

Сбор подземной фитомассы. На типичных площадях каждого сообщества и одной дополнительной площади таволгового сообщества в пятикратной повторности взяты образцы подземной фитомассы площадью 100 см² и глубиной 5 см. Образцы промывали и разбирали на биомассу (живые тонкие корни до 1 мм толщиной, толстые корни, корневища) и мортмассу. Далее воздушно-сухие образцы досушивали в сушильном шкафу и взвешивали, а массу пересчитывали в граммы на метр квадратный.

Характеристика почв. С каждой пробной площади взяли по три образца почвы, в которых были измерены pH в водной вытяжке 1/5 согласно ГОСТ 26423-85 pH-метром HANNA, влагоемкость – по стандартной методике для образцов нарушенного сложения [Вадюнина, Корчагина, 1986], и содержание лабильных соединений углерода C_{подв} и азота N_{подв} в водной вытяжке 1/5 – на автоматическом анализаторе ТОС-МСРН. Для каждой площадки рассчитали среднее значение по трем образцам.

Температурный режим почв. Для измерения температуры почвы использовали датчики температуры (Thermochron iButton GS1921-F#) для проведения микроклиматических исследований [Китаев и др., 2017; Fawcett et al., 2019]. Датчики были заложены в июле 2019 г. на четырех типичных площадях на поверхности почвы и на глубине 8 см по одному или в двукратной повторности. Через год, 25.VII.2020, также датчики установили на остальных пробных площадях. Показания снимали 05.X.2019, 24.VII.2020, 08–09.V.2021

и 22.X.2021. На одной из площадок таволгового сообщества все датчики оказались повреждены, поэтому эту площадку не включили в обработку данных. Из-за недостатка памяти пропали данные за октябрь и ноябрь 2019 г.

Автоматическая регистрация температуры происходила каждые три часа (0:00, 03:00, 06:00, 09:00, 12:00, 15:00, 18:00, 21:00). Из полученных данных мы рассчитали средние, минимальные и максимальные суточные температуры. Минимальные условно соответствуют ночным температурам, а максимальные – дневным. Далее из полученных значений определяли средние, средние минимальные и средние максимальные температуры для месяцев, по которым имелись полные данные. Также были рассчитаны амплитуды суточных температур как разности между максимальными и минимальными значениями. Даты схода снежного покрова и наличие оттепелей устанавливали при регистрации температур, превышающих 1,5 °C [Goncharova et al., 2019].

Статистическая обработка. Для того чтобы сравнить измеренные свойства почв, индикаторные оценки условий среды и показатели надземной фитомассы между сообществами, мы использовали перестановочный тест Фишера – Питмана для нескольких выборок и апостериорные попарные сравнения в пакетах *coin* и *rcompanion* [Hothorn et al., 2008; Mangiafico, 2022] в связи с маленькой повторностью и отклонениями от нормального распределения. Для сравнения параметров подземной фитомассы между пятью изученными площадками применяли непараметрический критерий Краскела – Уоллиса с последующими апостериорными сравнениями с помощью теста Тьюки – Крамера – Немени. Между факторами среды и показателями продуктивности рассчитывали непараметрические коэффициенты корреляции Спирмена, а также коэффициенты корреляции между факторами среды и температурными показателями за разные месяцы.

Для выявления связи между температурным режимом травяных сообществ и их продуктивностью мы рассчитали коэффициенты корреляции Спирмена между средними температурами каждого месяца с августа по декабрь 2020 г. и показателями надземной фитомассы за этот же год.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристики местообитания. В почвах таволговых сообществ наблюдались наибольшие показатели влагоемкости ($101 \pm 10\%$, среднее \pm ошибка), С_{подв} (915 \pm 200 мг/кг) и N_{подв} (69,3 \pm 12,9 мг/кг, табл. 1), по которым они значимо отличались от почв всех остальных сообществ. По оценкам с использованием экологических шкал почвы таволговых лугов также оказались более влажными. По шкале богатства почвы субрудеральные и таволговые

сообщества значимо отличались от используемых и заброшенных лугов.

Значения pH почвы варьировались в диапазоне от 4,30 до 5,39 и между сообществами значимо не отличались, как и индикаторные оценки по шкале реакции почвы. Не выявлено различий оценок по экологическим шкалам для освещенности и пастищной дигрессии между сообществами. По индикаторным оценкам по шкале температуры таволговые сообщества оказались менее обеспеченными

Таблица 1

Характеристики травяных сообществ Центрально-Лесного заповедника по свойствам почвы, данным фитоиндикации, надземной фитомассе (средние \pm ошибки среднего, $n = 4$ площадки для каждого сообщества) и подземной фитомассе ($n = 5$ проб для одной из площадок используемых и заброшенных лугов и субрудерального сообщества и двух площадок таволгового сообщества)

№ п/п	Показатель	Используемые луга	Заброшенные луга	Субрудеральные сообщества	Таволговые сообщества
1	Влагоемкость почвы, %	$66,7 \pm 3,8^a$	$53,0 \pm 5,4^{ab}$	$48,8 \pm 2,8^b$	$101,0 \pm 10,5^c$
2	pH почвы	$4,81 \pm 0,07^a$	$4,46 \pm 0,09^a$	$4,92 \pm 0,15^a$	$5,07 \pm 0,20^a$
3	C _{подв} в почве, мг/кг	475 ± 39^a	394 ± 34^{ab}	330 ± 27^b	915 ± 200^c
4	N _{подв} в почве, мг/кг	$34,6 \pm 2,5^a$	$28,9 \pm 3,3^a$	$37,7 \pm 3,0^a$	$69,3 \pm 12,9^b$
5	Освещенность, баллы по шкале Х. Элленберга (L)	$6,92 \pm 0,02^a$	$6,94 \pm 0,07^a$	$6,84 \pm 0,04^a$	$6,63 \pm 0,14^a$
6	Обеспеченность теплом, баллы по шкале Х. Элленберга (T)	$5,14 \pm 0,06^a$	$5,06 \pm 0,14^{ab}$	$5,43 \pm 0,14^a$	$4,84 \pm 0,06^b$
7	Влажность почвы, баллы по шкале Х. Элленберга (F)	$5,67 \pm 0,16^a$	$5,87 \pm 0,28^a$	$5,32 \pm 0,13^a$	$7,28 \pm 0,13^b$
8	Реакция почвы, баллы по шкале Х. Элленберга (R)	$5,54 \pm 0,17^a$	$5,19 \pm 0,21^a$	$5,75 \pm 0,18^a$	$6,07 \pm 0,19^a$
9	Богатство почвы, баллы по шкале Х. Элленберга (N)	$4,32 \pm 0,16^a$	$4,20 \pm 0,18^a$	$5,60 \pm 0,22^b$	$5,36 \pm 0,17^b$
10	Пастищная дигрессия, баллы по шкале Л. Г. Раменского (ПД)	$3,90 \pm 0,01^a$	$3,58 \pm 0,02^a$	$3,48 \pm 0,07^a$	$3,90 \pm 0,22^a$
Надземная фитомасса, г/м²					
11	Сосудистые растения	800 ± 50^{ab}	616 ± 79^a	1129 ± 154^b	899 ± 126^{ab}
12	Мхи	$2,0 \pm 1,0^a$	$25,5 \pm 7,5^b$	$0,5 \pm 0,4^a$	$10,5 \pm 5,5^{ab}$
13	Общая надземная биомасса	802 ± 50^{ab}	642 ± 74^a	1129 ± 154^b	909 ± 119^{ab}
14	Надземная мортмасса (ветошь)	308 ± 18^a	288 ± 26^a	514 ± 102^a	448 ± 57^a
15	Общая надземная фитомасса	1111 ± 40^a	930 ± 53^a	1726 ± 188^b	1357 ± 155^{ab}
Подземная фитомасса, г/м²					
16	Масса тонких корней	339 ± 33^{ab}	435 ± 41^a	120 ± 9^b	201 ± 38^{ab}
17	Масса толстых корней	66 ± 19^a	71 ± 15^a	124 ± 52^a	154 ± 48^a
18	Масса корневищ	173 ± 18^a	301 ± 72^a	250 ± 71^a	475 ± 197^a
19	Общая подземная биомасса	578 ± 58^a	807 ± 117^a	495 ± 90^a	829 ± 258^a
20	Подземная мортмасса	83 ± 17^a	102 ± 33^{ab}	119 ± 30^{ab}	424 ± 155^b
21	Общая подземная фитомасса	661 ± 71^a	909 ± 148^a	614 ± 102^a	1254 ± 276^a

Приимечание. Разными буквами обозначены значимо отличающиеся друг от друга сообщества по результатам попарного перестановочного теста. Для расчета показателей фитомассы данные за 2019 и 2020 гг. были объединены.

теплом, чем используемые луга и субрудеральные сообщества.

Оценки по экологическим шкалам были значимо скоррелированы с соответствующими лабораторными измерениями (влажность F и влагоемкость – $p < 0,001$, богатство N и $N_{\text{подв}}$ – $p = 0,044$, кислотность R и $\text{pH}_{\text{почвы}}$ – $p = 0,016$, $n = 16$). Между собой были значимо скоррелированы $C_{\text{подв}}$, $N_{\text{подв}}$ и влагоемкость.

Надземная фитомасса. Общая фитомасса составила $930 \pm 23 \text{ г/м}^2$ (среднее ± ошибка) на заброшенных лугах, $1111 \pm 40 \text{ г/м}^2$ – на используемых лугах, $1357 \pm 155 \text{ г/м}^2$ – в таволговых и $1726 \pm 188 \text{ г/м}^2$ – в субрудеральных сообществах (см. табл. 1). Биомасса, масса судистых растений и мортмасса увеличивались в этом же ряду. По биомассе субрудеральные сообщества значимо отличались от заброшенных лугов. Мортмасса значимо не отличалась между сообществами и варьировалась от $288 \pm 26 \text{ г/м}^2$ на заброшенных лугах до $514 \pm 102 \text{ г/м}^2$ в субрудеральном сообществе. На заброшенных лугах масса мохобразных оказалась самой высокой ($25,5 \pm 7,5 \text{ г/м}^2$), также относительно высокой она была в таволговых сообществах ($10,5 \pm 5,5 \text{ г/м}^2$), тогда как на используемых лугах и в субрудеральных сообществах она была незначительна (см. табл. 1).

Общая фитомасса была положительно скоррелирована с $\text{pH}_{\text{почвы}}$ ($R = 0,814$; $p < 0,001$; $n = 16$), но не с индикаторными оценками кислотности ($R = 0,411$; $p = 0,129$), а также с индикаторными оценками богатства почвы ($R = 0,528$; $p = 0,029$). Влагоемкость почвы, $C_{\text{подв}}$, $N_{\text{подв}}$, индикаторные оценки влажности, освещенности и температурного режима не были значимо связаны с общей фитомассой.

Подземная фитомасса. Общая подземная фитомасса в слое 0–5 см возрастила в ряду субрудеральное сообщество ($614 \pm 102 \text{ г/м}^2$) – используемый луг ($661 \pm 71 \text{ г/м}^2$) – заброшенный луг ($909 \pm 148 \text{ г/м}^2$) – таволговые сообщества ($752 \pm 103 \text{ г/м}^2$ и $1756 \pm 448 \text{ г/м}^2$ на разных площадках, рис. 1). Как заброшенные, так и используемые луга характеризовались относительно высокой биомассой тонких (до 1 мм) корней: 435 ± 41 и $339 \pm 33 \text{ г/м}^2$ соответственно, и в обоих сообществах их доля от общей подземной фитомассы составила около 50 %. По этому признаку заброшенные луга значимо ($p = 0,007$) отличались

от субрудеральных сообществ, где биомасса тонких корней была $120 \pm 9 \text{ г/м}^2$ и составляла 20 % общей подземной биомассы. Наибольшие запасы подземной мортмассы характерны для таволгового сообщества ($346 \pm 78 \text{ г/м}^2$ и $503 \pm 242 \text{ г/м}^2$), а наименьшие – для используемого луга ($83 \pm 17 \text{ г/м}^2$).

Температура почвы. Среднегодовые температуры почвы в 2020 г. (полный год наблюдений) составили 7,1 и $7,1^{\circ}\text{C}$ на используемом лугу (на поверхности и на глубине 8 см соответственно), 7,1 и $7,5^{\circ}\text{C}$ – на заповедном лугу, 7,0 и $7,0^{\circ}\text{C}$ – в субрудеральном сообществе и 6,8 и $6,6^{\circ}\text{C}$ – в таволговом сообществе.

Средние температуры поверхности почвы по месяцам за период с августа 2019 г. по октябрь 2021 г. приведены в табл. 2. Во всех сообществах почвы лучше прогревались в июне 2020 г. и июле 2021 г., это соответствовало ходу температуры воздуха в эти сезоны (рис. 2, a). Самая высокая разница между минимальными и максимальными температурами отмечена в таволговом сообществе весной 2020 г. (рис. 2, б), в зимний период амплитуда колебаний приближалась к нулю.

В зимний период почвы на глубине 8 см совсем не промерзали. Промерзание поверхности почвы в зимний период, когда максимальные суточные температуры не превышали -1°C , наблюдалось только отдельными эпизодами 22–26 ноября 2019 г., 4–10 февраля 2020 г., а также в зимний период 2020–2021 гг., когда на одной из площадок используемого луга отрицательные температуры держались весь декабрь, в середине февраля и почти весь март, а на одной из площадок субрудерального сообщества с 13 февраля по 30 марта, что говорит о недостаточном снежном покрове на данных участках при морозном феврале.

Если даты установления снежного покрова были примерно одинаковы во всех сообществах, то на используемых лугах снег сходил раньше (табл. 3).

Влагоемкость почвы была значимо отрицательно скоррелирована со средними, максимальными и минимальными температурами на глубине 8 см за периоды август – сентябрь 2020 г. и июль – сентябрь 2021 г. (табл. 4). Связь с температурой поверхности почвы была аналогичной, но слабее выраженной.

Температуры почвы в пик вегетационного периода и в последующие месяцы не были

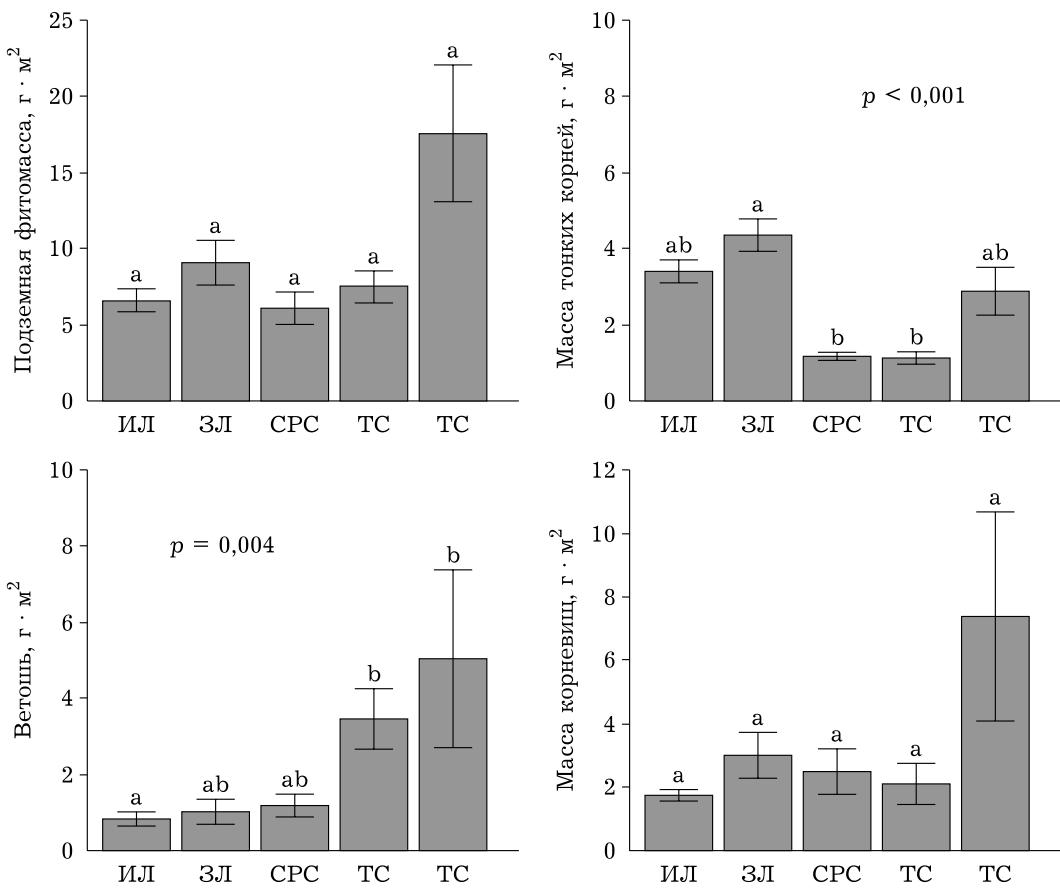


Рис. 1. Подземная фитомасса травяных сообществ. Значимость различий между сообществами показана по результатам непараметрического дисперсионного анализа Краскела – Уоллиса. Разными буквами обозначены значимо отличающиеся друг от друга варианты по результатам множественных сравнений. Сообщества: ИЛ – используемый луг, ЗЛ – заброшенный луг, CPC – субрудеральные сообщества, ТС – таволговые сообщества

Таблица 2
Среднемесячная температура поверхности почвы в травяных сообществах ЦЛГПБЗ
(среднее ± ошибка) с VIII.2020 г. по IX.2021 г.

Год	Месяц	Используемые луга, $n = 4$	Заброшенные луга, $n = 4$ (VIII–IV) и $n = 3$ (V–IX)	Субрудеральные сообщества, $n = 4$	Таволговые сообщества, $n = 2$
2020	VIII	$14,1 \pm 0,1$	$14,4 \pm 0,5$	$14,4 \pm 0,2$	$13,8 \pm 0,01$
	IX	$11,8 \pm 0,1$	$12,0 \pm 0,3$	$12,1 \pm 0,1$	$11,6 \pm 0,2$
	X	$8,6 \pm 0,1$	$8,4 \pm 0,2$	$8,7 \pm 0,1$	$8,5 \pm 0,2$
	XI	$3,4 \pm 0,3$	$3,3 \pm 0,2$	$3,5 \pm 0,3$	$3,5 \pm 0,4$
	XII	$0,4 \pm 0,4$	$0,3 \pm 0,3$	$0,7 \pm 0,2$	$0,3 \pm 0,3$
2021	I	$0,8 \pm 0,3$	$0,7 \pm 0,0$	$0,7 \pm 0,2$	$0,9 \pm 0,2$
	II	$0,3 \pm 0,2$	$0,1 \pm 0,1$	$0,1 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,05$
	III	$0,2 \pm 0,2$	$0,1 \pm 0,1$	$-0,1 \pm 0,2$	$0,6 \pm 0,1$
	IV	$4,4 \pm 0,1$	$3,8 \pm 0,1$	$3,7 \pm 0,1$	$3,0 \pm 0,8$
	V	$9,7 \pm 0,2$	$9,9 \pm 0,4$	$9,5 \pm 0,4$	$9,2 \pm 0,04$
	VI	$15,0 \pm 0,1$	$14,9 \pm 0,6$	$15,0 \pm 0,3$	$13,5 \pm 0,5$
	VII	$17,0 \pm 0,1$	$16,8 \pm 0,5$	$17,5 \pm 0,1$	$16,4 \pm 1$
	VIII	$15,1 \pm 0,1$	$15,3 \pm 0,4$	$15,7 \pm 0,1$	$15,0 \pm 0,3$
	IX	$9,6 \pm 0,1$	$10,1 \pm 0,2$	$9,9 \pm 0,1$	$9,9 \pm 0,4$

П р и м е ч а н и е. n – повторность (число пробных площадей).

значимо скоррелированы с показателями надземной фитомассы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Фитомасса травяных сообществ. Изученные травяные сообщества ЦЛГПБЗ отличаются существенными запасами надземной фитомассы и относительно высокой продуктивностью, которая примерно соответствует биомассе в травяных сообществах с отмирающей на зимний период надземной частью [Продуктивность луговых сообществ, 1978; Онипченко, 2013]. Общая надземная фитомасса лугов ($930\text{--}1111\text{ г}/\text{м}^2$) выше, чем фитомасса сообществ вырубок в охранной зоне ЦЛГПБЗ ($260\text{--}616\text{ г}/\text{м}^2$) [Ивлева, Леонова, 2019], и сравнима с фитомассой субальпийских высокотравных сообществ Тебердинского национального парка на Северо-Западном Кавказе ($1093 \pm 135\text{ г}/\text{м}^2$) [Гулов и др., 2022], а у субрудеральных и таволговых сообществ (в среднем 1726 и $1357\text{ г}/\text{м}^2$) – существенно выше. Биомасса во всех сообществах значительно выше, чем на лугах Карельского перешейка при заповедном режиме, как на тяжелосуглинистых (до $335\text{ г}/\text{м}^2$), так и на супесчаных (до $292\text{ г}/\text{м}^2$) почвах [Продуктивность луговых сообществ, 1978], на разнотравно-злаковых, осоково-вейниковых и девясиловых пойменных лугах средней Оби ($152\text{--}200\text{ г}/\text{м}^2$) [Шепелева, Леденева, 2020], высокотравных сообществах субальпийского пояса Восточного Саяна ($256\text{--}742\text{ г}/\text{м}^2$) [Зибзееев, Самбыла, 2011], лугов класса *Molinio-Arrhenatheretea* с разным типом использования Республики Татарстан ($66\text{--}414\text{ г}/\text{м}^2$) [Рогова и др., 2022], а также в сеяных мятыликовых сенокосах (до $199\text{ г}/\text{м}^2$) и залежных рудеральных сообществах с доминированием крапивы (до $368\text{ г}/\text{м}^2$) на осущенных торфяных почвах Московской области [Молчанов и др., 2020].

Биомасса таволговых сообществ ЦЛГПБЗ ($909\text{ г}/\text{м}^2$) также существенно выше, чем биомасса таволговых лугов поймы р. Б. Кокшага в Марий-Эл (укосы на высоте 2–5 см составляют $364\text{--}699\text{ г}/\text{м}^2$) [Ибраев, Рыжова, 2021], но ниже, чем таволговых лугов в Чехии ($1172\text{--}1248\text{ г}/\text{м}^2$) [Nakrová et al., 2015].

Сравнение подземной фитомассы с данными других авторов затруднено из-за различий

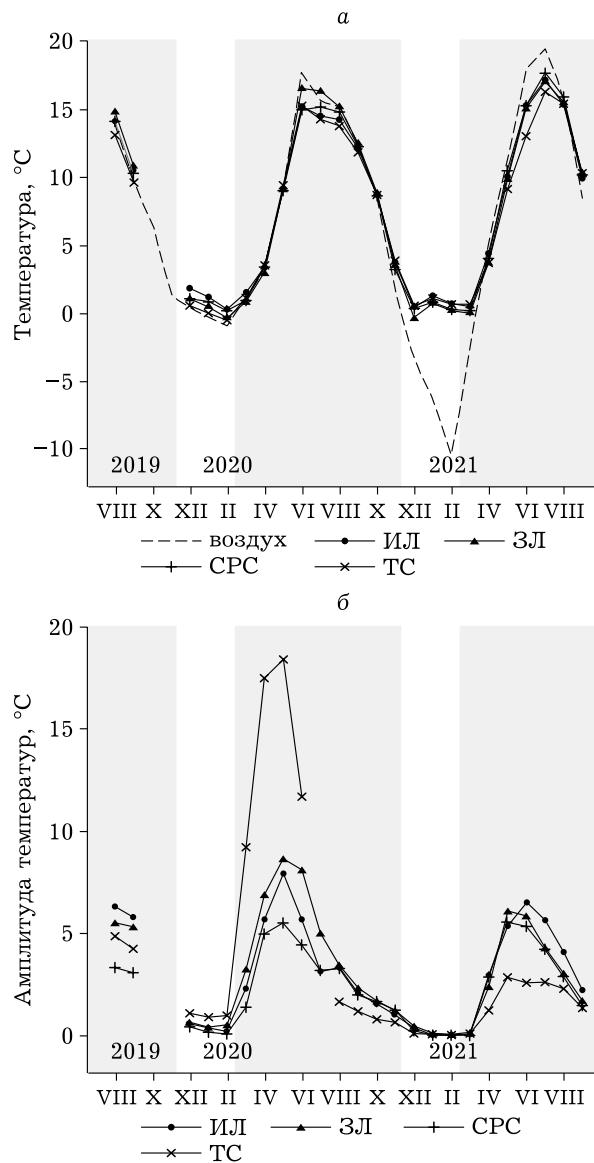


Рис. 2. Среднемесячные температуры воздуха по данным Летописи природы [Шуйская, 2020–2022] и поверхности почвы (а) и амплитуды суточной температуры поверхности почвы (б) в травяных сообществах ЦЛГПБЗ с августа 2019 г. по сентябрь 2021 г. В таволговом сообществе данные приведены для типичной площадки (VIII.2019 – VI.2020) и другой площадки (VIII.2020–IX.2021) в связи с поломкой датчика. Белая заливка фона – зимний период, серая – весенне-летне-осенний

в методиках отбора таких проб. Можно говорить лишь о соотношениях. Например, как показали исследования сеяных лугов на осущенном торфянике, подземная фитомасса на мятыликовом сенокосе была в 2 раза выше, чем в рудеральном сообществе на залежи [Молчанов и др., 2020]. В нашем случае не выявле-

Т а б л и ц а 3

Даты схода снежного покрова в травяных сообществах Центрально-Лесного заповедника

Зима	Срок	Используемые луга	Заброшенные луга	Субрудеральные сообщества	Таволговые сообщества
2019–2020	Начало	22.IX	22.IX	22.IX	22.IX
	Сход	04.III	08.III	08–09.III	08.III
	Длительность	103	107	107–108	107
2020–2021	Начало	26.IX–07.XII	26.IX–07.XII	26.IX–07.XII	02–07.XIII
	Сход	31.III–02.IV	01–11.IV	01–10.IV	05–16.IV
	Длительность	117–125	121–136	115–135	123–135

П р и м е ч а н и е. Данные по зиме 2019–2020 по одной типичной площадке в каждом сообществе, по зиме 2020–2021 по всем площадкам, кроме таволгового сообщества (три площадки).

Т а б л и ц а 4

Коэффициенты корреляции Спирмена между влагоемкостью почвы и средними температурами за разные месяцы ($n = 15$ с VIII.2019 г. по IV.2020 г. и $n = 14$ для остальных)

Глубина, см	Месяц					
	VIII	IX	X	XI	XII	I
0	–0,776*	–0,732*	–0,297	0,020	–0,151	0,143
	–0,659*	–0,385				
8	–0,705*	–0,802*	–0,637	–0,615*	–0,615*	–0,184
	–0,841*	–0,720*				
	II	III	IV	V	VI	VII
0	0,327	0,494	0,138	–0,318	–0,549	–0,709*
8	–0,165	–0,173	0,236	–0,196	–0,621*	–0,802*

П р и м е ч а н и е. Для VIII и IX коэффициенты приведены за оба года. * – $p < 0,05$; * – $p < 0,1$ (скорректированные значения).

но значимых различий между используемыми лугами и субрудеральными сообществами по общей фитомассе, а масса тонких корней в этих сообществах различалась примерно в 2 раза, хотя различия и не были статистически значимыми (см. рис. 1).

Фитомасса закономерно увеличивалась при снижении кислотности почв, когда улучшается доступность элементов минерального питания, и при увеличении индикаторных значений богатства почвы. В целом, почвы под изученными травяными сообществами имеют сходный диапазон кислотности для гумусовых горизонтов буроземов и торфянисто-подзолистых глееватых почв лесов ЦЛГПБЗ [Караванова и др., 2007]. Наши данные согласуются с наблюдениями Шафферса и Сикора [Schaffers, Sýkora, 2000] о том, что оценки по шкале реакции почвы слабо различаются при $\text{pH} > 4,75$ и отражают, скорее, доступность кальция в субстрате, а не pH , а также о том, что оценки по шкале богатства N слабо связаны с содержа-

нием доступного азота, но при этом хорошо коррелированы с продуктивностью сообществ.

Температурный режим почв. Среднегодовые температуры на поверхности почвы и на глубине 8 см практически не отличались во всех сообществах, что согласуется с наблюдениями о том, что под естественной растительностью среднегодовая температура вглубь по профилю почвы остается практически постоянной [Корнева, Локощенко, 2015].

Для всех сообществ отмечены зимние колебания температур в районе $-1 \dots +1^{\circ}\text{C}$, которые согласуются с ранее опубликованными данными для ЦЛГПБЗ и мало зависят от температур окружающего воздуха, глубины снежного покрова и типа растительности [Китаев и др., 2017]. Более ранний сход снега на заброшенных лугах связан с тем, что эти сообщества занимают открытое пространство на склоне южной экспозиции.

Влагоемкость отражает гранулометрический состав почвы: более сухие и легкие почвы

в целом лучше прогреваются летом, а более тяжелые и влажные почвы холоднее [Продуктивность луговых сообществ, 1978]. Также на сырых почвах охлаждение происходит в процессе испарения воды [Работнов, 1984]. Корреляция влагоемкости почв под травяными сообществами ЦЛГПБЗ с температурами прослеживается в летние месяцы и осенью, до установления снежного покрова, причем эта связь сильнее выражена на глубине 8 см, чем на поверхности. По-видимому, после схода снега в начале сезона почва во всех сообществах на глубине достаточно насыщена водой, чтобы сгладить разницу в теплоемкости. С другой стороны, на температурный режим почв под таволговыми сообществами может влиять высокая фитомасса, характерная для этого сообщества, однако температуры не были значимо скоррелированы ни с одним из показателей фитомассы, при этом высокая фитомасса характерна как для таволговых сообществ на влажных почвах, так и для субрудеральных сообществ на относительно сухих почвах. Также возможно, что наблюдаемый нами диапазон сообществ по запасам надземной фитомассы недостаточно широк, чтобы выявить заметные различия в температурном режиме.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В лесной зоне даже на относительно небольшой территории травяные сообщества довольно сильно различаются по надземной фитомассе, которая варьируется от 930 ± 53 г/м² (среднее ± ошибка среднего) на используемых лугах до 1726 ± 188 г/м² в субрудеральных высокотравных сообществах. Температура почвы, как один из показателей микроклимата под пологом травяной растительности, дифференцируется в зависимости от влагоемкости почвы под фитоценозами и не зависит от их надземной фитомассы на изученном градиенте. Полученные данные по фитомассе травяных сообществ и характеристикам экотопа важны для понимания структурно-функциональной организации этих сообществ и разработки мер их охраны.

Благодарности

Авторы выражают благодарность М. С. Кадулину за помощь с анализом образцов почвы.

Вклад авторов

Елумеева Т. Г. и Чередниченко О. В. – планирование исследования; Гаврилова Т. М., Бородулина В. П. и Чередниченко О. В. – сбор полевого материала и лабораторный анализ образцов; Елумеева Т. Г. – статистическая обработка данных и подготовка текста статьи; все авторы внесли вклад в работу над текстом.

Финансирование

Сбор полевого материала выполнен при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований № 19-04-00799. Обработка данных и написание текста выполнены в рамках госзадания Московского государственного университета имени М. В. Ломоносова (МГУ) № 121032500089-1.

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Аненхонов О. А., Лю Х., Ху Г., Бадмаева Н. К. Мониторинг гидротермических условий в экспозиционной лесостепи Западного Забайкалья // Вестн. БНЦ СО РАН. 2023. № 3 (15). С. 255–263.
- Вадюнина А. Ф., Корчагина З. А. Методы исследования физических свойств почвы. 3-е изд., перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1986. 416 с.
- Гаврилова Т. М., Чередниченко О. В., Елумеева Т. Г. Фитомасса травяных сообществ Центрально-Лесного заповедника // Актуальные проблемы экологии и природопользования: сб. науч. тр. XXII Междунар. науч.-практ. конф.: в 3 т. Т. 1. М.: Изд-во РУДН, 2021. С. 55–59.
- Галенко Э. П. Формирование теплового режима почв хвойных экосистем бореальной зоны в зависимости от лесообразующей породы и типа леса // Изв. Коми научного центра УрО РАН. Вып. 1 (13). Сыктывкар, 2013. С. 32–37.
- Грохлина Т. И., Ханина Л. Г. О компьютерной обработке геоботанических описаний по экологическим шкалам // Математическое моделирование в экологии: материалы Четвертой Национальной науч. конф. с междунар. участием, 18–22 мая 2015 г. Пущино: ИФХиБПП РАН, 2015. С. 63–64.
- Гулов Д. М., Онипченко В. Г., Мартыненко В. Б., Федоров Н. И., Логвиненко О. А., Узденов У. Б., Хубиева О. П. Состав надземной фитомассы субальпийского высокотравья в Тебердинском национальном парке // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2022. Т. 127, № 5. С. 46–53.
- Демаков Ю. П., Исаев А. В. Сезонная и многолетняя динамика микроклимата почв в различных экотопах Республики Марий Эл // Науч. тр. Гос. природ. заповедника “Большая Кокшага”. 2020. Вып. 9. С. 133–166.
- Зибзеев Е. Г., Самбыла Ч. Н. Структура фитомассы растительных сообществ гумидных высокогорий

- Восточного Саяна (на примере хр. Крыжина) // Сиб. экол. журн. 2011. Т. 18, № 3. С. 395–403. [Zibzeev E. G., Sambyla Ch. N. Phytomass structure of plant communities of humid high-altitude habitats of the Eastern Sayan ranges: a case study of the Kryzhin range // Contemporary Problems of Ecology. 2011. Vol. 4, N 3. P. 296–302.]
- Ибраев И. В., Рыжова Л. В. Надземная фитомасса пойменных и суходольных лугов заповедника “Большая Кокшага” // Соврем. пробл. естеств. наук и медицины. 2021. Вып. 10. С. 98–102.
- Ивлева Т. Ю., Леонова Н. Б. Пространственно-функциональная неоднородность постырьбочных сообществ в южной тайге (Центрально-Лесной заповедник) // Экосистемы: экология и динамика. 2019. Т. 3, № 4. С. 24–52. [Ivleva T. Yu., Leonova N. B. Spatial-functional heterogeneity of post-cutting communities in the Central Forest State Biosphere Reserve // Ekosystemy: ekologia i dinamika. 2019. Vol. 3, N 4. P. 53–79.]
- Караванова Е. И., Белянина Л. А., Степанов А. А. Водорастворимое органическое вещество и кислотность почвенных растворов главных типов почв ЦЛГПБЗ // Почвоведение. 2007. № 5. С. 541–553. [Karavanova E. I., Belyanina L. A., Stepanov A. A. Water-soluble organic matter and soil solution acidity in the main soil types of the Central Forest State Biosphere Reserve // Eur. Soil Sci. 2007. Vol. 40, N 5. P. 493–504.]
- Китаев Л. М., Аблеева В. А., Асаинова Ж. А., Желтухин А. С., Коробов Е. Д. Сезонная динамика температуры воздуха, снегозапасов и промерзания почвы в центральной части Восточно-Европейской равнины // Лед и снег. 2017. Т. 57, № 4. С. 518–526. doi: 10.15356/2076-6734-2017-4-518-526
- Копчик Г. Н., Куприянова Ю. В., Кадулин М. С. Пространственная изменчивость эмиссии диоксида углерода почвами в основных типах лесных экосистем Звенигородской биостанции МГУ им. М. В. Ломоносова // Вестн. Моск. ун-та. Сер. 17. Почвоведение. 2018. № 2. С. 40–47.
- Корнева И. А., Локощенко М. А. Температура почвы и грунта в Москве и ее современные изменения // Метеорология и гидрология. 2015. № 1. С. 38–50. [Korneva I. A., Lokoshchenko M. A. Soil temperature in Moscow and its contemporary variations // Russian Meteorology and Hydrology. 2015. Vol. 40, N 1. P. 25–33.]
- Кураева Е. Н., Минаева Т. Ю., Шапошников Е. С. Типологическая структура и флористическое разнообразие лесных сообществ // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / ред. О. В. Смирнова, Е. С. Шапошников. СПб.: РБО, 1999. С. 314–323.
- Макаров М. И., Онищенко В. Г., Малышева Т. И., Салпагаров А. Д. Сезонная динамика температуры почвы и некоторые параметры климата в экосистемах альпийского стационара “Малая Хатипара” // Состав и структура высокогорных экосистем Тебердинского заповедника: тр. Тебердинского гос. биосферного заповедника. Вып. 27. М.: “Гриф и К”, 2007. С. 30–41.
- Минаева Т. Ю., Шапошников Е. С. Характеристика региона и природные условия территории // Сукцессионные процессы в заповедниках России и проблемы сохранения биологического разнообразия / ред. О. В. Смирнова, Е. С. Шапошников. СПб.: РБО, 1999. С. 296–299.
- Молчанов А. Г., Суворов Г. Г., Ильясов Д. В., Сирин А. А. Потоки диоксида углерода при разном режиме использования сенокоса на осущеной торфяной почве // Агрохимия. 2020. № 9. С. 48–64.
- Онищенко В. Г. Функциональная фитоценология: синэкология растений. М.: КРАСАНД, 2013. 576 с.
- Продуктивность луговых сообществ / отв. ред. В. М. Понятовская. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1978. 287 с.
- Работнов Т. А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. 296 с.
- Работнов Т. А. Луговедение: учебник. 2-е изд. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1984. 320 с.
- Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков О. Н., Антипин Н. А. Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1956. 472 с.
- Рогова Т. В., Сауткин И. С., Шайхутдинова Г. А. Проверка гипотез зависимости продуктивности растительных сообществ от видового и функционального разнообразия // Уч. зап. Казан. ун-та. Сер. Естественные науки. 2022. Т. 164, кн. 1. С. 76–93. doi: 10.26907/2542-064X.2022.1.76-93
- Таллер Е. Б., Комарова Т. В., Тихонова М. В. Оценка динамики биомассы растительных сообществ в ходе постагренной сукцессии в условиях Центрально-Лесного заповедника // Докл. ТСХА: сб. ст. Вып. 291. Ч. IV. М.: Изд-во РГАУ-МСХА, 2019. С. 691–695.
- Шепелева Л. Ф., Леденева Е. А. Запасы подземной фитомассы и первичная продукция луговых экосистем (Кайбасовский участок поймы Средней Оби) // Природопользование и охрана природы: Охрана памятников природы, биологического и ландшафтного разнообразия Томского Приобья и других регионов России: материалы IX Всерос. с междунар. участием науч.-практ. конф. (Томск, 21–23 апреля 2020 г.). Томск: Изд-во Том. ун-та, 2020. С. 241–246. <https://doi.org/10.17223/978-5-94621-954-9-2020-58>
- Шуйская Е. А. Метеорологические характеристики сезонов // Динамика явлений и процессов в природном комплексе. Летопись природы. Кн. 59. 2019 г. Пос. Заповедный, 2020. С. 41–63.
- Шуйская Е. А. Метеорологические характеристики сезонов // Динамика явлений и процессов в природном комплексе. Летопись природы. Кн. 60. 2020 г. Пос. Заповедный, 2021. С. 41–63.
- Шуйская Е. А. Метеорологические характеристики сезонов 2021 г. // Динамика явлений и процессов в природном комплексе. Летопись природы. Кн. 61. 2021 г. Пос. Заповедный, 2022. С. 41–63.
- Cherednichenko O., Borodulina V. Biodiversity of herbaceous vegetation in abandoned and managed sites under protection regime: A case study in the Central Forest Reserve, NW Russia // Hacquetia. 2018. Vol. 17. P. 35–60.
- Cherednichenko O. V., Gavrilova T. M., Borodulina V. P., Zhelezova S. D., Elumeeva T. G. Structure of above-ground phytomass of abandoned and managed mesic meadows in the forest zone: a case study from the Central Forest Reserve, Russia // Bot. Lett. 2021. Vol. 168, N 2. P. 297–309. <https://doi.org/10.1080/23818107.2021.884899>
- Ellenberg H., Weber H. E., Dull R. et al. Zeigerwerte Von Pflanzen In Mitteleuropa [Indicator Values of Plants in Central Europe] // Scripta Geobotanica. Vol. 18. Göttingen: Verlag Erich Goltze Kg, 1991. 248 S.

- Fawcett S., Sistla S., Dacosta-Calheiros M., Kahraman A., Reznicek A., Rosenberg R., von Wettberg E. J. B. Tracking microhabitat temperature variation with iButton data loggers // *Applicat. Plant Sci.* 2019. Vol. 7, N 4. e1237. <https://doi.org/10.1002/aps3.1237>
- Goncharova O. Yu., Matyshak G. V., Epstein H. E., Sefilian A. R., Bobrik A. A. Influence of snow cover on soil temperatures: Meso- and micro-scale topographic effects (a case study from the northern West Siberia discontinuous permafrost zone) // *Catena*. 2019. Vol. 183, N 104224. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2019.104224>
- Hakrová P., Křováková K., Novotná K., Vinciková H., Procházka J. Biomass production of selected grassland, wetland and cropland vegetation communities // *Appl. Ecol. and Environ. Res.* 2015. Vol. 13, N 4. P. 1015–1033. https://doi.org/10.15666/aeer/1304_10151033
- Hothorn T., Hornik K., van de Wiel M. A., Zeileis A. Implementing a class of permutation tests: The coin package // *J. Stat. Software*. 2008. Vol. 28, N 8. P. 1–23. <https://doi.org/10.18637/jss.v028.i08>
- Huang Y., Stein G., Kolle O., Kübler K., Schulze E.-D., Dong H., Eichenberg D., Gleixner D., Hildebrandt A., Lange M., Roscher C., Schielzeth H., Schmid B., Weigelt A., Weisser W. W., Shadaydeh M., Denzler J., Ebeling A., Eisenhauer N. Enhanced stability of grassland soil temperature by plant diversity // *Nat. Geosci.* 2024. Vol. 17, N 1. P. 44–50.
- Lembrechts J. J., van den Hoogen J., Aalto J., Ashcroft M. B., de Frenne P., Kemppinen J., Kopecký M., Luoto M., Maclean I. M. D. et al. Global maps of soil temperature // *Global Change Biol.* 2022. Vol. 28, N 9. P. 3110–3144. <https://doi.org/10.1111/gcb.16060>
- Mangiafico S. rcompanion: Functions to Support Extension Education Program Evaluation. R package version 2.4.13. 2022. <https://CRAN.R-project.org/package=r-companion>
- Schaffers A. P., Sýkora K. V. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements // *J. Veget. Sci.* 2000. Vol. 11. P. 225–244.

Phytomass and soil temperature in herbaceous communities of the Central Forest Reserve

T. G. ELUMEEVA*, T. M. GAVRILOVA, V. P. BORODULINA, O. V. CHEREDNICHENKO

*Department of Ecology and Plant Geography, Biological Faculty
Lomonosov Moscow State University
1/12, Leninskie Gory, Moscow, 119234, Russia
E-mail: elumeeva@yandex.ru*

Plant communities sufficiently change microclimate under their canopy. To reveal the effects of different types of herbaceous communities on the soil thermal regime, phytomass and soil temperature were measured in four plant communities of the Central Forest State Nature Biosphere Reserve and its surroundings (Tver' oblast'). The productivity of the studied communities ranged in the order: abandoned meadows ($930 \pm 53 \text{ g/m}^2$) – managed meadows ($1111 \pm 40 \text{ g/m}^2$) – *Filipendula ulmaria* communities ($1357 \pm 155 \text{ g/m}^2$) – subruderal tallherb communities ($1726 \pm 188 \text{ g/m}^2$). The belowground phytomass in the 0–5 cm layer ranged on average from $614 \pm 102 \text{ g/m}^2$ in the subruderal community to $1756 \pm 448 \text{ g/m}^2$ in the *Filipendula ulmaria* community. The total phytomass was positively correlated with the soil pH ($R = 0.814$, $p < 0.001$, $n = 16$), as well as with nutrient availability indicator values ($R = 0.528$, $p = 0.029$). In all the communities the temperature maximum coincided with that of air temperature and occur in June–July. In winter, soils at 8 cm did not freeze, but some days surface temperatures dropped below zero. Soil water capacity was significantly negatively correlated with mean temperatures at the depth of 8 cm in July, August, and September. The links with soil surface temperature were similar, but less pronounced. Soil temperatures at the peak of the growing season and in the following months were not significantly correlated with aboveground phytomass values. Thus, in the forest zone even within relatively small area the phytomass of herbaceous communities differs greatly. Soil temperature under herbaceous vegetation canopy mostly depends on soil physical properties, but not on aboveground biomass.

Key words: aboveground phytomass, belowground phytomass, biomass, mortmass, herbaceous communities, soil temperature.